

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ И УСТОЙЧИВОСТИ БИОТЫ

**МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ**

19–23 апреля 2004 г.



Издательство «Академкнига»
Екатеринбург, 2004

УДК 574 (061.3)
ББК 28.081
Э 40

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке
Президиума УрО РАН и Министерства природных ресурсов
Свердловской области

Э 40 Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты:
Материалы конф. молодых ученых, 19–23 апреля 2004 г. / ИЭРиЖ УрО РАН.
— Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2004. — 332 с.

ISBN 5–93472–074–0

В сборнике представлены материалы Всероссийской конференции молодых ученых "Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты", которая проходила с 19 по 23 апреля 2004 г. в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Конференция была посвящена 60–летию Института экологии растений и животных УрО РАН и 60–летию биологического факультета УрГУ. Представленные работы молодых ученых посвящены исследованию теоретических проблем современной экологии, изучению биологического разнообразия, пространственной, временной и антропогенной динамики биоты.

Табл. 58, Илл. 96.

ISBN 5–93472–074–0

© Коллектив авторов, 2004
© Оформление. Издательство
«Академкнига», 2004

ГЕНОМНАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ У ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS ARVALIS*) В СВЯЗИ С АУТОСОМНЫМ ПОЛИМОРФИЗМОМ

С.Б. Ракитин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall.) — вид, чрезвычайно интересный в цитогенетическом отношении. В пределах *Microtus arvalis* условно выделяют две хромосомные формы — «arvalis» и «obscurus», которые географически замещают друг друга и отличаются числом мелких двуплечих и одноплечих аутосом. Известен хромосомный полиморфизм в пределах обеих форм по числу мелких аутосом (Мальгин, 1983; Мейер и др., 1997). Для «obscurus» отмечен межпопуляционный полиморфизм по Y-хромосоме, которая может быть представлена как акроцентриком, так и двуплечим элементом (Раджабли, Саблина, 1996). Помимо полиморфизма по мелким парам хромосом для «obscurus» известен внутривидовой полиморфизм по пятой паре (по классификации В.М. Мальгина (1983)), когда один из гомологов представлен субтелоцентриком, а — другой перестроенным акроцентриком. Первое описание гетерозиготы по 5-й паре аутосом сделали С.И. Раджабли и А.С. Графодатский в 1977 году, тем не менее, её природа, механизм и эволюционное значение исследуются до сих пор и вызывают большой интерес. Внутривидовой полиморфизм по пятой хромосомной паре у «obscurus» считался довольно редким явлением, но с увеличением числа кариологически обследованных популяций количество описанных случаев поймки животных с акроцентрической пятой аутосомой постепенно возрастает. Особи, гетероморфные по 5-й паре хромосом, обнаружены более чем в 20 пунктах ареала формы

«obscurus» (Малыгин, Саблина, 1994). М.Г. Ахвердян с соавт. (1999) дали наиболее подробные сведения о распределении акроцентрического варианта 5-й аутосомы в популяциях обыкновенной полевки Закавказья. В 20 из 36 исследованных популяций обнаружены особи с гетероморфной парой, в том числе в 4-х популяциях — гомозиготы по акроцентрику. Н.В. Быстраковой (2002) показано, что гетероморфизм по 5-й паре является обычным явлением для полевков Приволжской возвышенности. Из 20 исследованных особей — 9 (45%) были с гетероморфной 5-й парой. Большой интерес представляет и поимка здесь полевки, гомозиготной по акроцентрикам. До этого таких особей обнаруживали только в популяциях Закавказья (Ахвердян и др., 1999). По сравнению с Закавказьем и Приволжской возвышенностью, где внутривидовой хромосомный полиморфизм по пятой аутосоме распространен очень широко, сравнительно редко и только в гетерозиготном состоянии акроцентрический вариант хромосомы № 5 встречается у обыкновенной полевки формы «obscurus»: в Поволжье (Белянин, Сонин, 1978; Воронцов и др., 1984), Западной Сибири (Ковальская, 1994; Малыгин, Саблина, 1994), на территории Казахстана (Раджабли, Графодатский, 1977). На Среднем и Южном Урале особи с гетероморфной 5-й парой обнаружены в 5 из 8 изученных популяций, частота их встречаемости была достаточно низкой и составила — 4,6% (Гилева и др., 1996; Полявина, Ялковская, 2000).

Несмотря на широкое территориальное распространение этой перестройки, не выявлено никакой закономерности в её географическом распространении, отсутствует клинальная изменчивость. Все это может свидетельствовать в пользу того, что данная мутация не имеет единого центра происхождения и возникает независимо в разных популяциях *M. arvalis* и, по всей видимости, является нейтральной (Ахвердян и др., 1999). В противоположность этому есть два мнения по поводу эволюционного значения акроцентрического варианта 5-й аутосомы. Одно из них в пользу его адаптивного характера (Козловский и др., 1988), а другое — о действии отбора против акроцентрических гомозигот (Малыгин, Саблина, 1994). Скорее всего, селективная нейтральность этого варианта 5-й аутосомы маловероятна, и его низкая частота, по всей видимости, отражает баланс селективно значимых, но противоположно направленных факторов. В поисках этих факторов в настоящей работе мы оценили параметры хромосомной нестабильности и репродуктивные характеристики у гомо — и гетерозигот по гетероморфной аутосоме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для изучения геномной нестабильности послужили 3-х месячные животные из лабораторной колонии обыкновенной полевки формы «obscurus» ($2n = 46$, $NF_A = 68$), основатели которой были отловлены на территории биостанции УрГУ (окрестности пос. Двуреченск Свердловской области).

Препараты хромосом готовились стандартным образом из клеток костного мозга (Макгрегор, Варли, 1986). От каждого животного анализировали по 50 метафазных клеток. Учитывали числовые и структурные нарушения хромосом. В общей сложности было проанализировано 3500 клеток от 70 полевок.

При изучении плодовитости от 95 пар животных с разным вариантом строения пятой пары хромосом получены 269 пометов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из рис.1 видно, что у гетерозиготных полевок значения всех трех изученных цитогенетических параметров ниже, чем у гомозигот обоих типов. При этом частота клеток с нарушениями хромосом всех трех типов у гомозигот по акроцентрику несколько ниже, чем у гомозигот по субметацентрику №5. Высоко достоверными являются лишь межгрупповые различия по пробелам ($\chi^2=9,21$; $df=2$; $p=0,010$). В настоящее время появляется все больше данных о единой природе пробелов и структурных хромосомных aberrаций и необходимости их объединения в один показатель (Harvey et al., 1997). У гетерозиготных животных этот показатель достоверно ниже, чем у гомозигот обоих типов ($\chi^2=10,50$; $df=2$; $p=0,005$). У гомозигот по акроцентрикам суммарная частота клеток с хромосомными aberrациями и пробелами несколько ниже, чем у гомозигот по субметацентрикам (рис. 2).

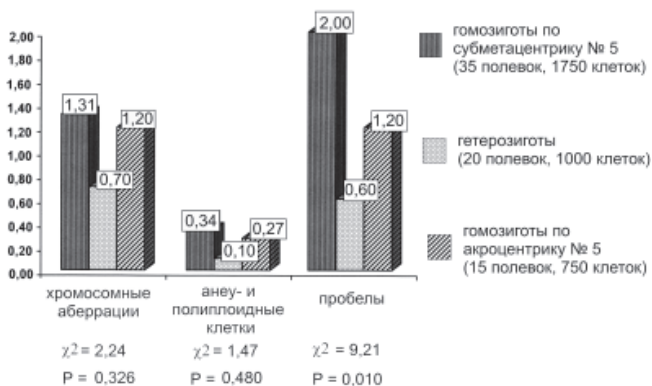


Рис.1. Средняя частота клеток с хромосомными нарушениями (%) у гомо- и гетерозиготных по аутосоме № 5 обыкновенных полевок.

Изучение влияния варианта строения гомологов пятой пары хромосом на плодовитость полевок проводилось с учетом сезона размножения и числа пометов, принесенных самкой, поскольку существование сезонных изменений

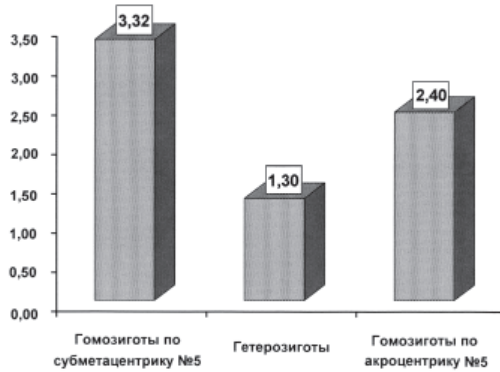


Рис. 2. Суммарная частота клеток с хромосомными aberrациями и пробелами (%) у гомо- и гетерозиготных по аутосоме № 5 обыкновенных полевок.

плодовитости у мелких грызунов показано результатами многих исследований, а зависимость плодовитости от порядкового номера помета остается спорной (Покровский, Большаков, 1979). Анализ данных по плодовитости выявил тенденцию к увеличению размера выводка в весенне-летний сезон ($F=3,46$; $df= 1/239$; $p=0,064$) и отсутствие связи между порядковым номером помета и плодовитостью ($F=1,82$; $df= 2/239$; $p=0,164$). У животных, различающихся по морфологии гомологов 5-й пары хромосом, обнаружены достоверные различия в средней численности помета ($F=8,24$; $df= 4/239$; $p<0,00001$). Из таблицы видно, что в большинстве случаев пары, в которых один из партнеров гомозиготен по акроцентрикам, а другой гетерозиготен, имеют более низкую плодовитость по сравнению с другими вариантами пар. Оценка по методу множественных сравнений Шеффе показала достоверность различий в плодовитости между такими парами и парами с участием гомозигот по субметацентрику и гетерозигот во всех возможных сочетаниях ($p=0,037 — 0,00001$). Плодовитость пар, в которых один из партнеров гомозиготен по субметацентрикам, а второй гетерозиготен, достоверно не различалась от плодовитости пар, в которых оба партнера гомозиготны по субметацентрикам ($p=0,374$). Пары, сформированные из двух гетерозигот, проявляют тенденцию к снижению плодовитости по сравнению с парами из двух гомозигот по субметацентрику ($p=0,057$), но их плодовитость выше, чем у пар «гомозигота по акроцентрику — гетерозигота» ($p=0,037$). У пар, состоящих из гомозигот по акроцентрику и субметацентрику, плодовитость была достоверно ниже ($p=0,005$), чем у пар, образованных только гомозиготами по субметацентрику №5.

Таблица. Средний размер помета у обыкновенных полевых гомо- и гетерозиготных по аутосоме № 5 с учетом порядкового номера помета и сезона размножения (в скобках указано число пометов)

Кариотипы пар	1 помёт		2 помёт		3 помёт + последующие	
	15.03-15.09	16.09 – 14.03	15.03 – 15.09	16.09 – 14.03	15.03 – 15.09	16.09 – 14.03
гомозиготы по субметацентрику	4, 18 (11)	3,59 (17)	5,00 (11)	3,57 (14)	5,24 (17)	2,86 (14)
гетерозиготы	3,67 (9)	3,20 (10)	3,33 (9)	2,90 (10)	3,38 (13)	3,63 (8)
гетерозигота и гомозигота по субметацентрику	4,47 (17)	3,47 (15)	4,07 (14)	3,50 (16)	3,45 (11)	2,80 (10)
гомозигота по акроцентрику и гомозигота по субметацентрику	3,00 (6)	3,00 (3)	3,00 (3)	3,67 (6)	6,00 (2)	2,25 (4)
гомозигота по акроцентрику и гетерозигота	1,75 (4)	2,00 (3)	3,00 (1)	2,60 (5)	1,67 (3)	2,00 (3)

Таким образом, гетерозиготные по пятой аутосоме обыкновенные полевки обнаруживают повышенную стабильность генома. Плодовитость пар, в которых один из партнеров гетерозиготен, а второй гомозиготен по субметацентрику, не отличается от плодовитости пар из гомозигот по субметацентрику, широко распространенных в природе. В то же время, более низким репродуктивным успехом обладают пары с участием гомозигот по акроцентрикам по сравнению с другими вариантами скрещиваний, что согласуется с предположением В.М. Малыгина и О.В. Саблиной (1994) о действии отбора против акроцентрических гомозигот. На основании полученных данных по изучению хромосомной нестабильности у обыкновенных полевых гомо- и гетерозиготных по 5-й аутосоме можно предположить существование селективного преимущества гетерозигот, способствующего поддержанию полиморфизма по этой аутосоме.

Автор искренне признателен за помощь в работе всем сотрудникам группы популяционной цитогенетики ИЭРиЖ УрО РАН. Особую благодарность выражаю М.С. Шляпниковой за содержание и разведение лабораторной колонии обыкновенной полевки.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ: № 02–04–49071 и № 03–04–48776.

ЛИТЕРАТУРА

- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Тесленко С.В. Внутрипопуляционный полиморфизм обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Закавказья // Генетика. 1999. Т. 35. № 12. С. 1687- 1698.
- Белянин А.Н., Сонин К.А. Хромосомный полиморфизм обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas // Тезисы докл. XIV Междунар. генетическ. конгр. М., 1978. С. 247.
- Быстракова Н.В. Распространение и некоторые кариотипические особенности видов-двойников полевков в Среднем Поволжье (Arvicolinae, *Microtus*) // Фауна и экология животных: Межвузовский сборник научных трудов. Пенза, 2002. С. 120–128.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Белянин А.Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевков *Microtus arvalis* и *M. epiroticus* // Зоол. ж. 1984. Т. 63. № 10. С. 1555–1565.
- Гилева Э.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. и др. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии — факт или гипотеза? // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 114–119.
- Ковальская Ю.М. К вопросу о распространении серых полевков группы *arvalis* (Rodentia, Mammalia) в Казахстане // Зоол. ж. 1994. Т. 73. № 3. С. 120–125.
- Козловский А.И., Булатова Н.Ш., Новиков А.Д. Двойной эффект инверсии в кариотипе обыкновенной полевки // ДАН СССР. 1988. Т. 298. № 4. С. 994–997.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных: Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 268 с.
- Мальгин В.М. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука, 1983. 207 с.
- Мальгин В.М., Саблина О.В. Кариотипы видов-двойников // Обыкновенная полевка: виды-двойники (Виды фауны России и сопредельных стран). М.: Наука, 1994. С. 7–32.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Булатова Н.Ш. Артоболевский Г.В. Материалы к распространению двух хромосомных форм обыкновенной полевки (Arvicolinae, *Microtus*) в Европейской России // Зоол. ж. 1997. Т. 76. № 4. С. 487–493.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевков. М.: Наука, 1979. 148 с.
- Полявина О.В., Ялковская Л.Э. Обыкновенная полевка на Урале: распространение, цитогенетические характеристики, гибридизация в природе // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. С. 212–216.
- Раджабли С.И., Графодатский А.С. Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматина) // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977. С. 231–248.
- Раджабли С.И., Саблина О.В. Группа «arvalis». Кариологическая характеристика // Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий: С.-Пб., 1996. С. 90–106. (Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 232).

Harvey A.N., Costa N.D., Savage J.R.K., Thacker J. Chromosomal aberrations induced by defined DNA double-strand breaks: the origin of achromatic lesions // *Somat. Cell Mol. Genet.* 1997. V. 23. № 3. P. 211–219.