

УДК 576.312.37:599.33

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПАРАПАТРИЧЕСКОЙ ЗОНЫ КОНТАКТА ДВУХ 46-ХРОМОСОМНЫХ ФОРМ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2010 г. Н. Ш. Булатова¹, Ф. Н. Голенищев², Ю. М. Ковальская¹, Л. Г. Емельянова¹, Н. В. Быстракова⁴, С. В. Павлова¹, Р. С. Наджафова¹, Л. А. Лавренченко¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва 119071; e-mail: admin@sevin.ru

²Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034; e-mail: microtus@zin.ru

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра биогеографии, Москва 119899; e-mail: biosever@yandex.ru

⁴Пензенский государственный педагогический университет, кафедра зоологии и экологии, Пенза 440026; e-mail: natvibys@mail.ru

Поступила в редакцию 16.02.2009 г.

После открытия в 1969 г. симпатрических видов-двойников и аллопатрических хромосомных форм обыкновенной полевки (группа *Microtus arvalis*) поиск границ их ареалов идет, фактически не прекращаясь, до настоящего времени. На цитогенетическом материале, представленном в настоящей статье, изучено распределение представителей двух кариоформ ($2n = 46$: $NF = 84$, $NF = 72$) в 20 географических пунктах Европейской России (в интервале 34° – 56° в.д. и 51° – 61° с.ш.). В пределах страны дополнены и существенно сближены места находок двух кариоформ – “arvalis” и “obscurus”, для формы “obscurus” уточнены известные границы распространения на севере и юге. Нами получены прямые свидетельства парапатрического распространения и образования гибридной зоны двух кариоформ, а это означает, что в российской части ареала группы можно исследовать эволюционные взаимосвязи двух геномов в условиях природного эксперимента – парапатрической гибридной зоны на стыке форм “arvalis” и “obscurus”.

При генетическом подходе у многих видов ареал разделяется на географически замещающие друг друга генетические формы, которые в случае кариотипических различий носят название кариоформ, хромосомных форм или рас. Дискретность генетических подразделений находит прямое выражение в феномене гибридных зон. В гибридных зонах двух контактирующих друг с другом кариоформ хромосомные перестройки не только выступают маркерами стыка, но и ведут к репродуктивной изоляции, поскольку могут быть связаны с гибридным нарушением мейоза, и таким образом сами участвуют в дивергенции частей одного вида вплоть до видообразования. Как симпатрические, так и аллопатрические хромосомные формы являются объектом спекуляций теорий хромосомного видообразования (часто в противопоставлении аллопатрической и симпатрической моделей). Но только в природной ситуации парапатрической зоны контакта для эволюциониста открывается возможность изучать реальные процессы, затрагивающие дивергировавшие популяции [1, 2]. Среди млекопитающих одной из первых групп, в которых цитогенетическим анализом выявлен спектр разнообразия аллопатрических таксонов и обнаруже-

ны симпатрические виды-двойники, оказались обыкновенные полевки (грызуны из рода *Microtus*). С 1968 г. эта группа становится в России объектом устойчивого систематического и эволюционного интереса (см., например, [3–8]). По результатам цитогенетического исследования природных и лабораторных популяций, с привлечением данных экспериментальной гибридизации, прежде единый политипический широкоареальный вид обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) был разделен систематиками на несколько видов. Прежнее видовое имя оставлено за 46-хромосомной полевкой, распространенной от Западной Европы до Алтая включительно и симпатричной на восточной половине ареала с 54-хромосомным видом-двойником, *M. rossiaemeridionalis* [9–11]. Две формы 46-хромосомного кариотипа (“arvalis” и “obscurus”) с различиями по числу акроцентриков, внешне похожими на результат перичентрических инверсий, были открыты на значительном – почти в 2000 км – географическом удалении друг от друга. Границы форм “arvalis” и “obscurus”, первоначально описанных как аллопатрические – в России, в европейской части, и в Армении [12], по мере изучения все более сближались [13, 11], пока не удалось найти зону



Кариограммы обыкновенных полевков из крайних точек находок двух кариоформ (OB – “obscurus”, AR – “arvalis”) и гибридной зоны. $2n = 46$. Пять крупных пар аутосом и X-хромосомы неизменны, формоспецифические различия выражены в числе акроцентриков и морфологии Y-хромосомы. *а* – OB, 20 акроцентриков (самка, Архангельская обл.); *б* – AR, 8 акроцентриков, миниатюрная Y-хромосома (самец, Липецкая обл.); *в* – кариотип гибрида F_1 (AR, самка \times OB, самец; Владимирская обл.); *г* – интерпретация рекомбинантного кариотипа с 10 акроцентриками и Y-хромосомой типа AR. *а, б, г* – рутинная окраска хромосом; *в* – С-окраска.

контакта между ними в центре России [8, 14, 15]. К настоящему времени становится все более очевидным отсутствие географического разрыва ареалов “arvalis” и “obscurus” в Европейской России [8, 16].

Различия в кариотипе и аллозимах могут накапливаться в состоянии аллопатрии, что и предполагалось для полевков [17], но оценить вклад хромосом и генов в эволюционную дивергенцию можно только при изучении зоны контакта дивергировавших форм.

Диплоидное число у двух форм всегда одно и то же ($2n = 46$) и одинаковы четыре-пять пар самых крупных двуплечих аутосом (№ 1–5), а также шестая по порядку величины метацентрическая X-хромосома. Стабильно гомозиготная пятая пара у формы “arvalis” (оба гомолога субметацентрики) часто полиморфна у формы “obscurus” (гомозиготные и/или гетерозиготные субметацентрики и акроцентрики). Диагностическими для кариоформ являются морфологические различия более мелких аутосом. Эти различия ранее считали результатом

перичентрических инверсий [12], пока не было показано, что они связаны не с поворотом участка хромосомы, а со сдвигом (шифт) центромеры. Рисунком G-окраски у перестроенных таким образом хромосом не изменяется [18–20]. Хотя в некоторых из исследованных популяций у обеих форм встречаются варианты по соотношению диагностических акроцентриков и метацентриков [13], в материалах из российских регионов кариотипы обычно таковы: 13 пар метацентриков и только 4 пары акроцентриков у первой формы и 7 пар метацентриков и 10 пар акроцентриков у второй [7, 20]. Различия между кариотипами затрагивают по шесть хромосом двух форм (они метацентрические у “arvalis” и акроцентрические у “obscurus”), что выражается в разных значениях индекса *NF* (основное число плеч), который, соответственно, у первой формы больше ($NF = 84$), чем у второй ($NF = 72$). Среди других простых характеристик на препаратах без применения дифференциальной окраски хромосом видны различия в величине половой Y-хромосомы

Материалы для цитогенетического изучения обыкновенных полевок с различными кариотипами: *M. arvalis*, $2n = 46$

Номер п/п	Область: район (место)	Координаты N – с.ш., E – в.д.	N	Кариотип	NF	ДНК	Ссылки	
1	Архангельская: Устьянский (Чадрома)	N 61°20'/E 42°20'	1	OB	72		[24], наши данные (рисунок)	
2	Кировская: Советск	N 57°31'/E 48°56'	3	OB	72		[21]	
3	Нижегородская: Городец	N 56°33'/E 43°53'	1	OB	72		[21]	
4	Владимирская: Ковров	N 56°20'/E 41°25'	47, в том числе:			**	Наши данные (рисунок)	
			8	OB	72			
			5	AR	84	*		
			6	F ₁	78			[15]
			28	Rec	74–83			[15]
5	Тверская: Старицкий (Крутицы)	N 56°18'/E 34°52'	1	AR	84	**	Наши данные	
6	Московская: Зарайск	N 54°47'/E 38°42'	3	AR	84	**	[15, 26]	
7	Рязанская: Спасский (Ок- ский заповедник)	N 54°39'/E 40°45'	8	AR	84		[22, 26]	
8	Липецкая: Задонск	N 52°37'/E 38°59'	4	AR	84		[15, 21], наши данные (рисунок)	
9	Тамбовская: Мичуринск	N 53°03'/E 40°30'	1	AR	84		[26]	
10	Тамбовская: Знаменка	N 52°19'/E 41°20'	1	OB	72		[26]	
11	Тамбовская: Умет	N 52°43'/E 43°10'	1	OB	71	**	[21]	
12	Тамбовская: Инжавино	N 52°14'/E 42°23'	1	OB	70	**	[21]	
13	Воронежская: Бобров	N 51°14'/E 40°12'	2	OB	72	**	[15, 23]	
14	Воронежская: Лиски	N 51°00'/E 39°18'	2	OB	72	**	[15, 23]	
15	Белгородская: Губкин	N 51°11'/E 37°38'	5	OB	72		Наши данные	
16	Белгородская: Новый Оскол	N 51°00'/E 38°00'	1	OB	72		[15, 26]	
17	Белгородская: Айдар	N 49°55'/E 38°55'	1	OB	72		[26]	
18	Пензенская: Сердобск	N 52°22'/E 44°12'	1	OB	72	**	Наши данные	
19	Саратовская: Лысье Горы	N 51°17'/E 45°00'	1	OB	72	**	[21]	
20	Оренбургская: Беляево	N 51°22'/E 56°52'	1	OB	71	**	Наши данные	

Примечание. AR – форма "arvalis", OB – форма "obscurus", F₁ – гибридный строго промежуточный кариотип между двумя кариоформами, Rec – разные варианты рекомбинантных хромосомных наборов. Места находок пронумерованы в порядке следования локалитетов с севера на юг. N – число особей. NF – основное число плеч. В графе "ДНК" отмечены те выборки, в которых, кроме хромосомных, изучены и маркеры молекулярные (* [27], ** [28]).

сомы (миниатюрный акроцентрик, меньше любой из аутосом, у самцов с кариотипом "arvalis" и акроцентрик большего размера или двуплечий элемент, неотличимый от акроцентрических аутосом, в кариотипе "obscurus").

Для нашего исследования обыкновенные полевки были получены из ряда мест с огромной территории вблизи границы Европы с Азией, где происходит замещение одной 46-хромосомной формы *M. arvalis* на другую — условно западную "arvalis" на восточную "obscurus". В этом же регионе обе формы могут встречаться симпатрично с видом-двойником *M. rossiaemeridionalis*, который не обнаруживает морфологических видовых особенностей, но отличается по кариотипу ($2n = 54$). Особенности хромосомного набора дают возможность различать две 46-хромосомные формы *M. arvalis* и 54-хромосомный вид-двойник и обеспечивают определение гибридов первого поколения в любых возможных сочетаниях из этих трех кариотипов. В нашей статье по данным хромосомного анализа существенные уточнения внесены в конфигурацию границы одной из форм, а именно "obscurus", и проведено первое рекогносцировочное описание гибридной зоны двух кариоформ, "arvalis" и "obscurus".

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Из списка мест, в которых участниками авторского коллектива данной статьи в разные годы были получены материалы для кариологического изучения обыкновенных полевок, для настоящей публикации отобраны лишь те, которые важны для определения границ двух 46-хромосомных кариоформ в Европейской России (таблица). По мере накопления материалов некоторые данные публиковались в списках кариотипированных видов, имеющих отношение к тому или иному региону [21–24], или как предварительное сообщение о гибридной зоне [14, 15]. В полном объеме разнообразие кариотипов в гибридной зоне двух хромосомных форм, первой из обнаруженных для форм "arvalis" и "obscurus", будет представлено отдельно.

Хромосомный анализ проведен по стандартной для мелких млекопитающих процедуре, основанной на методе "воздушного высушивания" [25]. В исследованной группе для отнесения к одной из категорий (вид, кариотипическая форма, гибриды F_1 между "arvalis" и "obscurus", другие гибридные варианты) достаточно было просто определить диплоидное число ($2n = 46$) и число акроцентриков в кариотипе, а также особенности морфологии Y-хромосомы у самцов с учетом результатов С-окраски ([15]; рисунок). Несмотря на огромный ареал, который занимают обыкновенные полевки на территории России и за ее пределами, найти животных в нужных точках иногда непросто [23, 26]. Поэтому объемы выборок невелики, и мы старались параллельно получить материал не только для кариологического, но и для молекулярного исследования.

Данные изучения фрагментов генов ядерной и митохондриальной ДНК кариотипированных нами особей вошли в некоторые предварительные сообщения [27–30] и, кроме того, будут опубликованы особо.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В каждой из выборок, представленных в таблице, кроме одной, встречался лишь один кариотип — AR ("arvalis") или OB ("obscurus"). Самые близкие раздельные находки относятся к Тамбовской области, где особи двух кариоформ обнаружены на расстоянии всего 80 км по прямой (таблица). Совместные находки относятся только к району, обозначенному номером 4 (Владимирская обл.), — парапатрической зоне контакта двух кариоформ. У всех исследованных особей с кариотипом OB отмечено по 10 пар (поштучно — 20) акроцентриков, с кариотипом AR — по 4 пары, т.е. поштучно 8 акроцентриков (рисунок, а, б). В трех пунктах разных областей (Тамбовская и Оренбургская), в каждом из которых было изучено лишь по одной особи, выявлены кариотипы OB с увеличенным числом акроцентриков за счет полиморфизма пятой пары (гетерозигота субметацентрик/acroцентрик, $NF = 71$, в двух случаях и гомозигота по акроцентрикам, $NF = 70$, в одном случае) (таблица). Всегда, когда анализировались самцы двух форм, прослеживались стойкие формоспецифические различия в величине Y-хромосомы.

По нашим данным, на европейской территории России поддерживается стойкий цитогенетический хиатус двух хромосомных форм обыкновенной полевки, "arvalis" и "obscurus". Граница между формами, протянувшаяся практически от северного края ареала вида до южного в пределах страны, представляет одну из самых масштабных по длине зон контакта у европейских млекопитающих [31] и может сравниваться по длине только с гибридной зоной двух геномных форм домовых мыши (подвидов или полувидов *Mus musculus* и *M. domesticus*) [2]. По широте обе формы проходят одинаково полный зональный диапазон от средней тайги до сухих степей европейской части России, по долготе их ареалы проникают на восток (AR) и на запад (OB) взаимноисключающим образом. Граница западной кариоформы "arvalis" продвинута максимально на восток на территориях по обоим берегам Верхней Волги (условно до места впадения Оки). На правом берегу самой восточной из исследованных является выборка из гибридной зоны, на левом берегу предел распространения в северо-восточном направлении показывают две точки встречной формы OB (соответственно, точки 4 и 2–3). Граница другой формы, "obscurus", обходит этот угол и углубляется с востока на запад с двух сторон, на севере страны (Архангельская обл.) и на юге (Белгородская обл., см. таблицу). Обследованный регион не отличается наличием каких-то существенных географических преград, кро-

ме русел крупнейших в Европейской России рек, которые, по-видимому, не ограничивают распространения этих кариоформ. Так, форма "obscurus" найдена на двух берегах Средней Волги и переходит Оку в нижнем течении [8] и Средний Дон [21, 23]. Примеры такого рода можно привести и для формы "arvalis" на Верхней Волге [7]. Накопление данных по возможному микрогеографическому и биотопическому предпочтением двух форм необходимо проводить под кариотипическим контролем. Особого внимания заслуживают территории вокруг зоны контакта двух кариоформ. Поскольку в прежних сводках географические координаты мест находок не принято было обозначать [7, 11], данные, представленные в таблице, могут служить ориентиром для будущих возможных поисков.

Комплексная перестройка в пятой паре — типа перичентрической инверсии с добавочным гетерохроматином и ЯОР [32] — является хромосомным маркером генома "obscurus" [7, 18, 19]. Гетерозиготы по пятой паре ($NF = 71$) в наших материалах отмечены в двух точках списка (таблица), и в одной точке выявлена гомозигота по перестройке ($NF = 70$). В гибридной зоне двух кариоформ не выявлено ни одного примера этой перестройки. В выборке из нескольких десятков особей из гибридной зоны (таблица) были представлены как обе "чистые" формы "arvalis" и "obscurus", так и гибриды с варьирующим составом метацентриков и акроцентриков. Структура гибридной зоны в общих чертах выглядит так: в северной части обследованной местности во Владимирской области найдены кариотипически чистые "arvalis", на юге — "obscurus", в центральном участке встречаются в основном кариотипы смешанного происхождения. Среди них распознаются гибриды первого поколения, со строго промежуточным числом акроцентриков, а именно 14 (4 от одной формы и 10 от другой). Есть и другие варианты, которые могут быть интерпретированы как результат возвратных скрещиваний гибридов с одной из двух исходных форм. В них число акроцентриков варьирует от минимального значения (9 или 10), почти как у "arvalis", до приближающегося к максимуму (17 или 18), подобно "obscurus". Гибридный вариант с 14 акроцентриками и Y-хромосомой формы "obscurus" и рекомбинантный вариант, близкий по числу акроцентриков (10) и Y-хромосоме к форме "arvalis", представлены на рисунке, (в) вместе с кариограммами "чистых" кариоформ близ их границ на севере (ОВ, точка 1) и востоке (АР, точка 8).

Из всего сказанного сформулируем следующие выводы. Последовательный цитогенетический подход, ярко реализованный в дифференциальной систематике группы обыкновенных полевков [3, 5, 7], важен на новом направлении, связанном с дифференциальной географией. По Н.И. Вавилову [33], эти два аспекта неразделимы при генетическом подходе к виду. В эпоху распространения молеку-

лярных методов исследование географических подразделений генома вида и их филогении определяют как филогеографию [34]. Только в прямом исследовании парапатрических гибридных зон эволюционисты видят решение важнейших проблем вида [1]. Для этих целей гибридная парапатрическая зона двух хромосомных форм обыкновенной полевки может рассматриваться как удобная природная модель с дискретными цитогенетическими маркерами. Особенную ценность модели придает масштаб огромной по географической протяженности континентальной пограничной зоны кариоформ "arvalis" и "obscurus".

Работа поддержана на заключительном этапе грантами РФФИ (07-04-00102, 09-04-00851, 10-04-00580), ФЦП "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" (2009-1.1-141-063-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hewitt G.M. Hybrid zones — natural laboratories for evolutionary studies // TREE (Trends in Ecology and Evolution). 1988. V. 3. P. 158–167.
2. Sage R.D., Atchley W.R., Capanna E. House mice as models in systematic biology // Syst. Biol. 1993. V. 42. P. 523–561.
3. Мейер М.Н. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевков (род *Microtus*) // Зоол. журн. 1968. Т. 47. С. 850–859.
4. Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188. С. 1411–1414.
5. Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. Виды-двойники в группе *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1972. Т. 51. С. 724–738.
6. Мейер М.Н., Раджабли С.И., Булатова Н.Ш., Голеннищев Ф.Н. Кариологические особенности и вероятные родственные связи полевков группы "arvalis" (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1985. Т. 64. С. 417–428.
7. Мейер М.Н., Голеннищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1996. Т. 232. 320 с.
8. Мейер М.Н., Голеннищев Ф.Н., Булатова Н.Ш., Артоболевский Г.В. Материалы к распространению двух хромосомных форм обыкновенной полевки (*Arvicolinae, Microtus*) в Европейской России // Зоол. журн. 1997. Т. 76. С. 487–493.
9. Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. О номенклатуре 46- и 54-хромосомных полевков типа *Microtus arvalis* Pall. (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1972. Т. 51. С. 157–161.

10. *Мальгин В.М., Яценко В.Н.* Номенклатура видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 64. С. 579–591.
11. Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, 1994. 432 с.
12. *Орлов В.Н., Мальгин В.М.* Две формы 46-хромосомной обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas // Млекопитающие (эволюция, кариология, систематика, фаунистика): Материалы II Всесоюз. совещ. Москва; Новосибирск, 1969. С. 143–144.
13. *Král B., Lapunova E.A.* Karyotypes of 46-chromosome *Microtus arvalis* (Microtinae, Rodentia) // Zool. listy. 1975. V. 24. P. 1–11.
14. *Golenishchev F.N., Meyer M.N., Bulatova N.Sh.* The hybrid zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // Proc. Zoological Institute RAS. 2001. V. 289. P. 89–94.
15. *Bulatova N., Golenishchev F., Bystrakova N. et al.* On distribution and geographic limits of the alternative cytotypes of voles (genus *Microtus*) in European Russia // Hystrix It. J. Mamm. (n.s.). 2007. V. 18. P. 99–109.
16. *Потанов С.Г., Окулова Н.М., Баскевич М.И.* Молекулярно-генетические исследования (RAPD-анализ) *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolidae) на Русской равнине // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М.: КМК, 2007. С. 213–220.
17. *Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Белянин А.Н. и др.* Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевок *Microtus arvalis* и *Microtus epiroticus* // Зоол. журн. 1984. Т. 63. С. 1555–1565.
18. *Раджабли С.И., Графодатский А.С.* Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматин) // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа / Под ред. В.В. Хвостовой. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1977. С. 231–248.
19. *Мальгин В.М., Саблина О.В.* Кариотипы видов-двойников. 1.1. Кариотипы // Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, 1994. С. 7–26.
20. *Mazurok N.A., Rubtsova N.V., Isaenko A.A. et al.* Comparative chromosome and mitochondrial DNA analyses and phylogenetic relationships within common voles (*Microtus*, Arvicolidae) // Chromosome Research. 2001. V. 9. P. 107–120.
21. *Быстракова Н.В.* Ареалы хромосомных видов-двойников обыкновенных полевок (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) в Среднем Поволжье // Териологические исследования. Вып. III. С.-Петербург: ЗИН РАН, 2003. С. 94–104.
22. *Быстракова Н.В., Булатова Н.Ш.* Границы хромосомных форм некоторых грызунов (*Sicista*, *Microtus*) и насекомоядных (*Sorex*) в Среднем Поволжье // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. С.-Петербург: ЗИН РАН, 2003. С. 58–61.
23. *Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В.* Хромосомный маршрут на Среднем Дону // Вестник ВОГиС. 2005. Т. 9. № 1. С. 67–69.
24. *Emeljanova L.G., Bulatova N.Sh.* Chromosomal evidence of existence of *Microtus obscurus* in northern European Russia // Rodens et Spatium: 11th Intern. conf. on Rodent Biology: Abstracts. Myshkin, Russia, 2008. P. 70.
25. *Ford C.E., Hamerton J.L.* A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes // Stain. Technol. 1956. V. 31. P. 247–251.
26. *Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Лебедев В.С. и др.* Новые кариологические находки полевок группы “*arvalis*” и уточнение границы между кариоформами “*arvalis*” и “*obscurus*” в Тамбовской области (Rodentia, *Microtus*) // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 204.
27. *Haynes S., Jaarola M., Searle J.B.* Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago // Molec. Ecology. 2003. V. 12. P. 951–956.
28. *Потанов С.Г., Булатова Н.Ш., Павлова С.В. и др.* Пилотное исследование границы двух хромосомных форм обыкновенной полевки в России с использованием анализа мтДНК // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 205–212.
29. *Lawrenchenko L., Potapov S., Bulatova N., Golenishchev F.* Exploration of the contact zone between related 46-chromosome forms of the common vole with use of mitochondrial and nuclear molecular markers // Rodens et Spatium: 11th Intern. conf. on Rodent Biology: Abstracts. Myshkin, Russia, 2008. P. 50.
30. *Лавренченко Л.А., Потанов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н.* Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // ДАН. 2009. Т. 426. С. 135–138.
31. *Hewitt G.M.* Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time // Molec. Ecology. 2001. V. 10. P. 537–549.
32. *Козловский А.И., Булатова Н.Ш., Новиков А.Д.* Двойной эффект инверсии в кариотипе обыкновенной полевки // Докл. АН СССР. 1988. Т. 298. С. 994–997.
33. *Вавилов Н.И.* Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931. Т. 26. С. 109–134.
34. *Avise J.C.* Phylogeography. The History and Formation of Species. Cambridge, Massachusetts, London: Harvard Univ. Press, 2000. 447 p.

*Cytogenetic Study of the Parapatric Contact Zone between Two 46-Chromosomal
Forms of the Common Vole in European Russia*

N. Sh. Bulatova^a, F. N. Golenishchev^b, Yu. M. Koval'skaya^a, L. G. Emelyanova^c, N. V. Bystrakova^d,
S. V. Pavlova^a, R. S. Nadzhafova^a, and L. A. Lavrenchenko^d

^a *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*
e-mail: admin@sevin.ru;

^b *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*
e-mail: microtus@zin.ru;

^c *Department of Biogeography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119899 Russia*
e-mail: bioserver@yandex.ru;

^d *Department of Zoology and Ecology, Penza State Pedagogical University, Penza, 440026 Russia*
e-mail: natvibys@mail.ru

Since the first description of sympatric sibling species and allopatric chromosomal forms of the common vole (*Microtus arvalis* group) in 1969, the search of their range boundaries has been continually going on up to the present time. Based on the cytogenetic material presented in the present study, the geographical distribution of two karyoforms ($2n = 46$: $NF = 84$ and $NF = 72$) was examined in 20 geographic localities of European Russia (within the interval between the longitude 34° – 56° East and 51° – 61°). The places of findings of two karyoforms, "arvalis" and "obscurus", in Russia have been supplemented and were shown to be significantly closer; whereas the well-known distribution boundaries for the "obscurus" form were specified in the northern and southern parts of Russia. A direct evidence of parapatric distribution and hybrid zone formation between the "arvalis" and "obscurus" karyoforms was obtained, which suggests the possibility of studying the evolutionary relationships between two genomes in the Russian part of the group range under the natural experimental conditions—the hybrid zone at the boundary between the "arvalis" and "obscurus".