

## ПОЛЕВКИ ГРУППЫ *Microtus arvalis* НА УРАЛЕ: ГЕНОМНАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ И ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ

© 2005 г. Э. А. Гилева, Л. Э. Ялковская, О. В. Полявина, академик В. Н. Большаков

Поступило 22.07.2005 г.

Хромосомные виды-двойники обыкновенная и восточноевропейская полевки (*Microtus arvalis sensu stricto* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) остаются объектами, широко используемыми в эволюционных и экологических исследованиях. Несмотря на значительные различия в хромосомной и молекулярной организации генома [1, 2], они обнаруживают высокое фенотипическое сходство и сходную экологическую специализацию, которая делает возможным их совместное обитание во многих зонах перекрывания ареалов. Все же виды-двойники различаются по некоторым биохимическим [3] и иммуногематологическим [4] характеристикам, а также по комплексам морфологических признаков при многомерном подходе [5–7].

Настоящая работа посвящена изучению различных аспектов хромосомной изменчивости у обыкновенной и восточноевропейской полевок, включая нестабильность генома в соматических клетках и внутрипопуляционный полиморфизм.

Геномную нестабильность (интенсивность мутационного процесса) оценивали по частоте структурных и числовых хромосомных мутаций в метафазных клетках костного мозга. Истинные разрывы отличали от хроматидных пробелов с помощью общепринятых критериев (смещение по отношению к оси хроматиды и/или наличие просвета, превышающего ширину хроматиды). Хромосомные нарушения были исследованы у видов-двойников из четырех местностей Среднего и Южного Урала и из одного локалитета, находящегося в Среднем Поволжье. Во всех случаях *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* обитали в тесной близости, так что влияние мутагенных факторов среды можно считать примерно одинаковым в каждом локалитете. Как видно из табл. 1, показатели хромосомной нестабильности у восточноевропейской полевки были выше, чем у обыкновенной во всех местообитаниях.

Трехфакторный лог-линейный анализ с факторами “вид”, “локалитет” и “доля клеток с хромосомными нарушениями” показал высокую достоверность межвидовых различий по aberrациям и пробелам. Значимы и различия по этим показателям между животными одного вида из разных популяций – в первую очередь за счет восточноевропейской полевки. Содержание тяжелых металлов (меди, цинка, кадмия и свинца) в печени и ряда радионуклидов (K-40, Sr-90, Cs-137, Ra-226 и Th-232) в костномышечной ткани было сходным у зверьков из всех исследованных местностей, однако в некоторых случаях нельзя исключить воздействие других мутагенов. Так, деревня Кристалка находится в зоне влияния Тоцкого радиоактивного следа, и в ее окрестностях обнаружено повышенное содержание плутония в почве [8]. Место отлова полевок в пригороде Йошкар-Олы находится в непосредственной близости от автобазы, что подразумевает воздействие химических поллютантов органической природы, известных как мощные мутагены. В этой местности, по всей вероятности, важным кластогенным агентом являются патогены. Многие из них, в первую очередь вирусы (в том числе персистирующие), способны индуцировать хромосомные мутации [9]. О роли инфекционных агентов в индукции хромосомных мутаций у полевок из Йошкар-Олы свидетельствуют сдвиги в иммунной системе у зверьков обоих видов, коррелирующие с частотами хромосомных нарушений и сильнее выраженные у *M. rossiaemeridionalis* [4]. Сходная ситуация имела место и у животных из с. Байны – здесь также напряженность иммунной системы была выше у восточноевропейской полевки [4]. Можно предположить, что этот вид обладает большей чувствительностью к инфекциям, что и объясняет хотя бы отчасти повышенную мутабильность по сравнению с обыкновенной полевкой.

У обоих видов-двойников описан внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм, особенно широко распространенный у *M. arvalis* [1]. Во многих популяциях формы *obscurus* обнаружен полиморфизм по перицентрической инверсии в пятой паре хромосом, представленной двумя мор-

Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской Академии наук,  
Екатеринбург

**Таблица 1.** Частота хромосомных нарушений у видов-двойников группы *M. arvalis*

Локалитет	Вид	Число животных (клеток)	Средняя доля клеток, %		
			с хромосомными аберрациями	анеу- и полиплоидных	с пробелами
г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, 56°48' с.ш., 60°40' в.д.	<i>M. arvalis</i>	6 (300)	0.67	0.33	2.00
	<i>M. rossiaeemeridionalis</i>	12 (600)	2.17	0.50	2.83
Свердловская обл., с. Байны, 56°42' с.ш., 62°08' в.д.	<i>M. arvalis</i>	34 (1700)	1.12	0.41	2.00
	<i>M. rossiaeemeridionalis</i>	51 (2550)	1.84	0.51	2.94
Свердловская обл., д. Старики, 56°10' с.ш., 61°25' в.д.	<i>M. arvalis</i>	14 (700)	1.29	0.29	2.57
	<i>M. rossiaeemeridionalis</i>	5 (250)	3.20	0.40	2.80
Оренбургская обл., д. Кристалка, 53°00' с.ш., 53°28' в.д.	<i>M. arvalis</i>	7 (350)	0.86	0.86	1.43
	<i>M. rossiaeemeridionalis</i>	22 (1125)	3.56	0.98	5.42
Республика Марий Эл, г. Йошкар-Ола, 56°40' с.ш., 48°00' в.д.	<i>M. arvalis</i>	39 (1950)	2.51	0.36	2.67
	<i>M. rossiaeemeridionalis</i>	28 (1400)	6.00	0.71	7.64
Вид ( $df = 5$ )	G		44.604	2.461	60.923
	P		<0.0001	0.7824	<0.0001
Локалитет ( $df = 8$ )	G		64.544	4.808	55.179
	P		<0.0001	0.7779	<0.0001

**Таблица 2.** Частоты акроцентрического варианта 5-й хромосомы и самок с кариотипом 45, XO у обыкновенной полевки на Урале

Место отлова	Год	Число животных		
		всего исследованных	из них гетерозигот по 5-й паре хромосом	из них самок с кариотипом XO
Пермская обл., заказник "Предуралье", 57°20' с.ш., 57°09' в.д.	правый берег р. Сылва	1998	6	1 (0.08)*
	правый берег р. Сылва	2000	31	1 (0.02)
	левый берег р. Сылва		31	1 (0.02)
	правый берег р. Сылва	2001	36	3 (0.04)
	левый берег р. Сылва		56	8 (0.07)
Свердловская обл., д. Шигаево, 57°15' с.ш., 58°44' в.д.	1999	28	1 (0.02)	1
г. Екатеринбург, Юго-Западный микрорайон, 56°48' с.ш., 60°40' в.д.	2003	16	1 (0.03)	
Свердловская обл., с. Байны, 56°42' с.ш., 62°08' в.д.	2000	14	1 (0.04)	
	2001	74	1 (0.01)	3
	2004	20		
Свердловская обл., биостанция УрГУ, 56°37' с.ш., 61°08' в.д.	1995	13	1 (0.04)	
	1997	12	1 (0.04)	
	2002	14	1 (0.04)	
Свердловская обл., д. Старики, 56°10' с.ш., 61°25' в.д.	2003	23	2 (0.04)	1
	2004	14		
Челябинская обл., зона Восточно-Уральского заповедника, 55°47'-55°50' с.ш., 60°55'-61°00' в.д.	1994	23	1 (0.02)	1
Челябинская обл., заповедник "Аркаим", 52°37' с.ш., 59°33' в.д.	1996	5	1 (0.10)	
	2002	17	1 (0.03)	
Всего		433	26 (0.03)	

\* В скобках указана частота акроцентрического варианта 5-й хромосомы.

фологическими вариантами – субтелоцентриком и акроцентриком. Акроцентрик наблюдается в разных частях ареала с варьирующей частотой, обычно довольно низкой, хотя иногда (в Армении и Поволжье) она достигает 30–40% [1, 10, 11]. По поводу селективного значения полиморфизма по хромосоме № 5 у обыкновенной полевки высказывались разные мнения – от его отрицания [10] до признания [1]. Вероятно, вклад случайных и селективных факторов в поддержание этого полиморфизма может быть различным в разных ситуациях. Так, представляется вполне оправданным предположение Ахвердяна и др. [10] о ведущей роли изоляции в повышении частоты акроцентрического варианта у полевок в горном Закавказье. В изученных нами популяциях дело обстоит иначе.

На Урале к настоящему времени мы обнаружили 19 местонахождений обыкновенной полевки – от 51°08' до 57°20' с.ш. и от 53°28' до 62°08' в.д. (14 из них описаны в [12], остальные указаны в табл. 1 и 2; кроме того, 18 *M. arvalis* были отловлены вблизи д. Курманка Свердловской области, 56°50' с.ш., 61°20' в.д.). В шести локалитетах *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* обитают совместно (табл. 1, а также в [12]). Акроцентрический вариант хромосомы № 5 встречается в восьми популяциях обыкновенной полевки с весьма низкой частотой, не обнаруживающей достоверных межпопуляционных и межгодовых различий ( $\chi^2 = 3.72$ ,  $df = 15$ ,  $P = 0.999$ , метод Бартлетта для малых частот [13]), табл. 2. Лишь в трех выборках эта частота была выше 5%, причем в двух случаях величина выборки не превышала 6 особей, а в третьем – (левый берег р. Сылва, 2001 г.) есть основания предполагать, что большинство носителей акроцентрика происходили из одного помета. В пяти локалитетах наблюдения проводили в течение нескольких лет, и частота акроцентрика не менялась статистически значимо. Таким образом, у обыкновенной полевки на Урале наблюдается стабильный хромосомный полиморфизм при чрезвычайно низкой частоте минорного варианта. Трудно представить, чтобы полиморфизм такого типа мог существовать длительное время во многих популяциях лишь на основе случайных процессов. Скорее всего, в его поддержании участвуют селективные факторы, в том числе противоположно направленные, и, вполне возможно, мейотический драйв. О его существовании у обыкновенной полевки сви-

детельствует высокая частота моносомии по *X*-хромосоме у самок, отмеченная ранее в Центральной Европе [14] и наблюдалась также в уральских популяциях (табл. 2). Наши последующие публикации будут посвящены анализу этих факторов в условиях лабораторного разведения *M. arvalis*.

Благодарим за помощь в сборе и обработке материала М.И. Чепракова, С.Б. Ракитина, Д.Ю. Нохрина.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (05-04-48373) и ФЦ НТП развития системы ведущих научных школ (РИ-112/001/249).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Малыгин В.М., Саблина С.В.* В кн.: *Обыкновенная полевка: виды-двойники*. М.: Наука, 1994. С. 7–25.
2. *Mazurok N.A., Rubtsova N.V., Isaenko A.A. et al.* // Chromosome Res. 2001. V. 9. P. 107–120.
3. *Мейер М.Н., Малыгин В.М., Тесленко С.В., Гебчинский М.* В кн.: *Обыкновенная полевка: виды-двойники*. М.: Наука, 1994. С. 170–179.
4. *Гилева Э.А., Полянина О.В., Ялковская Л.Э.* // ДАН. 2005. Т. 400. № 3. С. 419–422.
5. *Мейер М.Н., Дитятев А.Э.* // Зоол. журн. 1989. Т. 68. В. 7. С. 119–129.
6. *Малыгин В.М., Пантелеичук Сантуши Луши Т.М.* // ДАН. 1996. Т. 348. № 2. С. 282–286.
7. *Маркова Е.А., Бородин А.В., Гилева Э.А.* // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 9. С. 1086–1095.
8. *Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайлова Л.Р.* В кн.: *Медико-экологические аспекты последствий Тоцкого ядерного взрыва*. Оренбург: ОГАУ, 1996. С. 42–44.
9. *Гилева Э.А., Полянина О.В., Апекина Н.С. и др.* // Генетика. 2001. Т. 37. № 4. С. 504–510.
10. *Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Тесленко С.В.* // Генетика. 1999. Т. 35. № 12. С. 1687–1698.
11. *Быстрыкова Е.В.* В кн.: *Фауна и экология животных*. Пенза: Пенз. гос. пед. университет. 2002. В. 3. С. 120–124.
12. *Гилева Э.А., Большаков В.Н., Полянина О.В., Чепраков М.И.* // ДАН. 2000. Т. 371. № 1. С. 134–137.
13. *Янко Я.* Математико-статистические таблицы. М.: Госстатиздат ЦСХ СССР, 1961. С. 243.
14. *Zima J., Macholan M., Misek I., Sterba O.* // Hereditas. 1992. V. 117. № 1. P. 203–207.