

НОВАЯ ХРОМОСОМНАЯ РАСА *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) ОБНАРУЖЕНА НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

© 2017 г. С. В. Павлова*, В. М. Анискин, Н. А. Щипанов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва 119071

*e-mail: swpavlova@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2017 г.

Цитогенетический анализ кариотипов обыкновенных бурозубок *Sorex araneus* из малоизученного региона Северо-Запада России выявил принадлежность особей к двум хромосомным расам — Lem1 и St. Petersburg. Раса Lem1, ранее известная только в Финляндии, впервые обнаружена на территории России и, таким образом, пополняет список хромосомных рас *S. araneus*, распространенных в пределах российской части ареала вида (27 рас из 74 известных на всем ареале вида в данный момент). У исследуемых особей выявлен высокий уровень хромосомного полиморфизма, обусловленный Rb-транслокациями.

Ключевые слова: кариотип, Робертсоновские транслокации, хромосомная изменчивость, *Sorex araneus*.

DOI: 10.7868/S0016675817120104

Феномен внутривидовой хромосомной изменчивости известен для целого ряда видов млекопитающих и зачастую обусловлен структурными хромосомными перестройками по типу Робертсоновских транслокаций (центрическое слияние двух акроцентриков с образованием метацентрической хромосомы или обратный процесс — разделение метацентрика на два акроцентрика, Rb) или полноплечевых реципрокных транслокаций (whole-arm reciprocal translocation, WART). Если гетерозиготные особи встречаются спорадически в популяциях одного вида, то это ведет к существованию нескольких цитотипов, или кариоформ, с мозаичным распространением, как, например, у южноамериканских ночных обезьян рода *Aotus* [1], критской иглистой мыши *Acomys minous* [2], бразильского древесного хомячка *Oecomys paricola* [3], африканской болотной крысы *Otomys irroratus* [4] и др. Ряд видов демонстрируют подразделенность на несколько внутривидовых кариоформ или хромосомных рас с парапатричным распространением по ареалу; например, сони рода *Eliomys* [5], подземные полевки *Microtus* (*Tergicola*) [6], туко-туко *Stenomys* [7], черные крысы *Rattus* [8], североамериканские землеройки *Blarina* [9]. Слепыши рода *Nannospalax* [10, 11] и восточная слепушонка *Ellobius tancrei* [12] характеризуются несколькими десятками хромосомных форм. У домашней мыши *Mus musculus* [13] и обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* [14] к настоящему моменту известно более 100 и 74 хромосомных рас соответственно.

Обыкновенная бурозубка, *S. araneus*, — мелкое насекомоядное (отряд Lipotyphla) млекопитающее из семейства землеройковых (Soricidae), входит в группу видов “araneus”, характеризуется нестандартной системой половых XY₁Y₂ хромосом у самцов и характерными для млекопитающих XX — у самок. Среди всех видов группы только *S. araneus* демонстрирует подразделенность на множество парапатричных рас с собственными ареалами, в местах контакта которых образуются напряженные гибридные зоны (tension zones) [14]. Ширина и конфигурация таких зон обратно пропорциональна уровню кариотипических различий родительских особей [15]. Межрасовые гибриды F₁ являются гетерозиготами, в мейозе которых формируются сложные конфигурации в виде колец (R) или цепочек (C), состоящие из хромосом с монобрахиальной гомологией. Теоретически подобные особи должны были бы проявлять признаки инфертильности за счет различных нарушений в мейозе. Тем не менее гибридные самцы не обнаруживают признаков полной стерильности [16, 17]. Ограничение межрасового потока генов не подтверждается и при использовании молекулярных маркеров [18]. Таким образом, вопрос о механизмах поддержания парапатричных хромосомных рас *S. araneus*, а также эволюционные аспекты кариотипической изменчивости до сих пор остаются открытыми.

Исследования кариотипов обыкновенных бурозубок, начатые во второй половине XX в. Международным комитетом по цитогенетике *S. araneus*

Кариотипические варианты обыкновенной буроzubки *Sorex araneus* в исследуемой выборке

№ п/п	Локалитет	Широта/ долгота	N, пол	2n	Кариотип (g-r)	Раса
Ленинградская область						
1	Выборг, платформа Лазаревка	60°41' с.ш. 28°49' в.д.	1 m 1 f 1 f	23 22 21	<i>g/q, h/k, ip, jl, mo, nr</i> <i>gq, h/k, ip, jl, mo, n/r</i> <i>gq, hk, ip, jl, mo, n/r</i>	Lemi
2	С.-Петербург, пос. Ушково	60°13' с.ш. 29°37' в.д.	2 m	23	<i>gq, hk, i/p, jl, mo, n/r</i>	Lemi
3	Новая Ладога (близ с. Юшково), лев. берег р. Волхов	60°03' с.ш. 32°19' в.д.	1 m 1 m 1 m 1 f	24 23 24 22	<i>g, hk, i/p, jl, mq, nr, o</i> <i>g, hk, ip, jl, mq, nr, o</i> <i>g, hk, ip, j/l, mq, nr, o</i> <i>g, hk, ip, jl, mq, nr, o</i>	St. Petersburg
4	Тихвин, прав. берег р. Тихвинка	59°39' с.ш. 33°31' в.д.	1 m 1 f 1 f	24 23 22	<i>g, hk, ip, jl, mq, n/r, o</i> <i>g, hk, i/p, jl, mq, nr, o</i> <i>g, hk, ip, jl, mq, nr, o</i>	St. Petersburg

Примечание. N – количество и пол (m – самец, f – самка) кариотипированных особей, 2n – диплоидное число хромосом. Указаны только диагностические хромосомы (g-r).

us (ISACC), привели к выявлению феноменального уровня хромосомного полиморфизма. Уже первые исследования на территории России показали, что зверьки с однотипными кариотипами компактно распределены в пространстве, и в местах контакта популяций образуются межрасовые гибриды [19]. До настоящего время выявлены 74 валидные хромосомные расы, и 26 из них были известны на территории России [20]. Однако до сих пор остается вероятность обнаружения новой расы в обширных “белых пятнах”, где буроzubки еще не были кариотипированы. Так, например, недавно была описана раса Пояконда (Pouyakonda) из района Кандалакши в Карелии [21]. Северо-Запад России до сих пор остается одним из таких малоисследованных районов: в большинстве случаев известны лишь места первоописания рас и 1–2 локалитета. Таким образом, эта территория практически не изучена с точки зрения выявления границ известных и возможного присутствия новых хромосомных рас.

Это побудило нас провести цитогенетический анализ *S. araneus* из малоизученного региона северо-запада Европейской России с целью получения сведений о новых кариотипических вариантах в популяциях *S. araneus*, о границах ареалов рас и возможных межрасовых гибридных зонах.

Обыкновенные буроzubки, отловленные в апреле 2016 г. в четырех локалитетах Ленинградской области (таблица), были кариотипированы по стандартной методике с предварительным внутрибрюшинным колхицинированием, гипотонией клеток костного мозга раствором хлорида калия и последующей трехкратной метанол–уксус-

ной фиксацией. Идентификация хромосом была проведена по рисунку G-полос после обработки раскапанных суспензий хромосом раствором 0.25%-ного трипсина с последующей 2-минутной окраской в 2%-ном красителе Гимза. Расовая принадлежность особей установлена в соответствии с международной номенклатурой для стандартного кариотипа *S. araneus* [22].

Среди всех 12 кариотипированных *S. araneus* пять особей (локалитеты 1 и 2) принадлежали расе Lemi (Lm), а остальные семь (локалитеты 3 и 4) – хромосомной расе St. Petersburg (Sp) (рис. 1). В кариотипах всех особей обнаружены стабильные для всех рас пары метацентриков *bc, af, tu*, а также типичные для вида половые хромосомы (XX и XY₁Y₂). Диплоидное число хромосом, 2n, варьировало в пределах 21–23 (раса Lemi) и 22–24 (раса St. Petersburg) за счет хромосомного полиморфизма по одной или двум парам метацентриков диагностической части кариотипа (хромосомные плечи g-r). У расы Lemi в гомозиготном состоянии были обнаружены только хромосомы *jl* и *mo*, а у расы St. Petersburg – акроцентрики *g* и *o* и метацентрики *hk* и *mq* (рис. 2).

Впервые кариотип расы Lemi был описан близ городка Nisola в 40 км к западу от российской границы на юго-востоке Финляндии, однако распространение расы практически не изучено; известен лишь один локалитет на 100 км севернее (Punkasalmi), близ современной российско-финской границы [23]. Большинство расово-специфических хромосом в кариотипах финских особей были представлены метацентриками *gq, hk, mo, nr*, а полиморфизм отмечен только для *ip*. В



Рис. 1. Распространение кариотипических вариантов обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* на Севере-Западе России и прилегающих территориях. Буквами в кружках обозначены места первоописания соответствующих рас в России (Kr – Kirillov, Kn – Kanin, Ku – Kuhmo, Py – Poyakonda, Sp – St. Petersburg, Ya – Yagry), в Финляндии (II – Ilomantsi, Ka – Kalvitsa, Le – Lemland, Lm – Lemi, Sa – Savukoski) и Швеции (Ai – Abisko, Am – Ammarnas, Ha – Hattsjo). Все известные по литературным данным локалитеты с кариотипированными *S. araneus* на данном участке в пределах России обозначены черными кружками, наши новые данные – буквами в квадратах (локалитеты 1–4). Пунктирная линия – граница России.

нашей выборке из Ленинградской обл. уровень полиморфизма значительно выше и затрагивает почти все диагностические метацентрики (кроме *mo*). Для данной территории в целом характерен высокий уровень хромосомного полиморфизма у *S. araneus*, так как гетерозиготность неоднократно была отмечена в кариотипах других рас, в том числе и у расы St. Petersburg [24].

Обыкновенная бурозубка является эвритопным видом и, как ранее было показано, границы ареалов хромосомных рас на европейской части России зачастую не связаны с наличием каких-либо средовых барьеров, а скорее всего обусловлены наличием другой хромосомной расы [20]. Вероятным исключением можно считать лишь очень крупные реки, такие как Нижняя Волга, которая разделяет ареалы рас Sok и Penza, хотя детальное картирование распространения этих рас в том регионе не проводилось. Новые данные, полученные нами в Ленинградской обл., показывают, что раса Lemi обитает на Карельском перешейке и правом берегу р. Нева, а на левом берегу Невы и южнее – раса St. Petersburg. Однако это лишь предварительные данные и вопрос о роли реки как средового барьера в ограничении дисперсии этих рас остается открытым.

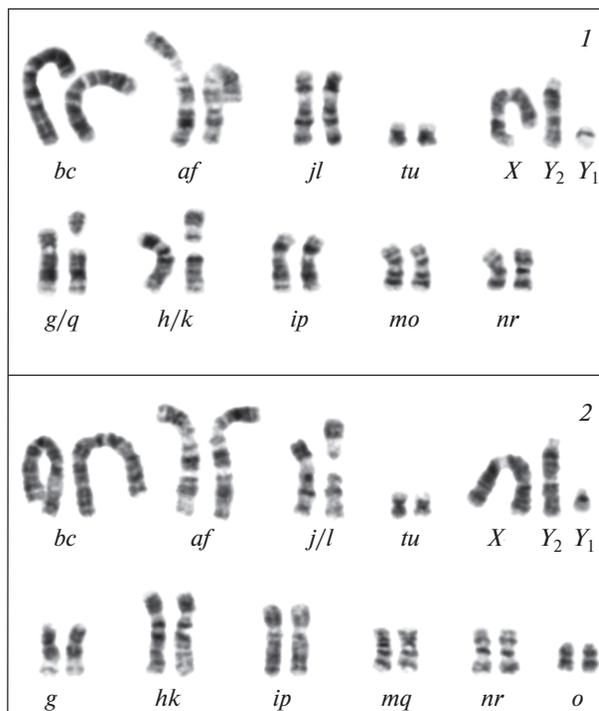


Рис. 2. G-окрашенные кариотипы самцов обыкновенных бурозубок *Sorex araneus*. 1 – раса Lemi из локалитета № 1, 2n = 23; 2 – раса St. Petersburg из локалитета № 3, 2n = 24. Полиморфные варианты хромосом даны через косую линию.

Итак, результаты работы позволили впервые обнаружить финскую расу Lemі на территории Северо-Запада России и, таким образом, внести новую расу в список хромосомных рас *S. araneus*, распространенных в пределах российской части ареала вида (27 рас из 74 известных на всем ареале вида в данный момент). Также новые данные о кариотипических вариантах *S. araneus* уточняют границы ареалов двух хромосомных рас (Lemі и St. Petersburg), что особенно важно с точки зрения обнаружения потенциальных зон контакта и гибридизации.

Авторы благодарны к. б. н. Т.Б. Демидовой за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при поддержке РФФИ 15-04-04759_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Defler T.R., Bueno M.L. Aotus diversity and the species problem // Primate Conservation. 2007. V. 22. № 1. P. 55–70. <http://dx.doi.org/doi/10.1896/052.022.0104>
2. Giagia-Athanasopoulou E.B., Rovatsos M.T.H., Mitsainas G.P. et al. New data on the evolution of the Cretan spiny mouse, *Acomys minous* (Rodentia: Murinae), shed light on the phylogenetic relationships in the Cahirinus group // Biol. J. Linn. Soc. 2011. V. 102. P. 498–509.
3. Rosa C.C., Flores T., Pieczarka J.C. et al. Genetic and morphological variability in South American rodent *Oecomys* (Sigmodontinae, Rodentia): evidence for a complex of species // J. Genet. 2012. V. 91. № 3. P. 265–277. doi 10.1007/s12041-012-0182-2
4. Engelbrecht A., Taylor P.J., Daniels S.R., Rambau R.V. Chromosomal polymorphisms in African Vlei Rats, *Otomys irroratus* (Muridae: Otomyini), detected by banding techniques and chromosome painting: inversions, centromeric shifts and diploid number variation // Cytogenet. Genome Res. 2011. V. 133. № 1. P. 8–15. doi 10.1159/000323416
5. Perez G.C.L., Libois R., Nieberding C.M. Phylogeography of the garden dormouse *Eliomys quercinus* in the western Palearctic region // J. Mammal. 2013. V. 94. № 1. P. 202–217.
6. Bulatova N., Golenishchev F., Bystrakova N. et al. Distribution and geographic limits of the alternative cytotypes of two *Microtus* voles in European Russia // Hystrix It. J. Mamm. (n.s.). 2007. V. 18. № 1. P. 99–109.
7. Lopes C.M., Ximenes S.S.F., Gava A., de Freitas T.R.O. The role of chromosomal rearrangements and geographical barriers in the divergence of lineages in a South American subterranean rodent (Rodentia: Ctenomyidae: *Ctenomys minutus*) // Heredity. 2013. V. 111. P. 293–305. doi 10.1038/hdy.2013.49
8. Cavagna P., Stone G., Stanyon R. Black rat (*Rattus rattus*) genomic variability characterized by chromosome painting // Mammalian Genome. 2002. V. 13. P. 157–163. doi 10.1007/BF02684021
9. George S.B., Genoways H.H., Choate J.R., Baker R.J. Karyotypic relationships within the short-tailed shrews, genus *Blarina* // J. Mammal. 1982. V. 63. № 4. P. 639–645. <https://doi.org/10.2307/1380269>
10. Ivanitskaya E., Rashkovetsky L., Nevo E. Chromosomes in a hybrid zone of Israeli mole rats (Spalax, Rodentia) // Генетика. 2010. V. 46. № 10. С. 1301–1304.
11. Arslan A., Zima J. Karyotypes of the mammals of Turkey and neighbouring regions: a review // Folia Zool. 2014. V. 63. № 1. P. 1–62.
12. Bakloushinskaya I., Romanenko S.A., Serdukova N.A. et al. A new form of the mole vole *Ellobius tancrei* Blasius, 1884 (Mammalia, Rodentia) with the lowest chromosome number // Comparative Cytogenet. 2013. V. 7. № 2. P. 163–169.
13. Hauffe H.C., Gimenez M.D., Searle J.B. Chromosomal hybrid zones in the house mouse // Evolution of the House Mouse. Cambridge Univ. Press, UK, 2012. P. 407–430.
14. Searle J.B., Wójcik J.M. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus*. Survey of hybrid zones // Evolution of Shrews. Białowieża. Poland: Mammal Res. Inst., 1998. P. 243–253.
15. Bulatova N., Jones R.M., White T.A. et al. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in European Russia // J. Evol. Biol. 2011. V. 24. P. 573–586. doi 10.1111/j.1420-9101.2010.02191.x
16. Jadwiszczak K.A., Banaszek A. Fertility in the male common shrews, *Sorex araneus*, from the extremely narrow hybrid zone between chromosome races // Mammal. Biol. 2006. V. 71. P. 257–267. <http://dx.doi.org/doi/10.1016/j.mambio.2006.02.004>
17. Matveevsky S.N., Pavlova S.V., Acaeva M.M., Kolomiets O.L. Synaptonemal complex analysis of interracial hybrids between the Moscow and Neroosa chromosomal races of the common shrew *Sorex araneus* showing regular formation of a complex meiotic configuration (ring-of-four) // Comparative Cytogenet. 2012. V. 6. № 3. P. 301–314. doi.org/doi 10.3897/compcytogen.v6i3.3701
18. Horn A., Basset P., Yannic G. et al. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Evolution. 2012. V. 66. P. 882–889. doi 10.1111/j.1558-5646.2011.01478.x
19. Аниускин В.М., Лукьянова И.В. Новая хромосомная раса и анализ гибридной зоны двух кариоморф *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Доклады АН. 1989. Т. 39. С. 1260–1262.
20. Щипанов Н.А., Павлова С.В. Многоуровневая подразделенность в группе видов “агаеус” рода *Sorex*. I. Хромосомная дифференциация // Зоологич. журн. 2016. Т. 95. № 2. С. 216–233. doi 10.7868/S0044513416020148
21. Pavlova S.V. A distinct chromosome race of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) within the Arctic Circle in European Russia // Comparative Cytogenet. 2010. V. 4. № 1. P. 73–78.
22. Searle J., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Comparative Cytogenet. 2010. V. 4. № 1. P. 87–96. doi 10.3897/compcytogen.v4i1.28

23. Halkka L., Soderlund V., Skaren U., Heikkila J. Chromosomal polymorphism and racial evolution of *Sorex araneus* L. in Finland // Hereditas. 1987. V. 106. P. 257–275. doi 10.1111/j.1601-5223.1987.tb00260.x
24. Orlov V.N., Kozlovsky A.I., Okulova N.M., Balakirev A.E. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // Rus. J. Theriology. 2007. V. 6. P. 97–104.

A New Chromosomal Race of the Common Shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) Found in Russia

S. V. Pavlova*, V. M. Aniskin, and N. A. Shchipanov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: swpavlova@mail.ru

Karyotyping of the common shrews *Sorex araneus* from the poorly studied region of the Northwest of Russia revealed the belonging of individuals to two chromosomal races, Lemi and St. Petersburg. The Lemi race, previously known only from Finland, was discovered for the first time on the territory of Russia and thus replenished the list of *S. araneus* chromosomal races that are distributed within the Russian part of the species range (27 races out of 74 known in the whole species range at the moment). The studied individuals showed a high level of chromosomal polymorphism, caused by Rb translocations.

Keywords: karyotype, Rb translocations, chromosomal variation, *Sorex araneus*.