

УДК 575.82:599.323.4

## СТРУКТУРА ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ МЕЖДУ БЛИЗКИМИ ВИДАМИ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК *Microtus arvalis* И *M. obscurus*: ВЛИЯНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И ЛАНДШАФТНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ<sup>§</sup>

© 2024 г. Л. А. Лавренченко<sup>1, \*</sup>, А. Р. Громов<sup>1</sup>, А. А. Мартынов<sup>1</sup>, Д. С. Костин<sup>1</sup>,  
В. А. Комарова<sup>1</sup>, Д. М. Кривоногов<sup>2</sup>, Е. В. Черепанова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

<sup>2</sup>Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского  
(Арзамасский филиал), Арзамас, 607220 Россия

\*e-mail: lavrenchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 17.07.2023 г.

После доработки 03.10.2023 г.

Принята к публикации 06.10.2023 г.

Исследованы особенности интрогрессии отдельных генетических маркеров через зону гибридизации между двумя видами обыкновенных полевков *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus* на четырех участках этой зоны: на северо-западе Нижегородской области, на востоке Владимирской и юго-западе Нижегородской области, на юге Липецкой области, и на северо-западе Воронежской обл. Анализ клональной изменчивости по трем молекулярно-генетическим маркерам (*cytb*, *tp53*, *SMCY11*) и кариотипу выявил сходство в структуре “владимирско-нижегородского”, “нижегородского” и “воронежского” участков гибридной зоны. Наибольшая ширина клины показана для гена *cytb*, наименьшая – для *SMCY11*; клины по гену *tp53* и хромосомная клина занимают промежуточное положение по этому параметру. Кроме того, на этих трансектах обнаружено смещение на юг или на восток (в пределы ареала *M. obscurus*) центра клины *cytb* относительно центров трех остальных клин. Обнаруженная асимметричная интрогрессия митохондриального генома от *M. arvalis* к *M. obscurus* может быть объяснена формированием гибридной зоны в результате вселения *M. obscurus* в ареал *M. arvalis*. “Липецкая” трансекта отличается от трех вышеперечисленных трансект очень узкими клинами с практически совпадающими центрами, что связано с локализацией гибридной зоны на этом участке вдоль р. Воронеж. Полученные результаты позволяют предполагать, что структура изученной зоны гибридизации определяется преимущественно пространственным совпадением (или несовпадением) ее центра с локальными физико-географическими преградами.

**Ключевые слова:** интрогрессивная гибридизация, митохондриальная ДНК, ядерные гены, хромосомные перестройки, грызуны, млекопитающие.

DOI: 10.31857/S0016675824030046 EDN: DPGSZI

Гибридные зоны традиционно рассматриваются как “природные лаборатории эволюционных исследований” и своеобразные “окна в эволюционный процесс” [1]. На структуру гибридной зоны, которая формируется при вторичном контакте ранее изолированных видов (или внутривидовых форм), оказывают влияние множество факторов: генетические различия между контактирующими видами (или формами), эволюционные особенности (зависящие от генети-

ческих различий), а также абиотические факторы (рельеф местности и климат). Для того, чтобы определить какие из вышеназванных факторов преимущественно влияют на формирование какой-либо гибридной зоны, необходимо исследовать выборки на трансектах через несколько участков этой зоны, различающихся по природным условиям.

Настоящая статья посвящена особенностям интрогрессии отдельных генетических маркеров через зону гибридизации между двумя близкими видами обыкновенных полевков *Microtus arvalis* sensu stricto (s. str.) и *M. obscurus*. Зона контакта

<sup>§</sup> Дополнительные материалы для этой статьи доступны по ссылке: doi 10.31857/S0016675824030046 для авторизованных пользователей

между *M. arvalis* и *M. obscurus* локализована на Европейской территории России: от Нижегородской и Ивановской областей на севере до Воронежской и Курской областей на юге [2–4] (рис. 1).

Данная зона контакта и гибридизации сформировалась в послеледниковье: полевки *M. arvalis* восточной (Eastern) филогенетической линии предположительно расселились из рефугиума в Карпатах [5], а *M. obscurus* Евразийской (Eurasian) сублинии китайско-русской (Sino-Russian) линии – из рефугиума на Алтае [6, 7]. В настоящий момент гибридная зона (ГЗ) между этими двумя формами обнаружена во Владимирской области [8–10], Нижегородской, Курской и Липецкой областях [3, 4].

При одинаковом диплоидном числе хромосом,  $2n = 46$ , *M. arvalis* и *M. obscurus* различаются по числу двуплечих и одноплечих аутосом: шесть пар мелких аутосом в кариотипе *M. arvalis* ( $NF = 84$ ) представлены метацентриками, а в кариотипе *M. obscurus* ( $NF = 72$ ) – акроцентриками [11–13]. Выявлены различия между ними и по морфологии Y-хромосомы, представленной в кариотипе *M. arvalis* самым мелким акроцентриком, а в кариотипе *M. obscurus* – средним акроцентриком [14]. Наконец, в популяциях *M. obscurus* встречается акроцентрическая аутосома № 5, сформированная в результате инверсии [14–16]. В популяциях *M. arvalis* пара аутосом № 5 всегда представлена субтелоцентриками.

*M. arvalis* и *M. obscurus* различаются по митохондриальному геному (3.1–4.6% нуклеотидных замен для гена цитохрома *b* (*cytb*)) [9, 17]. Различия между *M. arvalis* и *M. obscurus* также были выявлены по ядерному гену *tp53* [9, 18]. Еще одним диагностическим признаком этих видов является единичная замена нуклеотида (SNP) в интроне 11 Y-сцепленного гена *SMCY* [10].

Для исследования структуры гибридной зоны между *M. arvalis* и *M. obscurus* на четырех ее участках был проведен анализ клинальной генетической изменчивости по четырем маркерам: мтДНК, наследуемой по материнской линии (ген *cytb*); ядерной ДНК, не сцепленной с половыми хромосомами (ген *tp53*); ядерной ДНК, сцепленной с Y-хромосомой (ген *SMCY*) и наследуемой по отцовской линии; и кариотипам. Полевки были отловлены на четырех участках ГЗ: “нижегородском” (на северо-западе Нижегородской обл.), “владимирско-нижегородском” (на востоке Владимирской и юго-западе Нижегородской

обл.), “липецком” (на юге Липецкой обл.) и “воронежском” (на северо-западе Воронежской обл.). Данные по “владимирско-нижегородскому” участку ГЗ ранее были частично опубликованы [10].

Ранее при изучении гибридных популяций во Владимирской области был выявлен дефицит гетерозигот по гену *tp53* [9], что позволяет предположить сниженную приспособленность гетерозигот по сравнению с гомозиготами. В настоящем исследовании определена частота гетерозигот по гену *tp53* на четырех участках гибридной зоны, чтобы выяснить: отличается ли она от ожидаемой согласно уравнению Харди–Вайнберга. Также исследовались распространение и частота инверсии аутосомы № 5, специфичной для *M. obscurus*, которая ранее не была выявлена в зоне гибридизации этих видов [4].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве материала были использованы образцы тканей полевок, отловленных на четырех участках ГЗ: на северо-западе Нижегородской области (13 пунктов, 474 экз.), на востоке Владимирской области и юго-западе Нижегородской области (29 пунктов, 736 экз.), на юге Липецкой области (7 пунктов, 180 экз.) и на северо-западе Воронежской области (11 пунктов, 314 экз.) (рис. 2, а–г). В Нижегородской и Владимирской областях полевок отлавливали на лугах и кластерах полей, разделенных лесными массивами, в Липецкой и Воронежской областях – в оврагах и на окраинах полей. “Владимирско-нижегородская” трансекта пересекается р. Окой, а “липецкая” – р. Воронеж (рис. 2, б, в).

Препараты митотических хромосом готовили из клеток костного мозга по стандартной методике [19]. Препараты окрашивали раствором Гимза (5%) в течение 12–14 мин. Митотические метафазы просматривали под микроскопом Leica CTR 5000 и анализировали с помощью программы Leica Application Suite version 3.3.1.

С помощью ПЦР-типирования фрагментов генов *cytb* и *tp53* (без секвенирования) [9, 10, 18] определяли видовую принадлежность зверьков, а также выявляли гетерозиготы по гену *tp53* и особей с различными сочетаниями гаплотипов *cytb* и аллелей *tp53*. Для амплификации фрагмента гена *cytb* использовалась смесь трех прямых праймеров – сbMA842F (5'-GGGGTTTACTATGGCTCA-3'), сbMO604F

(5'-ССТТССАСТТТАТТСТАССТ-3'), cbMR469F (5'-CAGTCAAAGACTTCTTAGGG-3') и одного обратного праймера H15915-SP (5'-ТТСАТТАСТGGТТТАСААГАС-3') [10, 17, 18]. Длины получаемых фрагментов гена *cytb* составляли: 842 пн для *M. arvalis*, 604 пн для *M. obscurus* и 469 пн для вида-двойника *M. rossiaemeridionalis* [10, 18]. Для амплификации фрагмента гена *tp53* использовалась смесь двух прямых праймеров – tp53MAF (5'-СТССGATGGTGATGGTGAGTACCCA-3') и tp53MOF (5'-CGACGGTGATGGTGAGTTCCCG-3') и одного обратного праймера tp53D (5'-CGGTTCATGCCCCCATGC-3') [10, 18]. Длины получаемых фрагментов гена *tp53* составляли 788 пн для *M. arvalis* и 1003 пн для *M. obscurus* [10, 18]. Для проведения ПЦР использовалась реакционная смесь, которая включала 2 мкл dNTP (2.5 мМ), 2 мкл реакционного 10× буфера, 0.8 мкл MgCl<sub>2</sub> (50 мМ), 0.3 мкл (5 пМ) каждого праймера, 0.2 мкл (5 U/мкл) *Taq*-полимеразы, 12.4 мкл H<sub>2</sub>O и 2 мкл (30 нг/мкл) ДНК-матрицы. Были применены следующие параметры амплификации: 94°C – 3 мин, 35 циклов (94°C – 30 с, 50°C для фрагмента *cytb* и 65°C для фрагмента *tp53* – 30 с, 72°C – 1 мин), 72°C – 10 мин.

Секвенирование интрона 11 гена *SMCY* проводилось в центре коллективного пользования “Геном” с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer. Для секвенирования использованы праймеры SMCY11m-F (5'-GGAATTGTAAGAACCTGATT-3') и SMCY11m-R (5'-GGATТАСТТААТАСАТАСТТ-3'). *M. arvalis* имеет в позиции 295 этого интрона цитозин (С), а *M. obscurus* – тимин (Т) [10]. Все вновь полученные последовательности депонированы в GenBank с номерами доступа OR451804–OR451930 (дополн. табл.).

Положение пересекающих гибридную зону трансект определялось аппроксимирующей прямой, рассчитанной с помощью линейной регрессии методом наименьших квадратов, в среде программирования R [20]. За относительные позиции отдельных мест отлова принимались их проекции на трансекту. Был проведен анализ географической изменчивости на трансектах по генам *cytb*, *tp53*, *SMCY* и кариотипу. Для каждого из четырех данных признаков рассчитывалась его частота в каждой из точек отлова. Частоты колебались от 0 до 1, где 0 это “чистые” *M. obscurus*,

а 1 – “чистые” *M. arvalis*. Для гена *tp53*, по которому были обнаружены гетерозиготные особи, суммировали количество родительских аллелей и полученную сумму делили на общее удвоенное число особей в выборке (2*N*). Для хромосом применяли иные вычисления, так как количество их вариантов гораздо больше, чем для молекулярных маркеров. *M. arvalis* и *M. obscurus* имеют одинаковое диплоидное число хромосом 2*n* = 46, но различаются числом мелких акроцентрических хромосом: у *M. arvalis* их 8, а у *M. obscurus* – 20. Особи гибридного происхождения имеют промежуточное количество акроцентриков, т.е. от 9 до 19. Исходя из того, что общее количество промежуточных вариантов составляет 11, мы рассчитали “гибридный коэффициент” равный 1/11 (0.091). Учитывая то, что ранее мы приняли “чистых” *M. arvalis* за 1, а *M. obscurus* за 0, гибридные особи будут иметь промежуточные частоты: 9 акроцентриков – 0.916; 10 – 0.833; 11 – 0.75, 19 – 0.083.

Для построения клин использован пакет HZAR [21], разработанный для среды R. Для каждого из анализируемых признаков при помощи информационного критерия Акайка (AIC) определялась оптимальная модель (из 15 возможных) с оценкой параметров ширины клины и положения ее центра; совпадение центров и соответствие ширины различных клин на отдельных трансектах оценивались с использованием теста отношения правдоподобий; доверительные 95%-ные интервалы (2LL low-high) определялись для оптимальной модели каждого признака (*cytb*, *tp53*, *SMCY11* и кариотипа).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На всех четырех участках ГЗ обнаружены особи с гаплотипами *cytb* и *SMCY11*, присущими *M. arvalis* и *M. obscurus*, и с аллелями гена *tp53* обоих видов (гомо- и гетерозиготы на трех участках и только гомозиготы на “воронежском” участке). Детальная информация по молекулярно-генетическим и хромосомным маркерам исследованных полевых представлена в дополнительных материалах (дополн. табл.).

На “нижегородском” участке гетерозиготы по гену *tp53* наблюдались в пункте № 11 (частота составила 14.5%), на “владимирско-нижегородском” участке – в пунктах № 12–18 и 20–23 (частота гетерозигот варьировала от 6.3 до 38.1%); на “липецком” – в пункте № 5 (частота 8.0%) (рис. 2, а–в; табл. 1). Если суммировать результа-

ты по трем участкам ГЗ, учитывая ранее опубликованные данные по участку ГЗ в окр. г. Ковров (Владимирская обл.) [9], то в шести из 14 выборок численность гетерозигот по гену *tp53* была ниже ожидаемой согласно уравнению Харди–Вайнберга (Hardy–Weinberg equilibrium, HWE), а в восьми не отличалась от ожидаемой согласно HWE (табл. 1).

Совместное обитание полевков с гаплотипами *SMCY11 M. arvalis* и *M. obscurus* было обнаружено: на “нижегородском” участке в пунктах № 6 и 7, на “владимирско-нижегородском” в пункте № 13 и на “липецком” участке в пункте № 4 (рис. 2,а–в; дополн. табл.). На “воронежском” участке совместного обитания особей с гаплотипами *SMCY11 M. arvalis* и *M. obscurus* не было выявлено ни в одном пункте.

На всех участках ГЗ присутствовали особи с кариотипами, идентичными кариотипам исходных видов: с 26 мелкими метацентриками и 8 акроцентриками (“8А”) и 14 мелкими метацентриками и 20 акроцентриками (“20А”), а также с рекомбинантными кариотипами (дополн. табл.). На “нижегородском” участке встречались рекомбинанты “9А”–“13А” (с преобладанием хромосом *arvalis*) и “16А”, “18А” и “19А” (с преобладанием хромосом *obscurus*). Три особи с кариотипом “14А”, идентичным кариотипу гибридов F1, были отмечены в пункте № 6 и одна особь – в пункте № 7 (рис. 2,а; дополн. табл.). На “владимирско-нижегородском” участке присутствовали рекомбинанты “9А”–“11А”, “15А”, “17А”–“19А”; кариотип “14А” был отмечен в пункте № 12 (рис. 2,б). На “липецком” участке был зарегистрирован один вариант рекомбинантного кариотипа: “10А”. На “воронежском” участке присутствовали рекомбинанты “9А”, “13А” и “19А” (дополн. табл.). Характеристики всего одного экземпляра (№ 747, самка, “владимирско-нижегородская” трансекта, пункт № 12) из всех полевков, исследованных в настоящей работе, соответствовали таковым, ожидаемым у гибрида F1: гетерозигота по гену *tp53* и кариотип “14А”. Все четыре особи (один самец и три самки), пойманные на “нижегородском” участке ГЗ и имеющие кариотип “14А”, оказались гомозиготами “arvalis” по гену *tp53* (*tp53A*) (дополн. табл.).

На “нижегородском” участке ГЗ инверсия аутосомы № 5 была выявлена в пункте № 13 (рис. 2,а). Эта перестройка встречалась у семи особей (все с кариотипом “20А”): у трех особей с генотипом *cytb obscurus–tp53 obscurus* (*cytbO–tp53O*),

одной особи с генотипом *cytb arvalis–tp53 obscurus* (*cytbA–tp53O*) и трех особей *cytb obscurus–tp53 arvalis* (*cytbO–tp53A*) (дополн. табл.). Частота инверсии составила 13.5% (табл. 2). На “владимирско-нижегородском” участке инверсия аутосомы № 5 присутствовала в пунктах № 16, 21–23, 25, и 27–29 (рис. 2,б) у 11 полевков с кариотипом “20А” и одной полевки с “19А”. Семь особей с кариотипом “20А”, несущих инверсию, характеризовались генотипом *cytbO–tp53O*, три особи – генотипом *cytbA–tp53O*, и одна особь – *cytbA–tp53A/O*; особь с кариотипом “19А” характеризовалась генотипом *cytbA–tp53O*. Частота инверсии варьировала от 1.5 до 25.0% (табл. 2). На “липецком” участке инверсия аутосомы № 5 не была выявлена. На “воронежском” участке инверсия аутосомы № 5 наблюдалась в пунктах № 6–10 (рис. 2,в) у 17 животных с кариотипом “20А”: 15 особей с генотипом *cytbO–tp53O* и двух с генотипом *cytbA–tp53O*. Частота инверсии варьировала от 7.5 до 22.2% (табл. 2). Единственная гомозигота по инверсии, выявленная в пункте № 8 на “воронежском” участке, характеризовалась кариотипом “20А” и генотипом *cytbO–tp53O* (табл. 2; дополн. табл.). Во всех остальных выборках на трех участках ГЗ инверсия аутосомы № 5 была отмечена только в гетерозиготном состоянии. Численность гомозигот по субтелоцентрику и гетерозигот по инверсии ни в одной из 14 выборок на трех участках ГЗ не отличалась от ожидаемой согласно HWE (табл. 2).

Анализ клинальной генетической изменчивости по *cytb*, *tp53*, *SMCY11* и хромосомам на “нижегородской”, “владимирско-нижегородской” и “воронежской” трансектах (рис. 3, табл. 3) показал, что клина по *cytb* самая широкая, клина по *SMCY11* – самая узкая, а клина по *tp53* занимает промежуточное положение между ними. Различия по ширине между клиной по *cytb* и клинами по *tp53* и *SMCY11* на трех выше-названных трансектах достоверны (доверительные интервалы не перекрываются). Центр клины по *cytb* на “владимирско-нижегородской” и “воронежской” трансектах достоверно смещен относительно центров клин по *tp53*, *SMCY11* и центра хромосомной клины в сторону ареала *M. obscurus*; на “нижегородской” трансекте смещение центра клины по *cytb* относительно центров клины по *SMCY11* и хромосомной клины достоверно, а относительно центра клины по *tp53* недостоверно (табл. 3).

Клины по *cytb*, *tp53*, *SMCY11* и кариотипам на “липецкой” трансекте очень узкие, различия между ними по ширине и по расположению

**Таблица 1.** Численность гетерозигот по гену *tp53* на четырех участках ГЗ: наблюдаемая и ожидаемая в соответствии с уравнением Харди–Вайнберга

Трансекта	Пункт	Частота гетерозигот, %	Генотип	Наблюдаемая	Ожидаемая	$\chi^2$ ( <i>d.f.</i> = 1)
“Нижегородская”	11	14.5	<i>A/A</i>	10	3.391	21.934**
			<i>A/O</i>	9	22.218	
			<i>O/O</i>	43	36.391	
	12	15.8	<i>A/A</i>	14	12.645	4.280 *
			<i>A/O</i>	3	5.711	
			<i>O/O</i>	2	0.645	
	13	33.3	<i>A/A</i>	2	1.361	0.803
			<i>A/O</i>	3	4.278	
			<i>O/O</i>	4	3.361	
	14	38.1	<i>A/A</i>	1	1.191	0.053
			<i>A/O</i>	8	7.619	
			<i>O/O</i>	12	12.191	
	15	37.5	<i>A/A</i>	2	1.563	0.259
			<i>A/O</i>	6	6.875	
			<i>O/O</i>	8	7.563	
	16	28.2	<i>A/A</i>	7	5.134	1.034
			<i>A/O</i>	40	43.732	
			<i>O/O</i>	95	93.134	
“Владимирско-Нижегородская”	17	7.7	<i>A/A</i>	1	0.173	5.049 *
			<i>A/O</i>	1	2.654	
			<i>O/O</i>	11	10.173	
	18	6.3	<i>A/A</i>	4	1.266	11.436 **
			<i>A/O</i>	1	6.469	
			<i>O/O</i>	11	8.266	
	20	31.3	<i>A/A</i>	0	0.391	0.549
			<i>A/O</i>	5	4.219	
			<i>O/O</i>	11	11.391	
	21	15.4	<i>A/A</i>	0	0.231	0.271
			<i>A/O</i>	6	5.539	
			<i>O/O</i>	33	33.231	
	22	9.7	<i>A/A</i>	3	0.653	11.538 **
			<i>A/O</i>	3	7.694	
			<i>O/O</i>	25	22.653	
	23	18.2	<i>A/A</i>	2	0.818	3.227
			<i>A/O</i>	2	4.364	
			<i>O/O</i>	7	5.818	
“Липецкая”	5	8.0	<i>A/A</i>	0	0.040	0.043
			<i>A/O</i>	2	1.920	
			<i>O/O</i>	23	23.040	
Владимирская обл., Ковровский р-н [9]			<i>A/A</i>			25.5 **
			<i>A/O</i>	8	23	
			<i>O/O</i>			

Примечание. [9] – ранее опубликованные данные (сведения о численности гомозигот *tp53A/A*, *tp53O/O* не представлены); \* – уровень значимости  $p < 0.05$ , \*\* – уровень значимости  $p < 0.001$ .

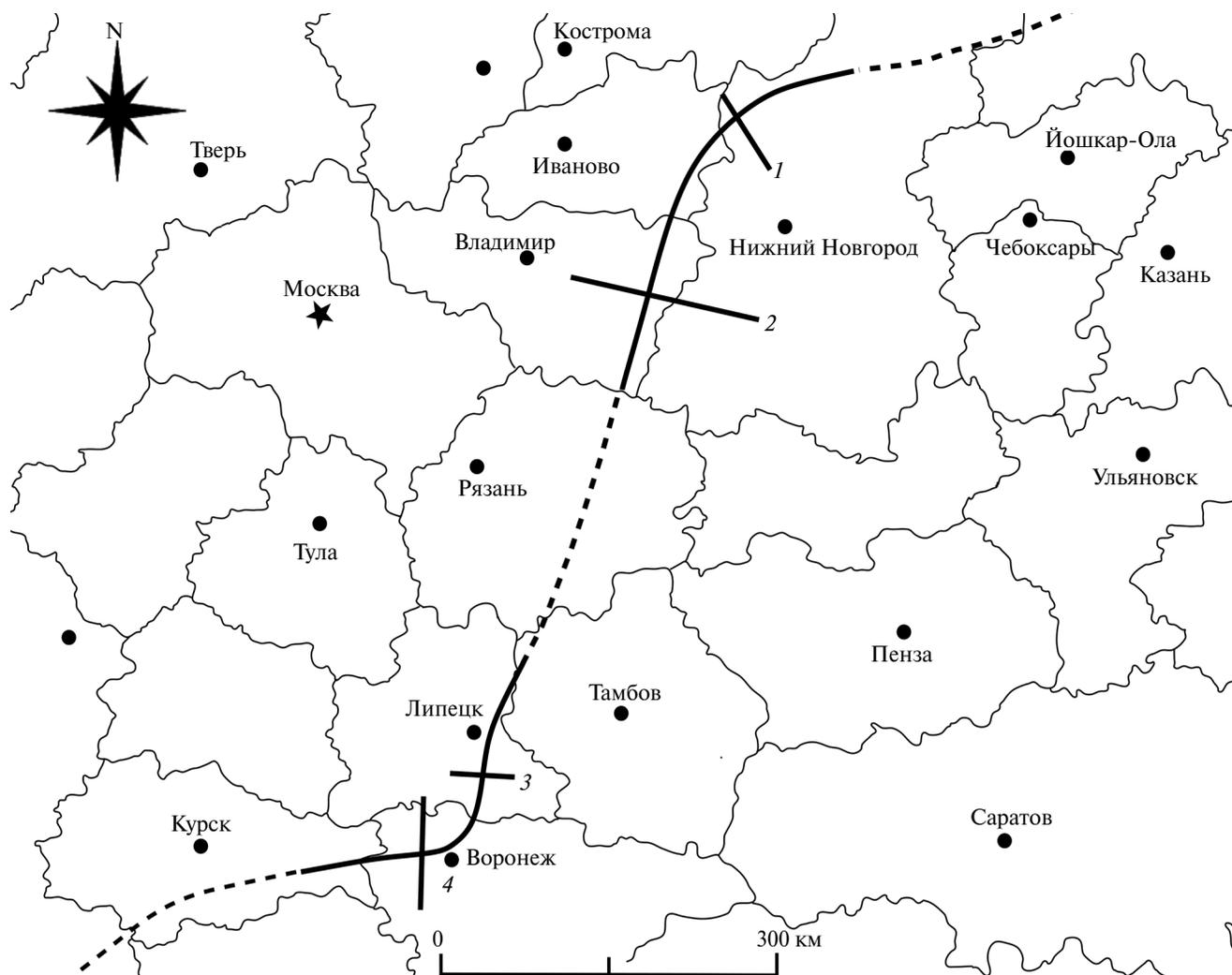


Рис. 1. Зона гибридизации между 46-хромосомными видами обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus*) и рассматриваемые трансекты через эту зону. Сплошными изогнутыми линиями показано прослеженное положение ГЗ, пунктиром показано предполагаемое положение ГЗ. Прямыми отрезками показаны трансекты: 1 – “нижегородская”, 2 – “владимирско-нижегородская”, 3 – “липецкая” и 4 – “воронежская”.

их центров недостоверны (рис. 3, табл. 3). На всех четырех изученных участках ГЗ не выявлено какого-либо пространственного совпадения центра клин по молекулярно-генетическим и хромосомным маркерам с границами между различающимися местообитаниями (экотонами).

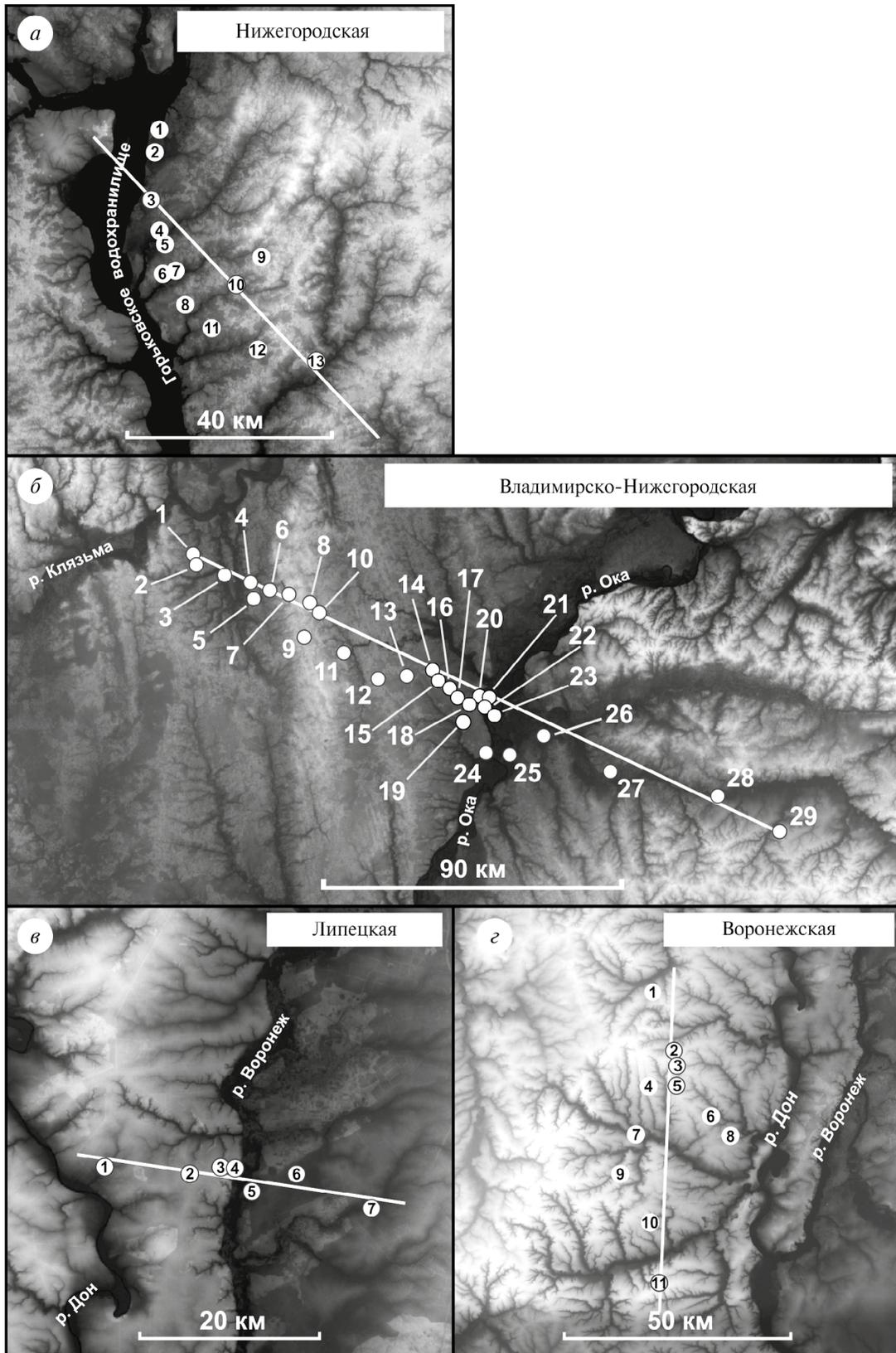
### ОБСУЖДЕНИЕ

*Генетические характеристики участков гибридной зоны: гетерозиготы по гену  $tp53$  и инверсия аутосомы № 5*

Четыре участка гибридной зоны различаются между собой по распространению и частоте встречаемости гетерозигот по гену  $tp53$ : гетерозиготы были выявлены в 11 пунктах на “владимирско-нижегородском” участке, в одном пункте на

“нижегородском” и “липецком” участках и отсутствовали на “воронежском” участке. Частота гетерозигот на “владимирско-нижегородском” участке значительно варьировала (табл. 1). Одно из возможных объяснений неодинакового распространения и различающейся частоты гетерозигот по гену  $tp53$  – дрейф генов в малых популяциях под влиянием случайных стохастических процессов. Но, поскольку в шести из 14 выборок на трех участках ГЗ численность гетерозигот по гену  $tp53$  была ниже ожидаемой согласно HWE (табл. 1), можно предполагать, что приспособленность гетерозигот по гену  $tp53$  несколько ниже, чем приспособленность гомозигот.

Инверсия аутосомы № 5, зарегистрированная на “нижегородском”, “владимирско-нижегород-



**Рис. 2.** Трансекты (показаны прямыми линиями) через гибридную зону между *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus*: а – “нижегородская”, б – “владимирско-нижегородская”, в – “липецкая”, г – “воронежская”. Нумерация мест отлова соответствует таковой в дополнительных материалах. Высота рельефа показана градиентным цветом: черный – самый низкий, светло-серый – самый высокий.

**Таблица 2.** Численность гетерозигот по инверсии аутосомы № 5: наблюдаемая и ожидаемая согласно уравнению Харди–Вайнберга

Трансекта	Пункт	Частота инверсии, %	Генотип	Наблюдаемая	Ожидаемая	$\chi^2$ ( <i>d.f.</i> = 1)
“Нижегородская”	13	13.5	<i>ST/ST</i>	19	19.471	0.629
			<i>ST/A</i>	7	6.058	
			<i>A/A</i>	0	0.471	
“Владимирско-Нижегородская”	16	1.5	<i>ST/ST</i>	65	65.015	0.015
			<i>ST/A</i>	2	1.970	
			<i>A/A</i>	0	0.015	
	21	4.8	<i>ST/ST</i>	19	19.048	0.053
			<i>ST/A</i>	2	1.905	
			<i>A/A</i>	0	0.048	
	22	3.8	<i>ST/ST</i>	12	12.019	0.021
			<i>ST/A</i>	1	0.962	
			<i>A/A</i>	0	0.019	
	23	16.7	<i>ST/ST</i>	2	2.083	0.12
			<i>ST/A</i>	1	0.833	
			<i>A/A</i>	0	0.083	
	25	25.0	<i>ST/ST</i>	1	1.125	0.222
			<i>ST/A</i>	1	0.750	
			<i>A/A</i>	0	0.125	
	27	2.2	<i>ST/ST</i>	22	22.011	0.012
			<i>ST/A</i>	1	0.978	
			<i>A/A</i>	0	0.011	
	28	2.9	<i>ST/ST</i>	33	33.029	0.030
			<i>ST/A</i>	2	1.943	
			<i>A/A</i>	0	0.029	
	29	14.3	<i>ST/ST</i>	5	5.143	0.194
			<i>ST/A</i>	2	1.714	
			<i>A/A</i>	0	0.143	

ском” и “воронежском” участках ГЗ, отсутствовала на “липецком” участке. Не исключено, что на “липецком” участке она не была выявлена из-за меньшего размера выборки (26 кариотипов) по сравнению с тремя остальными участками ГЗ (“нижегородский” – 105 кариотипов, “владимирско-нижегородский” – 347 кариотипов и “воронежский” – 110 кариотипов) (дополн. табл.). Численность гомозигот по субтелоцентрическому варианту аутосомы № 5 и гетерозигот по инверсии соответствовала ожидаемой согласно HWE на всех трех вышеназванных участках. Следовательно, приспособленность гетерозигот, вероятно, не ниже, чем приспособленность гомозигот по субтелоцентрическому варианту аутосомы № 5. При этом гомозигота по инверсии была обнаружена лишь в одной из 14 выборок: в пункте № 8 на “воронежском” участке. Допустимо предположить, что приспособленность гомозигот по ин-

версии ниже, чем приспособленность гетерозигот и гомозигот по субтелоцентрическому варианту аутосомы № 5. Одно из следствий из закона Харди–Вайнберга состоит в том, что редкие аллели присутствуют в популяции преимущественно в гетерозиготном, а не в гомозиготном состоянии. При очень низкой частоте аллеля действие естественного отбора значительно замедляется, так как редкий аллель сохраняется в гетерозиготном состоянии [22].

На “нижегородском”, “владимирско-нижегородском” и “воронежском” участках инверсия была отмечена только у особей с кариотипом “20А” (в единственном случае – с кариотипом “19А”) и преимущественно с генотипом *cytB-tp53O*, хотя обнаруживалась также у особей с генотипом *cytB-tp53O*, *cytB-tp53A* и *cytB-tp53A/O*. Распространение данной инверсии на трех участ-

Продолжение таблицы 2

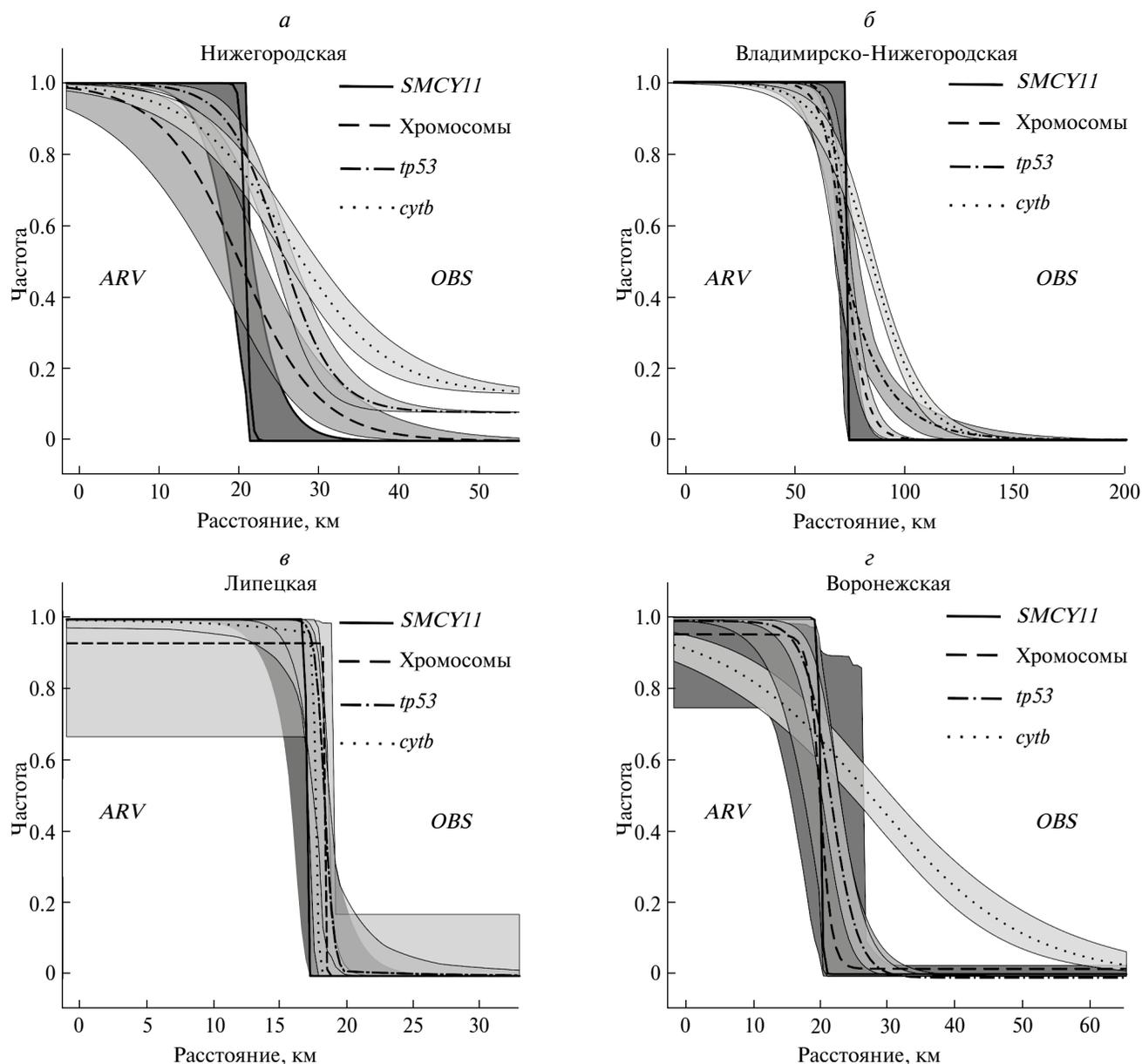
Трансекта	Пункт	Частота инверсии, %	Генотип	Наблюдаемая	Ожидаемая	$\chi^2$ ( <i>df.</i> = 1)
“Воронежская”	6	16.6	<i>ST/ST</i>	8	8.333	0.480
			<i>ST/A</i>	4	3.333	
			<i>A/A</i>	0	0.333	
	7	11.5	<i>ST/ST</i>	10	10.173	0.221
			<i>ST/A</i>	3	2.654	
			<i>A/A</i>	0	0.173	
	8	22.2	<i>ST/ST</i>	6	5.444	1.148
			<i>ST/A</i>	2	3.111	
			<i>A/A</i>	1	0.444	
	9	12.5	<i>ST/ST</i>	12	12.250	0.327
			<i>ST/A</i>	4	3.500	
			<i>A/A</i>	0	0.250	
10	7.5	<i>ST/ST</i>	17	17.113	0.132	
		<i>ST/A</i>	3	2.775		
		<i>A/A</i>	0	0.113		

Примечание. *ST/ST* – гомозиготы по субтелоцентрическому варианту аутосомы № 5; *ST/A* – гетерозиготы по инверсии аутосомы № 5; *A/A* – гомозиготы по инверсии.

**Таблица 3.** Оптимальные модели, полученные для отдельных генетических маркеров и “гибридного” хромосомного индекса, по четырем трансектам через зону гибридизации между *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus*

Маркер	Оптимальная модель (масштабирование, “хвосты”)	Центр клины (2LL low-high)	Ширина клины (2LL low-high)
“Нижегородская” трансекта			
<i>cytb</i>	фиксированное, нет	26.06 (23.99–28.19)	24.5 (19.37–31.15)
<i>tp53</i>	фиксированное, нет	25.07 (23.62–26.6)	13.17 (9.64–17.84)
<i>SMCY11</i>	нет, нет	20.84 (18.64–22.00)	0.9 (0.06–10.75)
Хромосомы	нет, нет	20.05 (15.72–23.44)	19.9 (13.13–31.72)
“Владимирско-Нижегородская” трансекта			
<i>cytb</i>	нет, нет	84.31 (81.46–86.86)	45.87 (37.84–55.74)
<i>tp53</i>	нет, правый	72.35 (70.34–76.94)	15.17 (9.43–29.72)
<i>SMCY11</i>	нет, нет	72.91 (69.06–75.42)	0.49 (0.10–14.65)
Хромосомы	нет, нет	72.23 (68.11–75.68)	19.81 (14.52–27.25)
“Липецкая” трансекта			
<i>cytb</i>	нет, левый	17.65 (17.24–18.69)	0.37 (0.11–1.56)
<i>tp53</i>	нет, нет	18.76 (17.74–18.87)	0.36 (0.01–2.14)
<i>SMCY11</i>	нет, нет	17.0 (15.8–18.44)	0.33 (0.008–6.16)
Хромосомы	нет, левый	17.86 (17.48–17.86)	0.61 (0.53–1.94)
“Воронежская” трансекта			
<i>cytb</i>	нет, нет	27.72 (24.34–31.08)	45.13 (35.76–58.74)
<i>tp53</i>	нет, нет	21.47 (19.91–23.00)	7.97 (5.83–10.83)
<i>SMCY11</i>	нет, нет	19.93 (17.07–23.03)	1.27 (0.52–15.31)
Хромосомы	свободное, нет	19.83 (16.32–22.42)	1.85 (0.14–11.87)

Примечание. Полученные оценки положения центра (от начала трансекты, в км) и ширины клины (в км) даны с двумя достоверными 95%-ными интервалами (2LL low-high).



**Рис. 3.** Клины четырех генетических признаков, диагностических для *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus*, выявленные на четырех рассматриваемых трансектах через зону гибридизации между этими видами. Различными оттенками серого обозначены доверительные 95%-ные интервалы (2LL low-high) для каждой клины. *cytb* – митохондриальный ген, *tp53* – ядерный ген, *SMCY11* – маркер Y-хромосомы, хромосомы – “гибридный” хромосомный индекс. ARV – *M. arvalis* s. str., OBS – *M. obscurus*.

ках ГЗ ограничивается только отрезками ГЗ, где преобладают генотипы и кариотипы *M. obscurus*.

По-видимому, инверсия аутосомы № 5 несовместима с некоторыми генными комплексами, присутствующими у *M. arvalis*. Аналогичная ситуация была отмечена в ГЗ между двумя подвидами домовых мышей *Mus m. musculus* и *M. m. domesticus*, где популяция второго подвида характеризуется множественными хромосомными перестройками [23, 24]. Интрогрессия определенных хромосомных перестроек от

*M. m. domesticus* к *M. m. musculus* не была обнаружена. Анализ генов, сцепленных с определенными Rb-транслокациями, обнаружил несовместимость некоторых периферических районов *M. m. domesticus* с генами *M. m. musculus* [24].

*Анализ клинальной генетической изменчивости: факторы, влияющие на структуру гибридной зоны*

При сравнении четырех трансект, заметно сходство между “нижегородским”, “владимир-

ско-нижегородским” и “воронежским” участками ГЗ: клина по *cytb* является самой широкой из четырех клин, клина по *SMCY11* оказалась самой узкой, а клина по гену *tp53* занимает промежуточное положение между ними (рис. 3, табл. 3). Этот результат достаточно ожидаем, поскольку Р. Пети и Л. Экскофье [25] показали, что у видов, среди которых расселяющиеся особи представлены гетерогаметным полом (самцы в случае большинства млекопитающих), наиболее выраженный характер имеет интрогрессия маркеров, связанных с противоположным полом (мтДНК в случае млекопитающих). При изучении пространственной генетической структуры популяции *M. arvalis* с использованием микросателлитных локусов было обнаружено, что у данного вида активно расселяются самцы [26].

Узкая клина Y-сцепленных генов отмечена и в других ГЗ млекопитающих, например в ГЗ между европейскими филогенетическими линиями *M. arvalis* [27] и подвидами домового мыши *Mus m. musculus* и *M. m. domesticus* [28]. Ограничение интрогрессии Y-сцепленных генов может быть обусловлено тем, что в соответствии с правилом Холдейна [29] приспособленность особей гетерогаметного пола при гибридизации снижается значительно, чем особей гомогаметного пола.

На трех вышеупомянутых трансектах выявлено существенное смещение на восток, юго-восток или на юг (в сторону ареала *M. obscurus*) центра клины по *cytb* относительно центров остальных клин (рис. 2,а–г; рис. 3, табл. 3). Это смещение достоверно, т.е. доверительный интервал клины по *cytb* не перекрывается с интервалами других маркеров (единственное исключение – клина по *tp53* “нижегородской” трансекты) (табл. 3). Подобный феномен находится в полном соответствии с результатами симуляционного моделирования [30, 31], полевых экспериментов [32] и исследований реальных природных ситуаций [33–36], согласно которым при вселении одного вида в ареал другого направление интрогрессии мтДНК противоположно направлению расселения. При исследовании поведения самцов *M. arvalis* и *M. obscurus* в тесте “перегородка” и “открытое поле” было обнаружено, что самцы *M. obscurus* более активны в освоении новой территории, чем самцы *M. arvalis* [37, 38]. Поэтому весьма вероятно, что исследуемая ГЗ сформировалась в результате вселения *M. obscurus* в ареал *M. arvalis*.

“Липецкая” трансекта отличается от трех вышеупомянутых трансект очень узкими клинами

по всем исследованным маркерам и совпадением их центров (рис. 3,г; табл. 3). Подобные характеристики явно обусловлены локализацией ГЗ на юге Липецкой области вдоль р. Воронеж: центры клин на данном участке совпадают с поймой реки. Даже такие большие реки, как Волга, преодолимы для *M. arvalis* и *M. obscurus* [2]. Водная преграда, р. Ока (рис. 2,б), присутствует и на территории, на которой находится “владимирско-нижегородский” участок ГЗ. Гибридная зона локализована здесь на левом берегу, а на правом обнаружены только популяции *M. obscurus* (генетические маркеры *M. arvalis* отсутствуют). Этот факт позволяет предположить, что на “владимирско-нижегородском” участке р. Ока ограничивает распространение генетических маркеров (гаплотипов *cytb*) *M. arvalis*. Однако водная преграда не оказывает заметного влияния на структуру ГЗ на данном участке, хотя р. Ока здесь значительно шире (500 м), чем р. Воронеж на “липецком” участке (50 м). Вероятно, это связано с тем, что на “владимирско-нижегородском” участке центр ГЗ локализован в 43 км от р. Ока (рис. 2,б). Столь значительное расстояние обуславливает возможное влияние данной водной преграды лишь на элиминацию наиболее восточной части потенциальной клины по *cytb*, что приводит к незначительному уменьшению ширины ГЗ на этом участке. Таким образом, различия в структуре изученных участков ГЗ между *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus* определяются преимущественно пространственным совпадением (или несовпадением) центра ГЗ с локальными физическими преградами, что отчетливо видно на примере ее “липецкого” участка.

В качестве одного из факторов, влияющих на структуру ГЗ, традиционно рассматривается ее возраст. На “липецком” и “воронежском” участках (в лесостепной зоне) *M. arvalis* и *M. obscurus* могли вступить в контакт раньше, чем на “нижегородском” и “владимирско-нижегородском” участках (в лесной зоне), где формирование открытых биотопов было связано исключительно со сведением лесов человеком. Однако предположение о влиянии возраста отдельных участков ГЗ между *M. arvalis* и *M. obscurus* на их структуру находится в противоречии с резким отличием ширины и взаимного положения клин по отдельным признакам, выявленным на “липецкой” трансекте, от таковых на трех остальных трансектах.

Отсутствие связи локализации изученных участков ГЗ с границами между различающи-

мися местообитаниями, общее пространственное совпадение выявленных клин по отдельным признакам на каждой трансекте, а также крайняя редкость гибридов F1 позволяют отнести ее к категории “зон напряжения” (“tension zones”), которым свойственна стабилизация вдоль физико-географических преград [39]. Пока сложно ответить на вопрос о том, связана ли локализация ГЗ на “липецком” участке вдоль р. Воронеж с формированием здесь исходной зоны контакта между *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus*, или же с ее прошлой пространственной динамикой и последующей стабилизацией вдоль данной преграды. Рассмотренная нами протяженная ГЗ между *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus* является подходящей моделью для дальнейшего изучения (в том числе и с использованием геномных методов) влияния множества разнообразных факторов на ее структуру.

Авторы выражают благодарность Т.А. Мировой, А.В. Щеголькову, П.Г. Власенко, Н.А. Илларионовой за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00324, <https://rscf.ru/project/22-24-00324/>).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hewitt G.M. Hybrid Zones – Natural laboratories for evolutionary studies // Trends Ecol. Evol. 1988. V. 3. P. 158–167.
- Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Ковальская Ю.М. и др. Цитогенетическое изучение парапатрической зоны контакта двух 46-хромосомных форм обыкновенной полевки в Европейской России // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 502–508. <https://doi.org/10.1134/S1022795410040095>
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г. и др. 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. № 8. С. 994–1005.
- Баскевич М.И., Миронова Т.А., Черепанова Е.В., Кривоногов Д.М. Новые данные по хромосомной изменчивости видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Верхнем Поволжье // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 9. С. 1096–1107. <https://doi.org/10.1134/S1062359016110042>
- Stojak J., McDevitt A.D., Herman J.S. et al. Between the Balkans and the Baltic: Phylogeography of a common vole mitochondrial DNA lineage limited to central Europe // PLoS One. 2016. V. 11. № 12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168621>
- Tougaard C., Montuire S., Volobouev V. et al. Exploring phylogeography and species limits in the Altai vole (Rodentia: Cricetidae) // Biol. J. Linnean Society. 2013. V. 108. № 2. P. 434–452. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.02034.x>
- Сибиряков П.А., Товпинец Н.Н., Дунал Т.А. и др. Филогеография обыкновенной полевки *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae) формы *obscurus*: новые данные по изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2018. Т. 54. № 10. С. 1162–1176. <https://doi.org/10.1134/S1022795418100137>
- Голенищев Ф.Н., Мейер М.Н., Булатова Н.Ш. Гибридная зона между двумя кариоморфами *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2001. Т. 289. С. 89–94.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // Докл. РАН. 2009. Т. 426. № 1. С. 135–138.
- Lavrenchenko L.A., Gromov A.R., Martynov A.A. et al. Genetic, chromosomal and phenotypic variation across a hybrid zone between two common vole species (*Microtus arvalis* and *M. obscurus*) // Hystrix. 2023. V. 34. № 1. P. 24–32. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00588-2022>
- Малыгин В.М. Сравнительный морфологический анализ кариотипов двух географических форм 46-хромосомной обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) // Зоол. журн. 1974. Т. 53. № 5. С. 769–777.
- Král B., Lapunova E.A. Karyotypes of 46-chromosome *Microtus arvalis* (Microtinae, Rodentia) // Zool. Listy. 1975. V. 24. P. 1–11.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Белянин А.Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus epiroticus* // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 10. С. 1555–1565.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. Серые полевки (подрод *Microtus* Schrank) фауны России и сопредельных территорий. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1996. 320 с.
- Раджабли С.И., Графодатский А.С. Эволюция кариотипов млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматин) // Цитогенетика гибридов, мутации и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977. С. 231–248.
- Козловский А.И., Булатова Н.Ш., Новиков А.Д. Двой-

- ной эффект инверсии в кариотипе обыкновенной полевки // Докл. АН СССР. 1988. Т. 298. № 4. С. 994–997.
17. Fink S., Excoffier L., Heckel G. Mitochondrial gene diversity in the common vole *Microtus arvalis* shaped by historical divergence and local adaptations // Mol. Ecol. 2004. V. 13. № 11. P. 3501–3514.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02351.x>
  18. Булатова Н.Ш., Потапов С.Г., Лавренченко Л.А. Генетическая и хромосомная полипатия в исследовании маркеров митохондриальной и ядерной ДНК у обыкновенных полевков (группа *Microtus arvalis*) // Генетика. 2010. Т. 46. № 5. С. 668–676  
<https://doi.org/10.1134/S1022795410050121>
  19. Ford C.E., Hamerton J.L. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. 1956. V. 31. № 6. P. 247–251.  
<https://doi.org/10.3109/10520295609113814>
  20. The R Project for Statistical Computing.  
URL <https://www.r-project.org>.
  21. Derryberry E.P., Derryberry G.E., Maley J.M., Brumfield R.T. HZAR: Hybrid zone analysis using an R software package // Mol. Ecol. Resources. 2014. V. 14. № 3. P. 652–663.  
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12209>
  22. Георгиевский А.Б. К истории закона Харди–Вейнберга // Историко-биологические исследования. 2011. Т. 3. № 1. С. 63–75.
  23. Nance V., Vanlerberghe F., Nielsen J.T. et al. Chromosomal introgression in house mice from the hybrid zone between *M. m. domesticus* and *M. m. musculus* in Denmark // Biol. J. Linnean Society. 1990. V. 41. № 1–3. P. 215–227.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1990.tb00831.x>
  24. Fel-Clair F., Lenormand T., Catalan J. et al. Genomic incompatibilities in the hybrid zone between house mice in Denmark: Evidence from steep and non-coincident chromosomal clines for Robertsonian fusions // Genet. Res. Camb. 1996. V. 67. № 2. P. 123–134.  
<https://doi.org/10.1017/S0016672300033589>
  25. Petit R.J., Excoffier L. Gene flow and species delimitation // Trends Ecol. Evol. 2009. V. 24. P. 386–393.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.011>
  26. Gauffre B., Petit E., Brodier S. et al. Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent // Proc R. Soc. B. 2009. V. 276. P. 3487–3494.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0881>
  27. Beysard M., Krebs-Wheaton R.K., Heckel G. Tracing reinforcement through asymmetrical partner preference in the European common vole *Microtus arvalis* // BMC Evol. Biol. 2015. V. 15. P. 170–181.  
<https://doi.org/10.1186/s12862-015-0455-5>
  28. Vanlerberghe F., Dod B., Boursot P. et al. Absence of Y-chromosome introgression across the hybrid zone between *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus musculus* // Genet. Res. 1986. V. 48. P. 191–197.
  29. Haldane J.B.S. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals // J. Genetics. 1922. V. 12. № 2. P. 101–109.
  30. Currat M., Ruedi M., Petit R.J., Excoffier L. The hidden side of invasions: massive introgression by local genes // Evolution. 2008. V. 62. № 8. P. 1908–1920.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x>
  31. Excoffier L., Foll M., Petit R.J. Genetic consequences of range expansions // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2009. V. 40. P. 481–501.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173414>
  32. Mastrantonio V., Porretta D., Urbanelli S. et al. Dynamics of mtDNA introgression during species range expansion: insights from an experimental longitudinal study // Sci. Rep. 2016. V. 6. P. 303–355.  
<https://doi.org/10.1038/srep30355>
  33. Toews D.P.L., Brelsford A. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals // Mol. Ecol. 2012. V. 21. № 16. P. 3907–3930.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05664.x>
  34. Drovetski S.V., Semenov G., Red'kin Y.A. et al. Effects of asymmetric nuclear introgression, introgressive mitochondrial sweep, and purifying selection on phylogenetic reconstruction and divergence estimates in the Pacific clade of *Locustella* warblers // PLoS One. 2015. V. 10. № 4.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122590>
  35. Levanen R., Kunnasranta M., Pohjoismaki J. Mitochondrial DNA introgression at the northern edge of the brown hare (*Lepus europaeus*) range // Ann. Zool. Fenn. 2018. V. 55. P. 15–24.  
<https://doi.org/10.5735/086.055.0103>
  36. Kinoshita G., Nunome M., Kryukov A.P. et al. Contrasting phylogeographic histories between the continent and islands of East Asia: Massive mitochondrial introgression and long-term isolation of hares (Lagomorpha: *Lepus*) // Mol. Phylogenet. and Evol. 2019. V. 136. P. 65–75.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.04.003>
  37. Саблина С.А., Белозерцева И.В. Поведение самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) хромосомных форм *arvalis* и *obscurus* в тестах предпочтения ольфакторных сигналов и открытое поле // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 2. С. 208–218.
  38. Саблина С.А., Тихонова Е.П., Белозерцева И.В. Поведение самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) хромосомных форм “*arvalis*” и “*obscurus*” в тесте “перегородка” // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2017. Т. 321. № 2. С. 218–227.  
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2017.321.2.218>
  39. Hewitt G.M. The subdivision of species by hybrid zones // Speciation and Its Consequences. / Eds Otte D., Endler J, Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1989. С. 85–110.

## STRUCTURE OF THE HYBRID ZONE BETWEEN ALLIED SPECIES OF THE COMMON VOLE, *Microtus arvalis* AND *M. obscurus*: INFLUENCE OF GENETIC FACTORS AND LANDSCAPE-GEOGRAPHIC CONDITIONS

L. A. Lavrenchenko<sup>a,\*</sup>, A. R. Gromov<sup>a</sup>, A. A. Martynov<sup>a</sup>, D. S. Kostin<sup>a</sup>,  
V. A. Komarova<sup>a</sup>, D. M. Krivonogov<sup>b</sup>, E. V. Cherepanova<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>b</sup>Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Arzamas Branch), Arzamas, 607220 Russia

\*e-mail: llavrenchenko@gmail.com

Patterns of introgression of several genetic markers across the hybrid zone between allied species of the common vole *Microtus arvalis* s. str. и *M. obscurus* were studied in four its sections: in northwest Nizhny Novgorod region, east Vladimir and southwest of Nizhny Novgorod regions, south Lipetsk region, and northwest Voronezh region. Analysis of the clinal variability for three molecular-genetic markers (*cytb*, *tp53*, *SMCY11*) and for karyotypes showed a structural similarity between the “Vladimir – Nizhny Novgorod”, “Nizhny Novgorod”, and “Voronezh” sections. The maximal width was shown for the *cytb* cline, the minimal width – for the *SMCY11* cline; the *tp53* cline and chromosomal cline occupy intermediate position for this parameter. Furthermore, in these transects the centre of the cline for the *cytb* is shifted southeastward (into the distribution range of *M. obscurus*) from the centres of three other clines. The revealed asymmetric introgression of mitochondrial genome from *M. arvalis* to *M. obscurus* may be explained by the fact that the hybrid zone was formed as a result of invasion of *M. obscurus* into the range of *M. arvalis*. The “Lipetsk” transect differs from three above-mentioned transects by very narrow clines with nearly coinciding centres. Such characteristics of the “Lipetsk” transect are obviously caused by localization of the hybrid zone in this section along river Voronezh. The obtained results led us to suppose that the structure of the studied hybrid zone is determined mainly by coinciding (or non-coinciding) of its centre with local physical barriers.

**Keywords:** introgressive hybridization, mitochondrial DNA, nuclear genes, chromosomal rearrangements, rodents, mammals.