

УДК 576.316

**ХРОМОСОМНЫЙ И МОЛЕКУЛЯРНЫЙ АНАЛИЗ НАХОДОК
MICROTUS ARVALIS S. L. (RODENTIA, MAMMALIA)
ИЗ ПРИРОДНОГО ПАРКА «ОЛЕНИЙ»: ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ
И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ**

**М. И. Баскевич¹, С. Ф. Сапельников², И. И. Сапельникова³,
Л. А. Хляп¹, А. С. Богданов⁴**

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

² *Природный парк «Олений»
Россия, 399684, Липецкая обл., Краснинский р-н, с. Никольское, Заречная, 71*

³ *Воронежский государственный заповедник имени В. М. Пескова
Россия, 394080, нп. Госзаповедник, Центральная усадьба*

⁴ *Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН
Россия, Москва, 119334, Вавилова, 26*

E-mail: mbaskevich@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2020 г., после доработки 28.02.2020 г., принята 19.03.2020 г.

Баскевич М. И., Сапельников С. Ф., Сапельникова И. И., Хляп Л. А., Богданов А. С. Хромосомный и молекулярный анализ находок *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia, Mammalia) из Природного парка «Олений»: зоогеографический и экологический аспекты // Поволжский экологический журнал. 2020. № 2. С. 135 – 150. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-135-150>

Представлены приоритетные данные по хромосомной (рутинная, С-окраска) и молекулярной (*сyt b*, *p53*) маркировке находок ($n = 19$) видов-двойников обыкновенных полевков из трех пунктов ранее не исследованного в этом отношении региона Центрального Черноземья, Природного парка «Олений» (Липецкая область, Краснинский район). Все добытые на территории природного парка «Олений» в северо-западной части Липецкой области особи определены по обоим генетическим маркерам как *M. arvalis* формы «arvalis», какие-либо другие представители *M. arvalis* s. l., включая рекомбинантов, в составе изученных выборок не выявлены. Дана оценка географического положения обнаруженных находок *M. arvalis* формы «arvalis» по отношению к границам распространения и участкам гибридизации 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. в Центральном Черноземье. Показано, что изученные находки добыты в пределах ареала формы *M. arvalis* формы «arvalis» и в значительной степени удалены от участков гибридизации 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l., обнаруженных ранее на юге Липецкой и юго-востоке Курской областей. Находки *M. rossiaemeridionalis* в исследованной выборке из Природного парка «Олений» не обнаружены. Показана приуроченность изученных и определенных как *M. arvalis* формы «arvalis» выборок из Природного парка «Олений» к открытым луговым биотопам. Полученные данные определения таксономического статуса находок *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений» согласуются с представлениями о характере географического распространения и биотопической приуроченности видов-двойников и карiomорф *M. arvalis* s. l. на территории Центрального Черноземья.

Ключевые слова: обыкновенные полевки, хромосомы, молекулярные маркеры (*сyt b*, *p53*), диагностика, распространение, Природный парк «Олений», Центральное Черноземье.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-135-150>

ВВЕДЕНИЕ

Применение генетических методов исследования в систематике Mammalia позволило в значительной степени расширить возможности таксономической дифференциации в ряде групп мелких млекопитающих. В составе таких групп были обнаружены криптические виды или же отличающиеся по дискретным генетическим особенностям внутривидовые формы, идентификация которых является необходимым звеном при проведении фаунистических, зоогеографических и популяционных исследований. Очевидно, что использование хромосомных и молекулярных подходов в систематике позволяет не только пересмотреть представления о видовом составе и внутривидовой структуре отдельных групп мелких млекопитающих, но и, как следствие, обуславливает потребность переоценки взглядов на фауну отдельных регионов, в том числе и заповедных территорий.

На территории Природного парка «Олений», основанного в 2012 г. в Краснинском районе Липецкой области (лесостепная зона европейской части России) с целью сохранения природного ландшафта в том виде, в котором он был в этой местности в течение нескольких веков, а также охраны и разведения отдельных видов животных, в настоящее время ведутся интенсивные научные исследования (Сапельников, 2019; Сапельников, Сапельникова, 2019 и др.), включающие инвентаризацию фауны мелких млекопитающих (Сапельников, 2019).

Однако до сих пор при инвентаризации фауны мелких млекопитающих этого ООПТ генетические подходы не использовались, несмотря на то, что в фаунистический список Природного парка «Олений» была включена обыкновенная полёвка *Microtus arvalis* s. l. (Сапельников, 2019), которая, как известно, представляет собой комплекс криптических видов и генетически дискретных внутривидовых форм. Так, использование хромосомного подхода позволило обнаружить симпатрические виды-двойники *M. arvalis* s. l.: восточноевропейскую *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 ($2n = 54$, $NF = 56$) и обыкновенную *M. arvalis* Pallas, 1779 ($2n = 46$) полёвок (Мейер и др., 1969), а также две, как первоначально предполагали, географически замещающие 46-хромосомные формы: *M. arvalis* формы *arvalis* (МАО) ($2n = 46$, $NF = 84$) и *M. arvalis* формы *obscurus* (МАО) ($2n = 46$, $NF = 72$) (Орлов, Малыгин, 1969, цит. по: Малыгин, 1983), для которых позднее было доказано парапатрическое распространение (Golenishev et al., 2001; Lavrenchenko et al., 2009; Bulatova et al., 2010; Баскевич и др., 2012; Baskevich et al., 2016). При этом необходимо отметить, что две последние рассматривают не только как 46-хромосомные формы *M. arvalis* s. l., но и как самостоятельные виды *M. arvalis* и *M. obscurus* Eversmann, 1841, алтайская полёвка (Musser, Carleton, 2005), полувиды (Lavrenchenko et al., 2009) или же виды *in statu nescendi* (Малыгин и др., 2010, цит. по: Malygin et al., 2020). В данной статье авторы придерживаются первоначальной точки зрения на статус 46-хромосомных форм обыкновенных полёвок. Диагностика видов-двойников и кариоморф *M. arvalis* s. l., основанная, в первую очередь, на использовании хромосомных маркеров, в последующем была дополнена применением молекулярно-генетических (Потапов и др., 2007; Баскевич и др., 2012; Potapov et al., 1999; Fink et al., 2004, Lavrenchenko et al., 2009; Bulatova et al., 2010 *a* и

др.) и имеющих некоторые ограничения электрофоретических (Доброхотов, Малыгин, 1982) и краниометрических (Okulova, Baskevich, 2007 и др.) подходов. Как правило, новые подходы дополняют хромосомные результаты и открывают дополнительные возможности для расширения представлений о распространении и изменчивости видов-двойников и кариоморф обыкновенной полёвки. Предшествующие исследования большого числа находок обыкновенных полёвок из различных пунктов их обширного ареала, основанные на использовании совокупных маркеров, позволили в общих чертах очертить области распространения видов-двойников *M. rossiaemeridionalis* (MR) и *M. arvalis* s. str. и 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. (Малыгин, 1983; Обыкновенная полёвка, 1994; Мейер и др., 1996 и др.). Так, было показано, что основная часть ареала *M. rossiaemeridionalis* расположена на равнинах Восточной Европы между 30° и 60° в.д. и 60° и 40° с.ш. (Обыкновенная полёвка, 1994; Мейер и др., 1996), а для *M. arvalis* формы «arvalis» (МАО) с установленным европейским и для *M. arvalis* формы «obscurus» (МАО) – евразийским распространением (Малыгин, 1983; Мейер и др., 1996 и др.) в Восточной Европе обнаружен их контакт и гибридизация. Участки гибридной зоны найдены в Верхнем Поволжье (Golenischev et al., 2001; Lavrenchenko et al., 2009; Vulatova et al., 2010 a, b; Baskevich et al., 2016) и в междуречье Волги и Дона на территории Центрального Черноземья (Баскевич и др., 2012). К последнему региону относится и, расположенный в северо-западной части Липецкой области, Природный парк «Олений». Однако таксономическое разнообразие обыкновенных полёвок из Природного парка «Олений», расположенного в северо-западной части Липецкой области (Краснинский район), до сих пор установлено не было, тогда как в других частях Центрального Черноземья, включающего Липецкую, Курскую, Воронежскую, Тамбовскую и Белгородскую области, были найдены *M. rossiaemeridionalis*, *M. arvalis* формы «arvalis» (МАО), *M. arvalis* формы «obscurus» (МАО) (Быстракова, 2003; Баскевич и др., 2005, 2009; Окулова и др., 2010), а также рекомбинанты между МАО и МАО (Баскевич и др., 2012). При этом в ряде пунктов Центрального Черноземья была отмечена не только симпатрия, но и симбиотопия видов-двойников *M. arvalis* s. l., а участки гибридной зоны между двумя 46-хромосомными кариоморфами *M. arvalis* s. l. в Центральном Черноземье были зарегистрированы на юге Липецкой (Излегоще-4, Усманский район) и юго-востоке Курской (Букреевы Бармы, Мантуровский район) областей (Баскевич и др., 2012). Ранее в ходе проведения 4-летних (2003 – 2006 гг.) исследований сравнительной экологии кариологически датированных особей ($n = 129$) видов-двойников и кариоморф *M. arvalis* s. l., собранных в Центральном Черноземном, Воронежском заповедниках и на территории «Галичьей Горы», было показано, что оптимальными биотопами для 46-хромосомных форм в Центральном Черноземье являются поля, залежи и суходольные луга в степи, тогда как восточноевропейская полёвка предпочитает влажные местообитания и антропогенные биотопы (дома, сады, огороды, бурьянистые участки) (Окулова и др., 2008). Так, по результатам этого исследования соотношение видов-двойников *M. rossiaemeridionalis* (MR) и *M. arvalis* s. str. в сборах с полей Центрального Черноземья составило 0.02:1, с залежей – 0.005:1, с

суходольных лугов – 0:1.41, тогда как этот показатель во влажных биотопах показал соотношение 15: 1, а в антропогенных – 4:1 (Окулова и др., 2008). Принимая во внимание выявленный ранее в Центральном Черноземье высокий уровень генетического и таксономического разнообразия *M. arvalis* s. l. и региональный характер имеющихся сведений о биотопических предпочтениях видов-двойников и кариоморф *M. arvalis* s. l. в Центральном Черноземье, изучение новых находок этой группы грызунов на территории региона, в том числе в Природном парке «Олений», представляет безусловный интерес. Подобного рода исследования необходимы не только для уточнения фаунистического состава обыкновенных полейвок парка, но и как основа для последующего корректного изучения популяционной структуры видов-двойников в случае их обнаружения и симпатрического размещения на территории парка.

В задачи исследования входят: 1) хромосомная маркировка популяций «обыкновенной» полейвки из новых пунктов обследования на территории Природного парка «Олений»; 2) сопоставление результатов хромосомного определения видов-двойников *M. arvalis* s. l. с данными их молекулярно-генетической диагностики (*cyt b*, *p53*); 3) использование результатов генетической маркировки анонимной выборки *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений» для уточнения биотопической приуроченности видов-двойников (кариоморф) *M. arvalis* s. l. на его территории; 4) использование результатов генетического типирования анонимной выборки *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений» для анализа географического распространения видов-двойников и кариоморф *M. arvalis* s. l. на территории Центрального Черноземья; 5) анализ региональных особенностей в хромосомной изменчивости выявленных форм *M. arvalis* s. l. из Центрального Черноземья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследование была включена анонимная выборка, собранная в 2019 г., охватывающая 19 экз. полейвок группы *arvalis* из новых пунктов обследования ($n = 3$) на территории Центрального Черноземья. Изучены полейвки из трех локалитетов Природного парка «Олений» (Краснинский район Липецкой области: 1) окрестности бывшего с. Писарево ($n = 5$), 2) окрестности с. Суходол (4 км к северу, $n = 9$), 3) берег р. Семенек (8 км восточнее с. Никольское, $n = 5$) (табл. 1, рис. 1).

Идентификацию видовой принадлежности обыкновенных полейвок осуществляли на основе анализа кариотипов и с помощью молекулярного типирования.

Цитогенетический анализ. Препараты метафазных хромосом получали из клеток костного мозга по общепринятой методике воздушно-высушенных препаратов с предварительным колхицинированием живых зверьков (Ford, Hamerton, 1956). Дифференциальное окрашивание хромосом проводили с использованием метода С-окраски (Sumner, 1972).

Молекулярно-генетические исследования. С помощью молекулярно-генетических маркеров (*cyt b*, *p53*) исследованы все, проиллюстрированные частично, выборки *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений». Использован разработанный С. Г. Потаповым (Потапов и др., 2007) метод экспресс-диагностики ПЦР-

ХРОМОСОМНЫЙ И МОЛЕКУЛЯРНЫЙ АНАЛИЗ НАХОДКОВ *MICROTUS ARVALIS*

типированием без секвенирования: ДНК выделяли фенольно-детергентным методом из спиртовых образцов печени по стандартной методике. Реакцию амплификации проводили на термочиклере Терцик («ДНК-Технология», Россия) в реакционной смеси объёмом 25 мкл, содержащей 60 мМ трис-НСl (рН 7.5), 10 мМ сульфата аммония, 0.1% TWEEN 20, по 100 мкМ каждого dNTP, 2 мМ MgCl₂, по 0.1 мМ праймеров, 1 единицу Taq-полимеразы и 25 – 100 нг тотальной ДНК. Для амплификации митохондриального гена цитохрома *b* использовали праймеры **L14727-SP** (5'-GACAGGAAAAATCATCGTTG-3') и **H15915-SP** (5'-TTCATTACTGGTTTACAAGAC-3'), а для амплификации фрагмента ядерного гена *p53* – праймеры **p53C** (5'-CTGGCACCCGTGTCCGTGC-3') и **p53D** (5'-CGGTTTCATGCCCCCATGC-3'). Режим амплификации включал 1 цикл первоначальной денатурации при 94°C (3 мин); 35 циклов с денатурацией при 94°C (30 с), отжигом праймера при 50°C для гена цитохрома *b* и 70°C для фрагмента гена *p53* (30 с), достройкой цепи при 72°C (1 мин), 1 заключительный цикл при 72°C (10 мин). Было проведено секвенирование фрагмента митохондриального гена цитохрома *b* размером 796 пар нуклеотидов и фрагмента ядерного гена *p53* размером 788 п.н. Для сравнения были использованы нуклеотидные последовательности из Генбанка.

Таблица 1. Материал, использованный в анализе анонимной выборки *M. arvalis* s. l., из Природного парка «Олений»

Table 1. Material used in our analysis of an anonymous sample of *M. arvalis* s. l. from the Deer Natural Park

№ п/п	Область, район	Пункт отлова/координаты	Биотоп	Количество и половой состав исследованных полёвок
1	Липецкая область, Краснинский район	Природный парк «Олений» (=ОПП), окрестности бывшего с. Писарево (52.96 с.ш. 38.61 в.д.)	Участок луговой разнотравно-злаковой степи с элементами петрофитной степной флоры	2 ♀, 3 ♂
2	То же	ОПП, 1.5 км к северу от с. Суходол, балка у пруда (52.94 с.ш. 38.57 в.д.)	Разнотравно-злаковый луг вблизи сельхозугодий	7 ♀, 2 ♂
3	«	ОПП, берег р. Семенек, 3 км к востоку от с. Никольское (52.96 с.ш. 38.59 в.д.)	Разнотравно-злаковый суходольный плакор с элементами рудеральной и лугово-степной растительности	2 ♀, 3 ♂

Примечание. Порядковый номер в таблице соответствует нумерации на рис. 1.

Note. The sequence number in the Table corresponds to the numbering in Fig. 1.

По результатам секвенирования фрагмента митохондриального гена цитохрома *b* были подобраны специфические праймеры для ПЦР-типирования всех трех кариотипических категорий обыкновенных полёвок: cbMA842F (5'-GGGGTTTACTATGGCTCA-3'), cbMO604F (5'-CCTTCCACTTTATTCTACCT-3'), cbMR469F (5'-CAGTCAAAGACTTCTTAGGG-3'). Для ПЦР-типирования использовали смесь всех трех праймеров с обратным праймером H15915-SP при темпера-

туре отжига праймеров 60°C. При этом у особей формы «arvalis» амплифицируется фрагмент митохондриального гена цитохрома *b* размером 842 пар нуклеотидов, у особей формы «obscurus» – 604 п. н., а у представителей вида-двойника *M. rossiaemeridionalis* амплифицируется фрагмент размером 469 п. н. (Потапов и др., 2007).



Рис. 1. Места отлова исследованных особей *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений»: 1 – окрестности бывшего с. Писарево; 2 – 1.5 км к северу от с. Суходол, балка у пруда; 3 – берег р. Семенек, 3 км к востоку от с. Никольское

Fig. 1. Catch localities of the studied *M. arvalis* s. l. individuals from the Deer Natural Park: 1 – the vicinity of the former village Pisarevo; 2 – 1.5 km North of the village Sukhodol, the gully near the pond; 3 – the Semenек River bank, 3 km East of the village Nikolskoe

амплифицированных фрагментов гена *p53* без их секвенирования (т.е. ПЦР-типированием), а при отсутствии в выборке особей *M. rossiaemeridionalis* – различать представителей форм «obscurus» и «arvalis» (Потапов и др., 2007).

Статистическая обработка данных определения изученных находок проводилась стандартными методами. Показателем обилия идентифицированного вида (кариоморфы) служила доля зверьков, выраженная в %, присутствующих в выборке с конкретного участка Природного парка «Олений».

Анализ географического распространения изученных находок. Географические координаты пунктов отлова определяли с помощью GPS-навигатора Etrex Garmin с точностью до одной минуты. Нанесение точек на карту (см. рис. 1) проводили с помощью компьютерных программ ArcGis. На топографической карте указаны места изученных находок *Microtus arvalis* s. l. на территории Природного парка «Олений». Цифрами обозначены номера точек, соответствующие нумерации в табл. 1.

В качестве маркера ядерного генома использован фрагмент ядерного гена *p53*. В образцах представителей *M. arvalis* изученный фрагмент ядерного гена *p53* размером 788 п.н. включал в себя фрагмент пятого экзона (102 п.н.), пятый интрон (80 п.н.), шестой экзон (113 п.н.), шестой интрон (424 п.н.) и фрагмент седьмого экзона (71 п.н.). Все особи формы «obscurus» в шестом интроне имели вставку в положении 654 размером 225 п.н., которая содержит диспергированный повтор семейства SINE типа B2 Mm2. Благодаря этому использована возможность дифференцировать носителей всех трех кариотипов уже на стадии электрофореза ам-

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По хромосомным маркерам все особи ($n = 19$), добытые в трех пунктах на территории Природного парка «Олений» (северо-западная часть Липецкой область, Краснинский район), определены как *M. arvalis* формы «arvalis» ($2n = 46$, $NF = 84$) (МАО) (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2. Индивидуальные хромосомные и молекулярно-генетические характеристики изученной анонимной выборки *M. arvalis* s. l. из Природного Парка «Олений»

Table 2. Individual chromosomal and molecular-genetic characteristics of the studied anonymous *M. arvalis* s. l. sample from the Deer Natural Park

Полевой № и пол особи	Число мелких аутосом в кариотипе		Определение особей по хромосомным и молекулярным маркерам			Обозначение особи (номер дорожки) на электрофореграмме (см. рис. 3)
	A	M	Кариотип	Митотип (<i>cyt b</i>)	ЯДНК (<i>p53</i>)	
Природный парк «Олений», окрестности бывшего с. Писарево						
19-2 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	1, 10
19-9 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	2, 11
19-10 самец	8	26	МАО	МАО	МАО	3, 12
19-17 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	4, 13
19-18 самец	8	26	МАО	МАО	МАО	–
Природный парк «Олений», 1.5 км к северу от с. Суходол						
19-1 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-3 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-4 самец	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-7 самец	8	26	МАО	МАО	МАО	5, 14
19-8 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-11 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-12 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-13 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	6, 15
19-14 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	–
Природный парк «Олений», 3 км к востоку от с. Никольское						
19-5 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-6 самец	8	26	МАО	МАО	МАО	7, 16
19-15 самец	8	26	МАО	МАО	МАО	–
19-16 самец	8	26	МАО	МАО	МАО	8, 17
19-19 самка	8	26	МАО	МАО	МАО	9, 18

Примечание. А – число мелких акроцентрических аутосом, М – количество мелких метацентриков. МАО – *M. arvalis* формы «arvalis». Для части полевков в таблицу включена дополнительная графа (7), дублирующая результаты молекулярного определения особей *M. arvalis* s. l. по *cyt b* (дорожки 1 – 9) и по *p53* (дорожки 10 – 18), представленные на рис. 3.

Note. A is the number of small acrocentric autosomes, M – the number of small metacentrics. МАО is the *M. arvalis* form “arvalis”. For part of the voles, an additional graph (7) is included in the table, duplicating the results of the molecular definition of *M. arvalis* s. l. by *cyt b* (lanes 1–9) and by *p53* (lanes 10–18) shown in Fig. 3.

В хромосомных наборах особей МАО, исследованных нами из Природного парка «Олений», обнаруживается 5 крупных (4 пары метацентриков и 1 пара субтелоцентриков) и 17 мелких пар (13 пар мета-субметацентриков и 4 пары акроцентрических) аутосом. X-хромосома – средней величины метацентрик, Y-хромосома

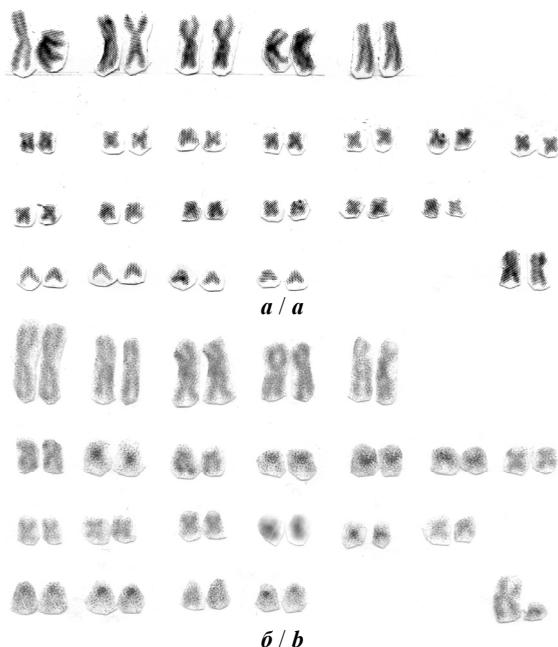


Рис. 2. Кариотип *M. arvalis* формы «arvalis» (МАО) ($2n = 46$, $NF = 84$) из Природного парка «Олений» Краснинского района Липецкой области: *a* – самка, рутинная окраска, *б* – самец, *C*-окраска хромосом
Fig. 2. Karyotype of *M. arvalis* form “arvalis” (МАО) ($2n = 46$, $NF = 84$) from the Deer Natural Park (Krasninsky District, Lipetsk Region): *a* – a female, routine staining, *b* – a male, the *C*-banding of chromosomes

2013 и др.). Известно, что географическая изменчивость гетерохроматина в кариотипе *M. arvalis* формы «arvalis» связана, в первую очередь, с соотношением числа пар мелких аутосом с прицентромерным гетерохроматином (их суммарное количество колеблется от 9 до 11 пар) и без него (Малыгин, Саблина, 1994, цит. по: Обыкновенная полёвка, 1994; Мейер и др., 1996 и др.), хотя в литературе имеются сообщения и о редких случаях необычной *C*-окраски гетерохромосом (см.: Обыкновенная полёвка, 1994; Yorulmaz et al., 2013). В описанном нами варианте *C*-окрашенные гетерохромосомы имеют стандартные характеристики: *X*-хромосома *C*-негативна, самая малая в наборе акроцентрическая *Y*-хромосома полностью гетерохроматична, тогда как число мелких пар аутосом с прицентромерным гетерохроматином минимально. Однако, несмотря на то, что к настоящему моменту и накоплен большой объем данных по географической изменчивости особенностей локализации гетерохроматина в кариотипе МАО (Обыкновенная полёвка, 1994; Мейер и др., 1996; Баскевич и др., 2009; Gamperl, 1982; Yorulmaz et al., 2013 и др.),

– самый мелкий в наборе акроцентрический элемент (см. рис. 2, *a*). При *C*-окрашивании в хромосомном наборе самца *M. arvalis* формы «arvalis», изученного из пункта 2 Природного парка «Олений» (см. табл. 1), прицентромерный гетерохроматин выявлен у гомологов 9 мелких пар – в 6 парах двуплечих и 3 – парах акроцентрических аутосом и в полностью гетерохроматичной *Y*-хромосоме (см. рис. 2, *б*). Такой характер локализации гетерохроматина в кариотипах особей МАО из Природного парка «Олений», расположенного на северо-западе Липецкой области, сходен с таковым у экз. из Курской (Малыгин, Яценко, 1983, цит. по: Обыкновенная полёвка, 1994; Баскевич и др., 2009) и Ленинградской (Воронцов и др., 1984, цит. по: Обыкновенная полёвка, 1994) областей и отличается от такового у большинства других исследованных в этом отношении популяций МАО (Мейер и др., 1996; Gamperl, 1982; Yorulmaz et al.,

оценка закономерностей его распределения в различных популяциях кариоформы пока не представляется возможной. Тем не менее, полученный нами хромосомный результат по этой кариоморфе заслуживает безусловного внимания.

Полученные нами хромосомные данные, выявившие на территории Природного парка «Олений» в Краснинском районе Липецкой области особей *M. arvalis* s. l., определенных как МАА, согласуется с ранее известными результатами хромосомного типирования находок *M. arvalis* s. l. из других локалитетов этой части Центрального Черноземья, согласно которым в северной, западной и центральной частях Липецкой области обитает МАА, восточная часть населена особями МАО (Быстракова, 2003; Баскевич и др., 2009, 2012; Окулова и др., 2010), а на юге области встречаются обе кариоморфы, а также их гибриды (Баскевич и др., 2012).

Результаты хромосомного типирования анонимной выборки *M. arvalis* s. l. из трех пунктов Природного парка «Олений» (северо-запад Липецкой области) подтверждены с помощью молекулярно-генетических (*cyt b*, *p53*) данных. При этом все исследованные нами особи из этого региона Центрального Черноземья определены по хромосомным, митохондриальным (*cyt b*) и ядерным (*p53*) маркерам как *M. arvalis* формы «arvalis» (МАА) (рис. 3, см. табл. 2), что указывает на отсутствие интрогрессии различных маркеров в изученных популяциях МАА на северо-западе Липецкой области (Краснинский район, Природный парк «Олений») в отличие от гибридной популяции из Усманского района (Излегоще-4) на юге Липецкой области, в которой при использовании аналогичного смешанного подхода были обнаружены особи МАА, МАО и рекомбинанты и выявлена ассиметричная интрогрессия по хромосомным и молекулярным маркерам. Природный парк «Олений» удален от участка гибридной зоны на территории Центрального Черноземья в Усманском районе Липецкой области более чем на 150 км, а от такового в Мантуровском районе (Букреевы Бармы) Курской области (см. табл. 1, рис. 1) – еще на большее расстояние, поэтому отсутствие на его территории следов современной гибридизации между двумя 46-хромосомными формами *M. arvalis* s. l. представляется закономерным. Тем не менее, принимая во внимание тот факт, что на ранее выявленном участке гибридной зоны на территории Мантуровского района Курской области были обнаружены следы древней гибридизации, отражением чего

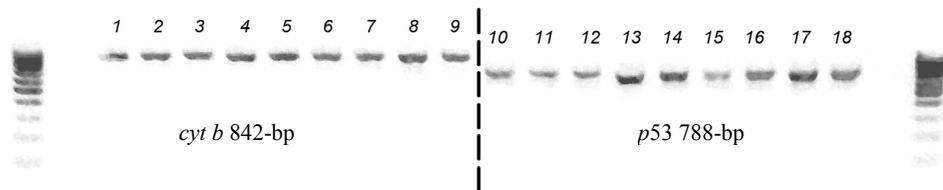


Рис. 3. Результаты определения с помощью ПЦР-типирования по фрагментам генов *cyt b* мтДНК (дорожки 1 – 9) и *p53* яДНК (дорожки 10 – 18) особей *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений». Остальные обозначения см. в тексте

Fig. 3. Results of definition of *M. arvalis* s. l. individuals from Deer Park by means of PCR-typing using fragments of *cyt b* gene of mitochondrial (paths 1–9) and *p53* gene of nuclear (paths 10–18) DNA. See text for other designations

явилось присутствие особей только одной из родительских форм (МАО), а также рекомбинантов (Баскевич и др., 2012), возможность обнаружения подобной ситуации и в других местах вдоль парапатрической зоны контакта и гибридизации двух 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. не исключена. Однако проведенный нами комплексный анализ выборок *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений» в северо-западной части Липецкой области (Краснинский район) такую возможность для обыкновенных полёвок из данного региона Центрального Черноземья не подтверждает.

Анализ данных, представленных в табл. 1, позволяет отметить, что выборка МАА из Природного парка «Олений» была собрана на трех несколько отличающихся открытых участках луговых степей. На каждом из таких участков парка нами обнаружены представители только этой формы *M. arvalis* s. l., т.е. показатель их обилия на обследованных участках луговых степей составил 100%. Именно такие биотопы наряду с полями и залежами характерны для 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. в Центральном Черноземье (Окулова и др., 2008, 2010; Malygin et al., 2020). Следует подчеркнуть, что предшествующие исследования особенностей экологии фауны мелких млекопитающих на территории Природного парка «Олений» выявили абсолютное доминирование обыкновенных полёвок на полях и в лугостепи, а наиболее редкие находки были отмечены в лесополосах (Сапельников, Сапельникова, 2019). Полученные нами генетические результаты указывают на принадлежность выборок из открытых биотопов лугостепных участков парка к МАА, однако есть все основания полагать, что обыкновенные полёвки с полей также относятся к МАА, свидетельством чего могут служить литературные данные по характеру биотопической приуроченности видов-двойников *M. arvalis* s. l. на территории Центрального Черноземья (Окулова и др., 2008). Тем не менее, близость древесно-кустарниковой растительности к разнотравно-злаковому участку берега р. Семенек (см. табл. 1, п. 3) не исключает возможности обитания в таком биотопе и пока не обнаруженной здесь восточноевропейской полёвки – вида, для которого характерно преобладание над обыкновенной полёвкой во влажных и более защищенных биотопах Центрального Черноземья (Окулова и др., 2008), тем более, что исследованная нами территория Природного парка «Олений», как, собственно, и все Центральное Черноземье, расположена в зоне симпатрии видов-двойников *M. arvalis* s. l. (Обыкновенная полёвка, 1994). Против этого предположения свидетельствует отсутствие находок *M. rossiaemeridionalis* в большинстве кариологически типированных сборов *M. arvalis* s. l. из Липецкой области (Быстракова, 2003; Окулова и др., 2010 и др.). Потенциальная принадлежность к *M. rossiaemeridionalis* находок *M. arvalis* s. l. неизвестной видовой принадлежности, зарегистрированных в год пика численности (2017) в таких местообитаниях парка, как лесополосы (опушка дубовой лесополосы, ясеневая лесополоса) (Сапельников, Сапельникова, 2019), требует подтверждения. На территории Природного парка «Олений», по крайней мере, на данный момент, мы доказали обитание только одного вида, *M. arvalis* формы «arvalis» (МАА), а участки совместного обитания видов-двойников *M. arvalis* s. l. не выявили, что при их наличии могло бы послужить

препятствием в последующем изучении популяционной структуры обыкновенных полёвок в таких смешанных популяциях *M. arvalis* s. l.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлены приоритетные данные по хромосомной (рутинная, С-окраска) и молекулярной (*cyt b*, *p53*) маркировке находок ($n = 19$) видов-двойников обыкновенных полёвок из трех пунктов ранее не исследованного в этом отношении региона Центрального Черноземья, Природного парка «Олений» (Липецкая область, Краснинский район). Все добытые на территории Природного парка «Олений» в северо-западной части Липецкой области особи определены по обоим генетическим маркерам как *M. arvalis* формы «arvalis» (МАО). Представители других видов-двойников и кариоморф *M. arvalis* s. l. на исследованной территории Природного парка «Олений» не обнаружены. Показана приуроченность изученных и определенных как МАО выборок из Природного парка «Олений» к открытым луговым биотопам. Полученные данные определения таксономического статуса находок *M. arvalis* s. l. из Природного парка «Олений» согласуются с представлениями о характере географического распространения и биотопической приуроченности видов-двойников и кариоморф *M. arvalis* s. l. в Центральном Черноземье.

Авторы публикации искренне благодарны В. М. Малыгину за помощь в подготовке материала статьи и участие в ее обсуждении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баскевич М. И., Окулова Н. М., Сапельников С. Ф., Балакирев А. Е., Рябина С. Б., Малыгин В. М. Цитогенетическая и электрофоретическая дифференциация видов-двойников *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolidae) в Воронежском заповеднике и на сопредельных территориях Центрального Черноземья // Зоол. журн. 2005. Т. 84, вып. 10. С. 1298 – 1309.
- Баскевич М. И., Потапов С. Г., Окулова Н. М., Сапельников С. Ф., Власов А. А., Опарин М. Л., Миронова Т. А., Авилова Е. А. К распространению и изменчивости видов-двойников *Microtus arvalis* s.l. (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье по хромосомным и молекулярно-генетическим данным // Зоол. журн. 2009. Т. 88, вып. 4. С. 473 – 487.
- Баскевич М. И., Окулова Н. М., Потапов С. Г., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф., Сапельникова И. И., Егоров С. А., Власов А. А. Новые данные о распространении видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Зоол. журн. 2012. Т. 91, вып. 8. С. 994 – 1005.
- Быстракова Н. В. Ареалы хромосомных видов-двойников обыкновенных полёвок (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) в Среднем Поволжье // Териологические исследования. 2003. Вып. 3. С. 94 – 104.
- Доброхотов Б. П., Малыгин В. М. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полёвок (*Microtus*) группы arvalis (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 3. С. 436 – 439.
- Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полёвок. М.: Наука, 1983. 206 с.
- Мейер М. Н., Орлов В. Н., Схоль Е. Д. Использование данных кариологического, физиологического и цитологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188, № 6. С. 1411 – 1414.
- Мейер М. Н., Голенищев Ф. Н., Раджабли С. И., Саблина О. Л. Серые полёвки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1996. 320 с.

Обыкновенная полёвка : виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М. : Наука, 1994. 429 с.

Окулова Н. М., Сапельников С. Ф., Баскевич М. И., Власова О. П., Майорова А. Д., Егоров С. В., Миронова Т. А., Сарычев В. П. Сравнительная экология трёх форм обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* sensu lato в Центральном Черноземье // Научные ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2008. № 3. С. 128 – 139.

Окулова Н. М., Баскевич М. И., Сапельников С. Ф., Миронова Т. А., Майорова А. Д., Опарин М. Л., Варшавский А. А., Калинин Е. В. Новые данные о распространении видов и внутривидовых форм обыкновенной полевки *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2010. Т. 115, вып. 2. С. 3 – 8.

Потапов С. Г., Булатова Н. Ш., Павлова С. В., Лавренченко Л. А., Голенищев Ф. Н., Быстракова Н. В. Пилотное исследование границы двух хромосомных форм обыкновенной полевки в России с использованием анализа мтДНК // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 205 – 212.

Сапельников С. Ф. Предварительные итоги инвентаризации фауны млекопитающих природного парка «Олений» // Природа парка «Олений» / ред. В. С. Сарычев. Воронеж : Научная книга, 2019. Вып. 1. С. 184 – 195.

Сапельников С. Ф., Сапельникова И. И. Видовой состав, численность и размещение мелких млекопитающих на территории природного парка «Олений» // Природа парка «Олений» / ред. В. С. Сарычев. Воронеж : Научная книга, 2019. Вып. 1 С. 196 – 205.

Baskevich M. I., Mironova T. A., Cherepanova E. V., Krivonogov D. M. New Data on Chromosomal Variability, Distribution of Sibling-species and Hybridization of 46-chromosomal Forms of *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) in the Upper Volga Basin // Biology Bulletin. 2016. Vol. 46, № 9. P. 163 – 173.

Bulatova N. Sh., Golenishev F. N., Kovals'kaya Yu. M., Emelyanova L. G., Bystrakova N. V., Pavlova S. V., Nadzhafova R. S., Lavrenchenko L. A. Cytogenetic Study of the Parapatric Contact Zone Between Two 46-chromosomal Forms of the Common Vole in European Russia // Russian J. Genetics. 2010 a. Vol. 46, № 4. P. 443 – 448.

Bulatova N. Sh., Potapov S. G., Lavrenchenko L. A. Genomic Versus Chromosomal Polytypy in Studies of Mitochondrial and Nuclear Markers in the *Microtus arvalis* group // Russian J. Genetics. 2010 b. Vol. 46, № 5. P. 586 – 594.

Golenishev F. N., Meyer M. N., Bulatova N. Sh. The Hybride Zone Between Two Karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2001. Vol. 289. P. 89 – 94.

Fink S., Excoffier L., Heckel G. Mitochondrial Gene Diversity in the Common Vole *Microtus arvalis* Shaped by Historical Divergence and Local Adaptations // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13, iss. 11. P. 3501 – 3514.

Ford C. E., Hamerton J. L. A Colchicine Hypotonic Citrate, Squash Sequence for Mammalian Chromosomes // Stain Technology. 1956. Vol. 31, № 4. P. 247 – 251.

Gamperl R. Chromosomen von *Microtus arvalis* (Rodentia, Microtinae) // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1982. Bd. 47, № 6. S. 356 – 363.

Lavrenchenko L. A., Potapov S. G., Bulatova N. Sh., Golenishev F. N. A Genetic Study of Natural Hybridization Between Forms of Common Vole (*Microtus arvalis*) With the Use of Molecular and Cytogenetic Methods // Doklady Biological Sciences. 2009. Vol. 426, № 1. P. 222 – 224.

Malygin V. M., Baskevich M. I., Khlyap L. A. Invasions of the Common Vole Sibling-species // Russ. J. of Biological Invasions. 2020. Vol. 11, № 1. P. 47 – 65.

ХРОМОСОМНЫЙ И МОЛЕКУЛЯРНЫЙ АНАЛИЗ НАХОДОК *MICROTUS ARVALIS*

Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae // Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference / eds. D. E. Wilson, D. M. Reeder. Washington : Smithsonian Institution Press, 2005. P. 956 – 1038.

Okulova N. M., Baskevich M. I. Craniometric Identification of Three Closely Related Forms of the Common Vole *Microtus arvalis* sensu lato // Doklady Biological Sciences. 2007. Vol. 412, № 1. P. 43 – 45.

Potapov S. G., Orlov V. N., Kovals'kaya Yu. M., Malygin V. M., Ryskov A. P. Genetic Differentiation in the Voles of the Tribe Arvicolini (Cricetidae, Rodentia) Using DNA Taxonoprint and RAPD-PCR // Russian J. of Genetics. 1999. Vol. 35, № 4. P. 403 – 410.

Sumner A. T. A Simple Technique for Demonstrating Centromeric Heterochromatin // Experimental Cell Research. 1972. Vol. 75, iss. 1. P. 304 – 306.

Yorulmaz T., Zima J., Arslan A., Kankilik K. Variation in C-Heterochromatin and AgNOR Distribution in the Common Vole (*Microtus arvalis* sensu lato) (Mammalia, Rodentia) // Archives of Biological Sciences Belgrade. 2013. Vol. 65, № 3. P. 989 – 995.

М. И. Баскевич, С. Ф. Сапельников, И. И. Сапельникова и др.

Chromosomal and Molecular Analysis of *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia, Mammalia) Caught in the Deer Natural Park: Zoogeographic and Ecological Aspects

Marina I. Baskevich¹, <https://orcid.org/0000-0003-0632-4949>; mbaskevich@mail.ru
Sergey F. Sapelnikov², <https://orcid.org/0000-0002-2063-1649>; sapelnikov@reserve.vrn.ru
Inna I. Sapelnikova³, <https://orcid.org/0000-0001-5375-260X>; is@reserve.vrn.ru
Liudmila A. Khlyap¹, <https://orcid.org/0000-0001-7698-5887>; khlyap@mail.ru
Alexey S. Bogdanov⁴, <https://orcid.org/0000-0002-2106-3989>; bogdalst@yahoo.com

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prosp., Moscow 119071, Russia

² Natural Park “Olenii”

71 Zarechnaya St., Nikolskoe vil., Krasninsky District, Lipetsk Region 399684, Russia

³ Voronezhsky State Nature Biosphere Reserve named after V. M. Peskov
Centralnaja usadba, Goszapovednik, Voronezh 394080, Russia

⁴ Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Science
26 Vavilova St., Moscow 119334, Russia

Received 27 January 2020, revised 28 February 2020, accepted 19 March 2020

Baskevich M. I., Sapelnikov S. F., Sapelnikova I. I., Khlyap L. A., Bogdanov A. S. Chromosomal and Molecular Analysis of *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia, Mammalia) Caught in the Deer Natural Park: Zoogeographic and Ecological Aspects. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 2, pp. 135–150 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-135-150>

Priority data are presented on the chromosomal (routine, C-banding) and molecular (*cyt b*, *p53*) marking of several ($n = 19$) individuals of common vole sibling species from three previously not studied localities in the Central Black Earth region, at the territory of the Deer Natural Park (Lipetsk Region, Krasninsky District). All individuals caught on the territory of the Deer Natural Park in the northwestern part of the Lipetsk Region were identified by both genetic markers as *M. arvalis* form “arvalis” (MAA). No representatives of other *M. arvalis* s. l. sibling species, including recombinants, were found in our samples. The geographical location of the *M. arvalis* form “arvalis” found by us was estimated with respect to the distribution boundaries and hybridization sites of the 46-chromosome forms of *M. arvalis* s. l. in the Central Black Earth region. It is shown that the studied individuals have been caught within the range of the *Microtus* form “arvalis” and are largely removed from the hybridization sites of the 46-chromosomal forms *M. arvalis* s. l., discovered earlier in the southern Lipetsk region and the south-eastern Kursk Region. No *M. rossiaemeridionalis* in the examined sample from the Deer Natural Park were found. The correspondence between the samples studied and identified as the *M. arvalis* form “arvalis” from the Deer Natural Park and native meadow biotopes is shown. The data of determining the taxonomic status of *M. arvalis* s. l. individuals from the Deer Natural Park are consistent with our perceptions of the nature of the geographical distribution and biotopic correspondence of *M. arvalis* s. l. sibling species and the chromosomal forms on the territory of the Central Black Earth region.

Keywords: common voles, chromosomes, molecular markers (*cyt b*, *p53*), diagnostics, distribution, Deer Natural Park, Central Black Earth region.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-135-150>

REFERENCES

- Baskevich M. I., Okulova N. M., Sapel'nikov S. F., Balakirev A. E., Ryabina S. B., Malygin V. M. Cytogenetic and Electrophoretic Differentiation of the Common Vole, *Microtus arvalis* sensu lato, at the Voronezhskii State Reserve and Adjacent Territories of Central Chernozem Region. *Zoologicheskii zhurnal*, 2005, vol. 84, iss. 10, pp. 1298–1309 (in Russian).
- Baskevich M. I., Potapov S. G., Okulova N. M., Sapel'nikov S. F., Vlasov A. A., Oparin M. L., Mironova T. A., Avilova E. A. To Distribution and Variability of Sibling Species of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae) in Central Chernozemic Region Based on Chromosome and Molecular-Genetic Data. *Zoologicheskii zhurnal*, 2009, vol. 88, iss. 4, pp. 473–487 (in Russian).
- Baskevich M. I., Okulova N. M., Potapov S. G., Mironova T. A., Sapel'nikov S. F., Sapel'nikov I. I., Egorov S. A., Vlasov A. A. New Data on the Distribution of Sibling Species and Hybridization of Chromosomal Forms of *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) in Central Chernozemic Region. *Zoologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 91, iss. 8, pp. 994–1005 (in Russian).
- Bystrakova N. V. Areas of Chromosomal Sibling Species of Common Voles (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) in the Middle Volga Region. *Teriological Studies*, 2003, iss. 3, pp. 94–104 (in Russian).
- Dobochotov B. P., Malygin V. M. Application of Hemoglobin Electrophoresis for Identification of Grey Voles (*Microtus*) of Arvalis Group (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 1982, vol. 61, iss. 3, pp. 436–439 (in Russian).
- Malygin V. M. *Sistematika obyknovennykh polevok* [Systematics of Common Vole]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 206 p. (in Russian).
- Meyer M. N., Orlov V. N., Skhol E. D. Using Data of Kariological, Physiological and Cytological Analyses to Isolate a New Species in Rodents (Rodentia, Mammalia). *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 1969, vol. 188, no. 6, pp. 1411–1414 (in Russian).
- Meyer M. N., Golenishchev F. N., Radjabli S. I., Sablina O. L. *Serye polevki (podrod Microtus) fauny Rossii i sopredel'nykh territorii* [Voles (Subgenus *Microtus*) of Russia and Adjacent Territories]. Saint Petersburg, Zoologicheskii institut RAN Publ., 1996. 320 p. (in Russian).
- Common Vole the Sibling Species: Microtus arvalis Pallas, 1779, M. rossiaemeridionalis Ognev, 1924*. Moscow, Nauka Publ., 1994. 429 p. (in Russian).
- Okulova N. M., Sapel'nikov S. F., Baskevich M. I., Vlasova O. P., Majorova A. D., Egorov S. V., Mironova T. A., Sarichev V. P. Comparative Ecology of Three Forms *Microtus arvalis* sensu lato in Central Chernozemye. *Scientific Bulletins of the Belgorod State University, Ser. Natural Sciences*, 2008, no. 3, pp. 128–139 (in Russian).
- Okulova N. M., Baskevich M. I., Sapel'nikov S. F., Mironova T. A., Majorova T. A., Oparin M. L., Varshavsky A. A., Kalinkina E. V. New Data About Species and Intraspecies Forms of Common Vole *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) Distribution in Central Chernozemie. *Bull. of Moscow Society of Naturalists, Biological Ser.*, 2010, vol. 115, iss. 2, pp. 3–8 (in Russian).
- Potapov S. G., Bulatova N. S., Pavlova S. V., Lavrenchenko L. A., Golenishchev F. N., Bystrakova N. V. A Pilot Study on Boundaries of Two Chromosomal Forms of the Common Vole in Russia by Means mtDNA Analysis. In: *Molekuliarno-geneticheskie osnovy sokhraneniia bioraznoobraziia mlekopitaiushchikh Golarktiki* [Molecular-Genetic Bases for Golarctic Mammals Conservation]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2007, pp. 205–212 (in Russian).
- Sapel'nikov S. F. Preliminary Results of Inventory of Mammalian Fauna from National Deer Park. *Priroda parka "Olenii"*. Red. V. S. Sarychev [V. S. Sarychev, ed. Nature of the Deer Park]. Voronezh, Nauchnaia kniga Publ., 2019, iss. 1, pp. 184–195 (in Russian).

Sapelnikov S. F., Sapelnikova I. I. Species composition, number and distribution of small mammals on the territory of National Deer Park. *Priroda parka "Olenii"*. Red. V. S. Sarychev [V. S. Sarychev, ed. Nature of the Deer Park]. Voronezh, Nauchnaia kniga Publ., 2019, iss. 1, pp. 196–205 (in Russian).

Baskevich M. I., Mironova T. A., Cherepanova E. V., Krivonogov D. M. New Data on Chromosomal Variability, Distribution of Sibling-species and Hybridization of 46-chromosomal Forms of *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) in the Upper Volga Basin. *Biology Bulletin*, 2016, vol. 46, no. 9, pp. 163–173.

Bulatova N. Sh., Golenishev F. N., Koval'skaya Yu. M., Emelyanova L. G., Bystrakova N. V., Pavlova S. V., Nadzhafova R. S., Lavrenchenko L. A. Cytogenetic Study of the Parapatric Contact Zone Between Two 46-chromosomal Forms of the Common Vole in European Russia. *Russian J. Genetics*, 2010 a, vol. 46, no. 4, pp. 443–448.

Bulatova N. Sh., Potapov S. G., Lavrenchenko L. A. Genomic Versus Chromosomal Polytopy in Studies of Mitochondrial and Nuclear Markers in the *Microtus arvalis* group. *Russian J. Genetics*, 2010 b, vol. 46, no. 5, pp. 586–594.

Golenishev F. N., Meyer M. N., Bulatova N. Sh. The Hybride Zone Between Two Karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2001, vol. 289, pp. 89–94.

Fink S., Excoffier L., Heckel G. Mitochondrial Gene Diversity in the Common Vole *Microtus arvalis* Shaped by Historical Divergence and Local Adaptations. *Molecular Ecology*, 2004, vol. 13, iss. 11, pp. 3501–3514.

Ford C. E., Hamerton J. L. A Colchicine Hypotonic Citrate, Squash Sequence for Mammalian Chromosomes. *Stain Technology*, 1956, vol. 31, no. 4, pp. 247–251.

Gamperl R. Chromosomen von *Microtus arvalis* (Rodentia, Microtinae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 1982, Bd. 47, no. 6, S. 356–363.

Lavrenchenko L. A., Potapov S. G., Bulatova N. Sh., Golenishev F. N. A Genetic Study of Natural Hybridization Between Forms of Common Vole (*Microtus arvalis*) With the Use of Molecular and Cytogenetic Methods. *Doklady Biological Sciences*, 2009, vol. 426, no. 1, pp. 222–224.

Malygin V. M., Baskevich M. I., Khlyap L. A. Invasions of the Common Vole Sibling-species. *Russian J. of Biological Invasions*, 2020, vol. 11, no. 1, pp. 47–65.

Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae. In: D. E. Wilson, D. M. Reeder, eds. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Washington, Smithsonian Institution Press, 2005, pp. 956–1038.

Okulova N. M., Baskevich M. I. Craniometric Identification of Three Closely Related Forms of the Common Vole *Microtus arvalis* sensu lato. *Doklady Biological Sciences*, 2007, vol. 412, no. 1, pp. 43–45.

Potapov S. G., Orlov V. N., Koval'skaya Yu. M., Malygin V. M., Ryskov A. P. Genetic Differentiation in the Voles of the Tribe Arvicolini (Cricetidae, Rodentia) Using DNA Taxonprint and RAPD-PCR. *Russian J. of Genetics*, 1999, vol. 35, no. 4, pp. 403–410.

Sumner A. T. A Simple Technique for Demonstrating Centromeric Heterochromatin. *Experimental Cell Research*, 1972, vol. 75, iss. 1, pp. 304–306.

Yorulmaz T., Zima J., Arslan A., Kankilik K. Variation in C-Heterochromatin and AgNOR Distribution in the Common Vole (*Microtus arvalis* sensu lato) (Mammalia, Rodentia). *Archives of Biological Sciences Belgrade*, 2013, vol. 65, no. 3, pp. 989–995.