

УДК 569.323.3(292.48)

**ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВАЛДАЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ
ЛЕСНОЙ МЫШОВКИ *SICISTA BETULINA* PALLAS, 1778
(RODENTIA, DIPODOIDEA)**

**М. И. Баскевич¹, Л. А. Хляп¹, С. Г. Потапов¹, Е. А. Шварц²,
С. Г. Дмитриев³, В. М. Малыгин⁴**

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 117071, Москва, Ленинский просп., 33*

² *WWF, Российское отделение
Россия, 109240, Москва, Николоямская, 19, стр-ние 1*

³ *Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН
Россия, 119334, Москва, Вавилова, 26*

⁴ *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1
E-mail: mbaskevich@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.12.2017 г., принята 23.02.2018 г.

Баскевич М. И., Хляп Л. А., Потапов С. Г., Шварц Е. А., Дмитриев С. Г., Малыгин В. М.
Эволюционные и экологические аспекты генетического разнообразия валдайских популяций лесной мышовки *Sicista betulina* Pallas, 1778 (Rodentia, Dipodoidea) // Поволжский экологический журнал. 2018. № 2. С. 136 – 146. DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-136-146

Представлены и обобщены хромосомные и молекулярные (секвенирование гена *cytb* мтх ДНК) данные по *Sicista* группы *betulina* из северной (Валдайский национальный парк, ВНП), центральной (основной водораздел Русской равнины) и юго-восточной (бассейн Верхней Волги) частей Валдая, а для сравнения – из Подмосковья и Центрального Черноземья. Подтверждена принадлежность мышовок с Валдая и Подмосковья к 32-хромосомной лесной мышовке *S. betulina*, а экземпляра из Центрального Черноземья – к мышовке Штранда *S. strandi* ($2n = 44$). Зверьков добывали в различных лесных биотопах: особей из ВНП в неморальном ельнике, остальные выборки *S. betulina* в смешанном лесу, а *S. strandi* в лесостепи. Получены приоритетные хромосомные (C-banding) и молекулярные (*cytb*) данные, указывающие на своеобразие северо-валдайских популяций *S. betulina*, отличающихся по изученным генетическим признакам от других выборок вида с Валдая и Подмосковья, а также от *S. strandi*. Обсуждаются эволюционные и экологические аспекты полученных результатов.

Ключевые слова: лесная мышовка, хромосомы, молекулярные маркеры (*cytb*), генетическое разнообразие, Валдай.

DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-136-146

ВВЕДЕНИЕ

Применение хромосомных и молекулярных методов исследования в систематике Mammalia позволило в значительной степени расширить возможности таксо-

номической 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 отдельных групп мелких млекопитающих, но и, как следствие, обуславливает потребность переоценить на основе изучения популяционно-генетической структуры видов взгляды на историю формирования их ареалов и пути заселения ими отдельных регионов.

К числу регионов, привлекающих зоологов биологическим разнообразием, относится занимающая северо-западную часть Восточно-Европейской равнины и являющаяся ее главным водоразделом Валдайская возвышенность. Во время последнего оледенения Русской равнины этот регион лежал в краевой ледниковой зоне, что отразилось как на рельефе (конечно-моренные гряды и холмы, камы, озовые гряды, зандровые поля и др.), так и на своеобразии формирования биоты (возможность сохранения рефугиумов, смешение фаун и др.). Гипотеза о возможности существования рефугиумов в области Скандинавского щита получила косвенное подтверждение в ходе изучения популяционно-генетической структуры обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* Pall. Так, на территории Валдая обнаружено 6 хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Щипанов и др., 2009), разделяемых по наличию эндемичных хромосом и особенностям распространения на расы ледниковой и внеледниковой областей (Орлов и др., 2007), контакт между которыми проходит по границе последней вепсовской стадии оледенения (Борисов и др., 2008). Эти данные позволяют обсуждать, используя генетические подходы, историю заселения Валдайской возвышенности предками лесных видов, к которым относится не только обыкновенная бурозубка, но и ряд видов грызунов, по некоторым из которых имеются нуждающиеся в дополнении фрагментарные данные (Баскевич и др., 2007, 2012; Хляп и др., 2017; Sablina et al., 1989; Bulatova et al., 2007). Одним из обитателей Валдайской возвышенности является широкоареальный вид – лесная мышовка *Sicista betulina* Pallas, 1778. Евразийский ареал этого политипического вида лесной мышовки *S. betulina* s. l. обобщен Пуцеком (Pucek, 1982). Он состоит из основного массива ареала, простирающегося с В на З от Забайкалья до Альп и Карпат и изолированных участков обитания в Скандинавии и Ютландии. Валдай может быть отнесен к краевой части основного массива ареала вида в Западной Палеарктике. Ранее при проведении таксономической ревизии политипического вида *S. betulina* s. l. и обосновании видовой самостоятельности вида-двойника мышовки Штранда, *S. strandi* Formosov, 1931 у особей с Валдая был выявлен 32-хромосомный кариотип, характерный для *S. betulina* s. str. (Соколов и др., 1989). Было показано по особенностям локализации гетерохроматина (ГХР), что популяция *S. betulina* s. str. из долины р. Валдайка в Валдайском национальном парке (ВНП) имеет незначительные отличия от таковых из Московской области и Карпат (Баскевич, Окулова, 2003). Эти сведения нуждаются в уточнении

и дополнении с привлечением новых находок и новых генетических методов исследования.

Цель работы – исследовать хромосомные и молекулярные (*cytb*) особенности популяций лесных мышовок с Валдая и для сравнения некоторых выборок *Sicista* группы *betulina* из Восточной Европы для формирования представлений о путях формирования популяционно-генетической структуры лесной мышовки *Sicista betulina* Pallas, 1778 на Валдайской возвышенности и использования генетических данных для исторических реконструкций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованный в работе материал по *S. betulina* на Валдайской возвышенности был собран в 2011 и 2013 гг. во время полевых исследований на территории Валдайского национального парка (ВНП) (Северная часть Валдайской возвышенности, Новгородская область), а также на территории Тверской области (окрестности с Бубоницы и г. Ржев – бассейн Верхней Волги), откуда сборы датируются 2001 г. В работе использованы следующие выборки *S. betulina* с Валдая: из окрестностей оз. Кренье ($n = 4$) в ВНП и из двух пунктов Тверской области: окрестности с. Бубоницы ($n = 2$) и г. Ржев ($n = 1$), для сравнения использован образец *S. betulina* из Смоленско-Московской возвышенности (Московская область, окрестности ЗБС, $n = 1$), а в качестве аутгруппы – образец мышовки Штранда *S. strandi* Formosov, 1931 ($n = 1$) из Центрального Черноземья (Курская область), вида-двойника лесной мышовки (таблица).

Изученный по криптическим видам *Sicista* группы *betulina* материал, использованный в сиквенс-анализе гена *cytb* мтДНК

№ п/п	Вид	Обозначение образца	Регион	Область, район	Точка отлова и ее координаты
1	<i>S. betulina</i>	13-89 Vald	Валдай, северная часть	Новгородская, Валдайский	Окрестности оз. Кренье (57.98° с.ш., 33.37° в.д.)
2	<i>S. betulina</i>	13-127 Vald	Там же	Там же	Там же
3	<i>S. betulina</i>	07-56 Bub	Валдай, Центральная часть, водораздел	Тверская, Торопецкий	Окрестности с. Бубоницы (56.73° с.ш., 31.51° в.д.)
4	<i>S. betulina</i>	07-61 Bub	Там же	Там же	Там же
5	<i>S. betulina</i>	01-12 Rzev	Валдай, Ю-В часть, бассейн верхней Волги	Тверская, Ржевский	Окрестности г. Ржев (56.27° с.ш., 34.32° в.д.)
6	<i>S. betulina</i>	01-13 Zven	Смоленско-Московская возвышенность	Московская, Одинцовский	Окрестности Звенигородской биостанции МГУ (55.70° с.ш., 36.72° в.д.)
7	<i>S. strandi</i>	06-70 Strel	Центральное Черноземье	Курская, Курский	Стрелецкий участок Центрально-Черноземного заповедника (51.58° с.ш., 36.08° в.д.)

Все выборки были кариотипированы. Препараты хромосом приготавливали из клеток костного мозга по стандартной методике воздушно-высушенных препаратов и частично исследовали с применением С-окраски хромосом (Sumner, 1972).

Использованный в работе материал по видам-двойникам *Sicista* группы *betulina* также был изучен с помощью сиквенс-анализа фрагмента (1099 п.н.) гена

cytb митохондриальной ДНК. Протокол проведения сиквенс-анализа, описанный нами ранее для других представителей *Sicista* (Баскевич и др., 2015), включал несколько этапов и выглядел следующим образом. ДНК выделяли фенольно-детергентным методом из спиртовых образцов печени по стандартной методике. Реакцию амплификации проводили на термоциклере Терцик (ДНК-Технология, Россия) в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 60 мМ трис-НСI (рН 7.5), 10 мМ сульфата аммония, 0.1% TWEE 20, по 100 мкМ каждого dNTP, 2 мМ MgCl₂, по 0.1 мМ праймеров, 1 единицу Taq-полимеразы и 25 – 100 нг тотальной ДНК. Процесс амплификации включал 1 цикл первоначальной денатурации при 94°C (3 мин); 40 циклов с денатурацией при 94°C (30 с), отжиг праймера при 50°C (30 с), достройку цепи при 72°C (1 мин), 1 заключительный цикл при 72°C (10 мин). Определение последовательности нуклеотидов амплифицированных фрагментов ДНК гена цитохрома *b* размером 1099 пар нуклеотидов проводили на автоматическом анализаторе ABI PRISM 310 с использованием набора реактивов ABI PRISM BigDye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) с праймерами L14724 и H15915 (Irwin, 1991, цит. по: Fan et al., 2009).

Для выравнивания и анализа полученных последовательностей применен пакет программ Sequence Navigator (Applied Biosystems), а для филогенетического анализа – пакет программ MEGA5. Генетические дистанции (*d*-дистанции) между индивидуальными последовательностями ДНК рассчитывали, исходя из количества нуклеотидных замен на позицию при попарных сравнениях.

Филогенетические деревья, учитывающие характер гаплотипической изменчивости по фрагменту митохондриального гена *cytb*, построены с применением *NJ* (Neighbor Joining = метод ближайшего соседа) и UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean=метод не взвешенной попарной группировки с усреднением) алгоритмов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты изучения выборки *Sicista* группы *betulina* с Валдая, а также из Подмосковья и Центрального Черноземья показали, что по хромосомным маркерам ($2n = 32$) мышовки из пункта обследования на территории Валдайского национального парка (Новгородская область, Валдайский район, окрестности оз. Крень) относятся к *S. betulina*. Сходный 32-хромосомный кариотип имели и зверьки из других пунктов Валдайской возвышенности и привлеченный для сравнения экз. из Подмосковья, тогда как особь из Центрального Черноземья (Курская область) была идентифицирована по кариотипу как вид-двойник лесной мышовки мышовка Штранда *S. strandi* Formosov ($2n = 44$). С-окраска кариотипа у *S. betulina* выполнена только для одной изученной нами выборки ($n = 4$, окрестности оз. Крень). Отмечено сходство в особенностях С-окраски хромосом у исследованных нами 32-хромосомных особей *S. betulina* из окрестностей оз. Крень и таковых из долины р. Валдайка (прицентромерный гетерохроматин (ГХР) выявлен не во всех аутосомах, а Y-хромосома С-негативна) (рис. 1) и подтверждены незначительные отличия по данному хромосомному признаку северо-валдайских популяций вида от других выборок из Восточной Европы, и, в частности, от таковых из Подмоско-

вья, для С-окрашенного кариотипа которых характерно наличие более крупных блоков прицентромерного ГХР и полностью гетерохроматичная Y-хромосома (Баскевич, Окулова, 2003).

Генетические особенности популяции *S. betulina* из ВНП также изучены на основе секвенирования фрагмента (1099 п.н.) гена *cytb* мтДНК. Нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК, выделенные из образцов лесных мышовок с севера Валдайской возвышенности (ВНП) и других пунктов Валдая, а также из использованных в качестве группы сравнения образцов *S. betulina* из Подмосковья,

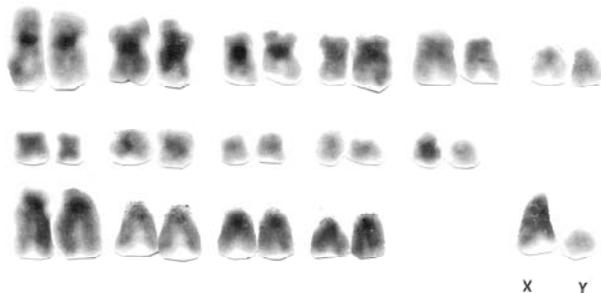


Рис. 1. С-окрашенный кариотип самца *S. betulina* из окрестности оз. Крень Валдайского района Новгородской области, Валдайский национальный парк

а в качестве внешней группы таковых *S. strandi* из Центрального Черноземья (см. таблицу), были использованы для филогенетических реконструкций с привлечением двух методов филогенетического анализа: *NJ* и *UPGMA*. В ходе проведенного анализа было показано, что топология деревьев, построенных с использованием двух разных филогенетических алгоритмов, в общих чертах сходна. Поэтому мы представляем лишь одну из филогенетических реконструкций (*NJ*) (рис. 2)

Как видно из рис. 2, митотипы *cytb* распределяются в две отчетливые группы, разделенные существенными генетическими дистанциями ($D = 9.8\%$). Эти две группы соответствуют признаваемым в настоящее время видам-двойникам *Sicista* группы *betulina*: *S. betulina* s. str., лесная мышовка и *S. strandi* мышовка Штранда (Соколов и др., 1989). Между тем в группировке, к которой относятся все изученные образцы *S. betulina*, прослеживается четкая подразделенность на два разделенных существенными генетическими дистанциями ($D = 8.4\%$) кластера. Один из них включает образцы *S. betulina* с севера Валдайской возвышенности (ВНП, № 13 – 89, 13 – 127), а другой объединяет выборки из других частей Валдая (№ 07 – 56, 07 – 61, 01 – 12) и Московско-Смоленской возвышенности (№ 01 – 13). Таким образом, полученные данные демонстрируют высокий уровень отличий по данному молекулярному признаку образцов *S. betulina* с севера Валдайской возвышенности (окрестности оз. Крень, ВНП) не только от таковых вида-двойника *S. strandi* из Центрального Черноземья, но и от образцов из Тверской области и Подмосковья (см. рис. 2). Представленные данные в случае их дополнения и использования генетической концепции вида (Baker, Bradley, 2006) могут указывать на межвидовой уровень различий между популяциями лесных мышовок из ВНП и таковыми из пунктов вблизи южной границы вепсовской стадии Валдайского ледника и бассейна Верхней Волги. Но вне зависимости от последующей таксономической интерпретации полученных молекулярных данных они представляют без-

условный интерес. Суммируя полученные на использованном нами материале *Sicista* группы *betulina* генетические результаты, следует отметить корреляцию между молекулярными и хромосомными данными: по всем параметрам показана общность северо-валдайской популяции лесной мышовки.

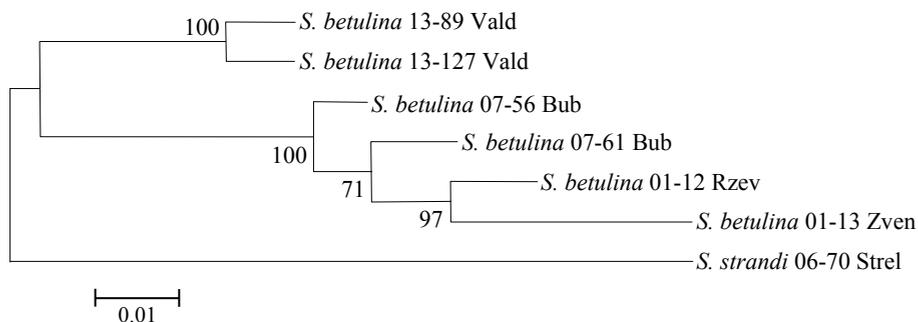


Рис. 2. Филогенетическое древо, построенное с применением *NJ* алгоритма, учитывающее характер гаплотипической изменчивости фрагмента (1099 п.н.) гена *cytb* мт ДНК у представителей *Sicista betulina* с Валдая и Смоленско-Московской возвышенности и изученного в качестве внешней группы вида-двойника *S. strandi*. В узлах ветвления показано значение буттстреп поддержки для 1000 нуклеотидных замен. Наименование образцов соответствует таковому в таблице

Интересно, что использованные в генетических исследованиях представители *Sicista* группы *betulina* были добыты в разных лесных биотопах. Так, мышовок из пункта на севере Валдайской возвышенности (ВНП, оз. Кренье) отловили на освещенном участке неморального ельника, а сходные по генетическим характеристикам выборки *S. betulina* из Торопецкого и Ржевского районов Тверской области на Валдае и взятый для сравнения экземпляр лесной мышовки из Московской области (окрестности Звенигородской биостанции МГУ) были добыты на освещенных участках смешанного леса, тогда как особь из Центрального Черноземья (Курская область), определенная по кариотипу как вид-двойник лесной мышовки, мышовка Штранда *S. strandi* Formosov ($2n = 44$), была поймана в лесостепи. Возможно, отмеченные на изученных выборках различия в биотопической приуроченности видов-двойников *S.* группы *betulina* и группировок лесной мышовки являются результатом их адаптивной стратегии, но объем использованного материала не позволяет сделать окончательные выводы. Полученные генетические результаты представляют интерес, скорее, в эволюционном аспекте. Можно высказать предположение, что своеобразие северо-валдайских популяций *S. betulina* определяется их генетическим родством с предками из рефугиумов в области Скандинавского щита, откуда могло происходить заселение освобождавшейся ото льда в LGM территории северной части Валдая, тогда как заселение лесных ландшафтов бассейна Верхней Волги и сопредельных участков происходило из внеледниковой области. В этой связи было бы интересно сопоставить полученные результаты секвенирования гена *cytb* мтДНК у особей *S. betulina* из различных пунктов Валдая и

Смоленско-Московской возвышенности с исследованием нуклеотидных последовательностей образцов гена *cytb* мтДНК у *S. betulina* из изолятов в Фенноскандии. Напомним, что предположение о возможности существования рефугиумов лесной и тундровой растительности в области Скандинавского щита коррелирует с хромосомными данными по валдайским популяциям и других видов мелких млекопитающих: *Sorex araneus* (Орлов и др., 2007; Bulatova et al., 2000 и др.), *Microtus oeconomus* (Баскевич и др., 2016), а также с поддерживающими гипотезу о существовании рефугиума лесной и тундровой растительности в области Скандинавского щита геоботаническими данными по географии «очагов расселения» широколиственных пород в Восточной Европе (Кожаринов, 1994) и геоморфологическими предпосылками, результатом которых является обнаружение к западу от Валдайской возвышенности на последних стадиях Валдайского оледенения островных территорий, не затронутых ледником (срединные массивы) (Геоморфология..., 1969; Эволюция экосистем..., 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами в ходе анализа популяционно-генетической структуры лесной мышовки на Валдайской возвышенности результаты могут служить дополнительным аргументом в пользу гипотезы, согласно которой лесные и тундровые экосистемы в области последнего покровного оледенения не были полностью уничтожены ледниковым щитом и могли сохраняться в отдельных рефугиумах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00032а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баскевич М. И., Окулова Н. М. Сравнительная кариология и краниология мышовок (Sicista, Dipodoidea, Rodentia) группы *betulina* // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 8. С. 996 – 1009.

Баскевич М. И., Крысанов Е. Ю., Малыгин В. М., Сапельников С. Ф. Новые данные по хромосомной изменчивости подземной полевки *Microtus (Terricola) subterraneus* (Rodentia Arvicolidae) на территории России и Украины // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 3. С. 369 – 376.

Баскевич М. И., Хляп Л. А., Шварц Е. А. Хромосомные подходы в изучении таксономического и генетического разнообразия грызунов Валдайской возвышенности // Экология, эволюция и систематика животных : материалы междунар. конф. Рязань : Изд-во «Голос губернии», 2012. С. 191 – 193.

Баскевич М. И., Хляп Л. А., Шварц Е. А. Хромосомный полиморфизм в периферической популяции полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Arvicolinae) из Валдайского национального парка // Докл. РАН. 2014. Т. 454, № 2. С. 227 – 231.

Баскевич М. И., Потапов С. Г., Миронова Т. А. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования // Журн. общ. биологии. 2015. Т. 76, № 4. С. 333 – 349.

Баскевич М. И., Хляп Л. А., Миронова Т. А., Черепанова Е. В., Кривоногов Д. М., Малыгин В. М. К вопросу о стабильности и изменчивости кариотипа *Microtus oeconomus*, полевки-экономки (Rodentia, Arvicolinae) : анализ новых находок из Восточной Европы // Зоол. журн. 2016. Т. 95, вып. 4. С. 476 – 483.

Борисов Ю. М., Козловский А. И., Балакирев А. Е., Демидова Т. Б., Ирхин С. Ю., Малыгин В. М., Окулова Н. М., Потапов С. Г., Щипанов А. В., Орлов В. Н. Контакты хромосом-

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

ных рас обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. (Insectivora) на краевых образованиях вепсковой стадии Валдайского ледника // Сиб. экол. журн. 2008. № 5. С. 763 – 771.

Геоморфология и четвертичные отложения северо-запада СССР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 256 с.

Кожаринов А. В. Динамика растительности Восточной Европы в позднем ледниковье – голоцене : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 60 с.

Орлов В. Н., Козловский А. И., Балакирев А. Е., Борисов Ю. М. Эндемизм хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) и возможность сохранения рефугиумов в области покровного оледенения поздневалдайской эпохи // Докл. РАН. 2007. Т. 416, № 6. С. 841 – 844.

Соколов В. Е., Ковальская Ю. М., Баскевич М. И. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *S. strandi* Formosov (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 10. С. 95 – 106.

Хляп Л. А., Шварц Е. А., Баскевич М. И., Николаев В. И., Тишков А. А., Леонтьева О. А., Черепанова Е. В., Глазов П. М. Фауна, экология и зоогеография млекопитающих Валдайского поозерья : ретроспектива и современное состояние // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2017. № 1. С. 125 – 159.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В., Щипанов А. Н. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 8. С. 975 – 989.

Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н.) / отв. ред. А. К. Маркова, Т. ван Кольфсхоттен. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 556 с.

Baker R. J., Bradley R. D. Speciation in mammals and the genetic species concept // J. Mammalogy. 2006. Vol. 87, iss. 4. P. 643 – 662.

Bulatova N. Sh., Shchipanov N., Searle J. B. The Seliger-Moscow hybrid zone between chromosome races of common shrews – an initial description // Russ. J. Theriol. 2007. Vol. 6, № 1. P. 111 – 116.

Bulatova N. Sh., Searle J. B., Bystrakova N., Nadjafova R., Shchipanov N., Orlov V. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriol. 2000. Vol. 45, suppl. 1. P. 33 – 46.

Fan Z., Liu Sh., Liu Y., Zeng B., Zhang X., Guo C., Yue B. Molecular phylogeny and taxonomic reconsideration of the subfamily Zapodinae (Rodentia: Dipodidae), with an emphasis of Chinese species // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2009. Vol. 51, iss. 3. P. 447 – 453.

Pucek Zd. Family Zapodidae // Handbuch der Säugetiere Europas. 2/1. Weisbaden : Academic Verlag, 1982. S. 497 – 538.

Sablina O. V., Zima J., Rajabli S. I., Krystufek B., Goleniscev F. N. New data on karyotype variation in the pine vole, *Pitymys subterraneus* (Rodentia, Arvicolidae) // Vestnik Ceskoslovenske. Spolecnosti Zoologicke (Praha). 1989. Vol. 53. P. 295 – 299.

Sumner A. T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Experimental Cell Research. 1972. Vol. 75, iss. 1. P. 304 – 306.

М. И. Баскевич, Л. А. Хляп, С. Г. Потапов и др.

**EVOLUTIONARY AND ECOLOGICAL ASPECTS
OF GENETIC VARIABILITY IN POPULATIONS
OF *SICISTA BETULINA* (RODENTIA, DIPODOIDEA) FROM VALDAI HILLS**

**Marina I. Baskevich¹, Liudmila A. Khlyap¹, Sergej G. Potapov¹,
Evgeny A. Shvarts², Sergey G. Dmitriev³ and Vasily M. Malygin⁴**

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

² Conservation Policy of WWF-Russia
19 Nikoloyamskaya Str., Moscow 109240, Russia

³ N. K. Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences
26 Vavilova Str., Moscow 119334, Russia

⁴ Lomonosov Moscow State University
1 Leninskie Gory, Moscow 119234, Russia
E-mail: mbaskevich@mail.ru

Received 21 December 2017, accepted 23 February 2018

Baskevich M. I., Khlyap L. A., Potapov S. G., Shvarts E. A., Dmitriev S. G., Malygin V. M. Evolutionary and Ecological Aspects of Genetic Variability in Populations of *Sicista betulina* (Rodentia, Dipodoidea) from Valdai Hills. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 2, pp. 136–146 (in Russian). DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-136-146

Chromosomal (routine, C-banding) and molecular (*cytb*) data for *Sicista* of the *betulina* group from the northern (Valdai National Park), central (the main watershed of East European Plain) and southeast (Upper Volga Basin) parts of Valdai and, for comparison, from the Moscow and Central Chernozem regions are presented and generalized. The birch mice from Valdai and the Moscow area belonging to the 32-chromosomal *S. betulina*, and that from the Central Chernozem area belonging to *S. strandi* ($2n = 44$) are confirmed. Birch mice were collected in various biotopes: individuals from Valdai National Park were sought for in coniferous forests with nemoral covering, other groups of *S. betulina* were sought for in mixed forests, and *S. strandi* were sought for in a forest-steppe. Priority chromosomal (C-banding) and molecular (*cytb*) data were obtained to indicate an originality of the *S. betulina* population from Valdai National Park differing in the studied genetic signs from other selections of the species from Valdai and the Moscow area and from *S. strandi* as well. Evolutionary and ecological aspects of the results obtained are discussed.

Key words: *Sicista betulina*, chromosomes, molecular markers (*cytb*), Valdai, genetic variability, Valdai Hills.

DOI: 10.18500/1684-7318-2018-2-136-146

Acknowledgments: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 16-04-00032a).

REFERENCES

Baskevich M. I., Okulova N. M. Comparative karyology and craniology in birch mice of the group “*betulina*” (Rodentia, Dipodoidea, Sicista). *Zoologicheskii zhurnal*, 2003, vol. 82, no. 8, pp. 996–1009 (in Russian).

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Baskevich M. I., Krysanov E. Yu., Malygin V. M., Sapel'nikov S. F. New data on the chromosomal variability in the pine vole (*Microtus (Terricola) subterraneus*, Rodentia, Arvicolidae) from the territory of Russia and Ukraine. *Zoologicheskii zhurnal*, 2007, vol. 86, no. 3, pp. 369–376 (in Russian).

Baskevich M. I., Khlyap L. A., Shvarts E. A. Chromosome Approaches in the Study of Taxonomic and Genetic Diversity of Rodents from the Valdai Upland. In: *International Scientific and Practical Conference "Ecology, Evolution and Systematics of Animals"*. Ryazan, "Golos Gubernii" Publ., 2012, pp. 191–193 (in Russian).

Baskevich M. I., Khlyap L. A., Schwartz E. A. Chromosomal polymorphism in the peripheral population of the root vole *Mirotus oeconomus* (Rodentia, Arvicolinae) of the Valdai National Park. *Doklady Biological Sciences*, 2014, vol. 454, no. 1, pp. 29–33.

Baskevich M. I., Potapov S. G., Mironova T. A. Caucasian cryptic species of rodents as models for studying the problem of species and speciation. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 2015, vol. 76, no. 4, pp. 333–349 (in Russian).

Baskevich M. I., Khlyap L. A., Mironova T. A., Cherepanova E. V., Krivonogov D. M., Malygin V. M. To the Problem on Stability and Variability of the Root Vole (*Microtus Oeconomus*, Rodentia, Arvicolinae), Karyotype: an Analysis of New Records from Eastern Europe. *Zoologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 95, no. 4, pp. 476–483 (in Russian).

Borisov Yu. M., Kozlovsky A. I., Balakirev A. E., Demidova T. B., Irchin S. Yu., Maligin V. M., Okulova N. M., Potapov S. G., Shchipanov A. N., Orlov V. N. Zones of Contact of the Chromosome Races of the Common Shrew *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) at the Extremes of the Veps Stage of the Valdai Ice Sheet. *Contemporary Problems of Ecology*, 2008, vol. 1, no. 1, pp. 583–580.

Geomorfologiya i chetvertichnye otlozheniya severo-zapada SSSR (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti) [Geomorphology and Quaternary Deposits of the Northwestern Part of the USSR (Leningrad, Pskov and Novgorod Regions)]. Leningrad, Nauka Publ., 1969. 256 p. (in Russian).

Kozharinov A. V. *Dinamika rastitel'nosti Vostochnoi Evropy v pozdnem lednikov'e – golotsene* [Dynamics of the Plant cover of Eastern Europe in the Pleistocene – Holocene]: Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Moscow, 1994. 60 p. (in Russian).

Orlov V. N., Kozlovskii A. I., Balakirev A. E., Borisov YU. M. Endemic Chromosome Races of the Common Shrew *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) and the Possible Preservation of Refugia in the Late Valdai Glaciation Area. *Doklady Biological Sciences*, 2007, vol. 416, no. 1, pp. 396–399.

Sokolov V. E., Koavalskaya Yu. M., Baskevich M. I. On species status of northern birch mice *Sicista strandi* Formosov (Rodentia, Dipodoidea). *Zoologicheskii zhurnal*, 1989, vol. 68, no. 10, pp. 95–106 (in Russian).

Khlyap L. A., Shvarts E. A., Baskevich M. I., Nikolaev V. I., Tishkov A. A., Leonteva O. A., Cherepanova E. V., Glazov P. M. The Fauna, Ecology and Zoogeography of Mammals in Valdai Lakeland: Retrospective and Current Status. *Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*, 2017, no. 1, pp. 125–159 (in Russian).

Shchipanov N. A., Bulatova N. Sh., Pavlova S. V., Shchipanov A. N. The Common Shrew (*Sorex araneus*) as a Model Species in Ecological and Evolutionary Studies. *Zoologicheskii zhurnal*, 2009, vol. 88, no. 8, pp. 975–989 (in Russian).

Evolution of European Ecosystems during Pleistocene – Holocene transition (24 – 8 kyr BP). Eds. A. K. Markova, T. van Kolfschoten. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 556 p. (in Russian).

Baker R. J., Bradley R. D. Speciation in mammals and the genetic species concept. *J. Mammalogy*, 2006, vol. 87, iss. 4, pp. 643–662.

Bulatova N. Sh., Shchipanov N., Searle J. B. The Seliger-Moscow hybrid zone between chromosome races of common shrews – an initial description. *Russ. J. Theriology*, 2007, vol. 6, no. 1, pp. 111–116.

Bulatova N. Sh., Searle J. B., Bystrakova N., Nadjafova R., Shchipanov N., Orlov V. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia. *Acta Theriologica*, 2000, vol. 45, suppl. 1, pp. 33–46.

Fan Z., Liu Sh., Liu Y., Zeng B., Zhang X., Guo C., Yue B. Molecular phylogeny and taxonomic reconsideration of the subfamily Zapodinae (Rodentia: Dipodidae), with an emphasis of Chinese species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, vol. 51, iss. 3, pp. 447–453.

Pucek Zd. Family Zapodidae. *Handbuch der Saugetiere Europas*. 2/1. Weisbaden, Academic Verlag, 1982, pp. 497–538.

Sablina O. V., Zima J., Rajabli S. I., Krystufek B., Golenishev F. N. New data on karyotype variation in the pine vole, *Pitymys subterraneus* (Rodentia, Arvicolidae). *Vestnik Ceskoslovenske. Spolecnosti Zoologicke* (Praha), 1989, vol. 53, pp. 295–299.

Sumner A. T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Experimental Cell Research*, 1972, vol. 75, iss. 1, pp. 304–306.