

# Кариотипическая эволюция Arvicolinae

Лемская Наталья Анатольевна

Научный руководитель  
д.б.н. Графодатский А.С.

Институт цитологии и генетики СО РАН  
Лаборатория цитогенетики животных

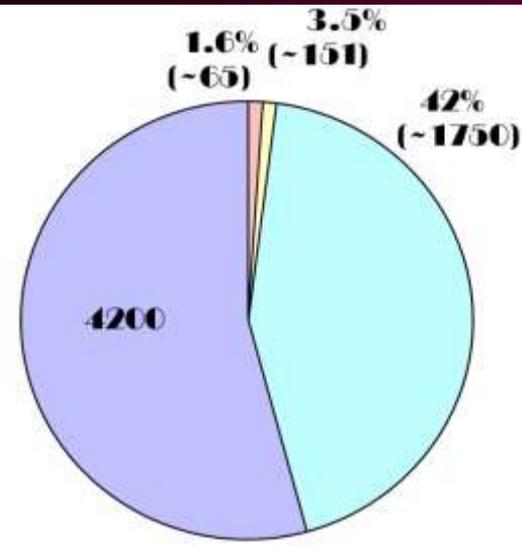


# Морфологическое сходство видов



Высокие темпы  
кариотипической эволюции

~151 вид/ 3-5 млн. лет



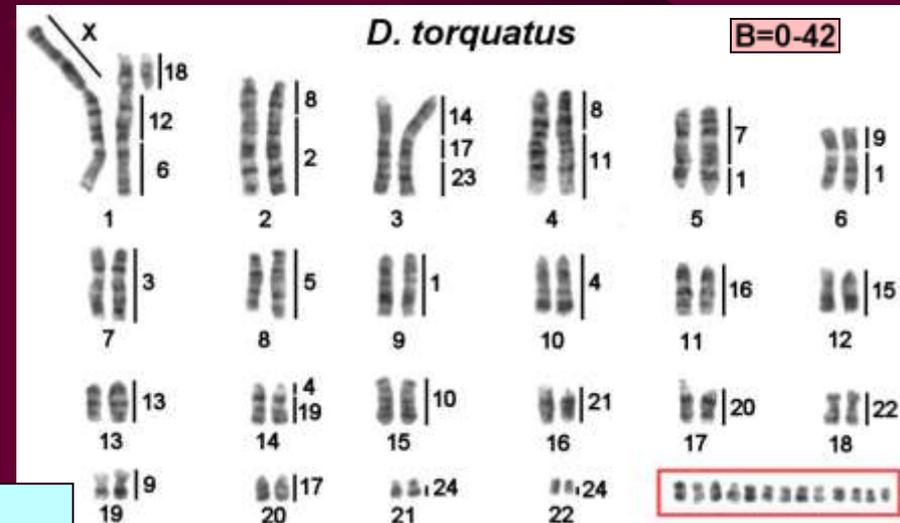
**Arvicolinae**

**2n=17 – 64**

Нестандартная система  
определения пола



"Гигантские"  
половые хромосомы



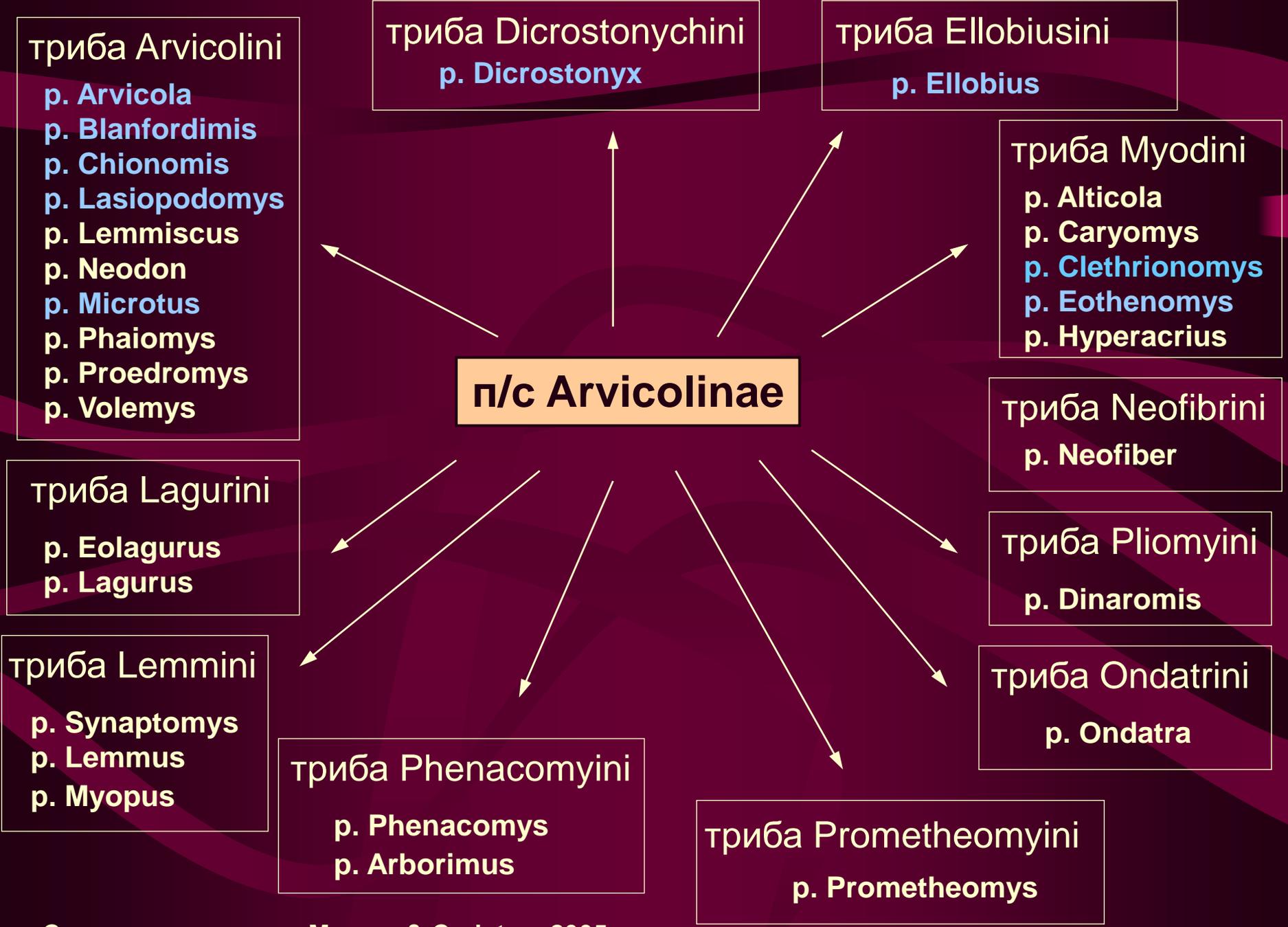
Сверхчисленные хромосомы

## Цель:

Исследование кариотипических взаимоотношений полевок подсемейства Arvicolinae.

## Задачи:

- Охарактеризовать кариотипы представителей подсемейства Arvicolinae с помощью пэинтинг-проб пашенной полевки (*M.agrestis*).
- Сравнить хромосомы *M.agrestis* и копытного лемминга (*D.torquatus*) с помощью реципрокного пэинтинга.
- Реконструировать предковые кариотипы для рода *Microtus*, рода *Ellobius* и для подсемейства Arvicolinae.
- Реконструировать вероятную последовательность преобразований, приведшую к формированию кариотипов современных видов полевокых.
- Оценить темпы кариотипической эволюции видов подсемейства Arvicolinae.



триба Arvicolini  
р. Arvicola  
р. Blanfordimys  
р. Chionomys  
р. Lasiopodomys  
р. Lemmiscus  
р. Neodon  
р. Microtus  
р. Phaiomys  
р. Proedromys  
р. Volemys

триба Dicrostonychini  
р. Dicrostonyx

триба Ellobiusini  
р. Ellobius

триба Myodini  
р. Alticola  
р. Caryomys  
р. Clethrionomys  
р. Eothenomys  
р. Hyperacrius

триба Neofibrini  
р. Neofiber

триба Pliomyini  
р. Dinaromis

триба Ondatrini  
р. Ondatra

п/с Arvicolinae

триба Lagurini  
р. Eolagurus  
р. Lagurus

триба Lemmini  
р. Synaptomys  
р. Lemmus  
р. Myopus

триба Phenacomyini  
р. Phenacomys  
р. Arborimus

триба Prometheomyini  
р. Prometheomys

# р. *Microtus*

Систематика цит. по Musser & Carleton, 2005

## п/р *Microtus*

- M. qazvinensis*
- гр. "agrestis"
- M. agrestis*
- M. cabrae*
- гр. "arvalis"
- M. arvalis*
- M. kermanensis*
- M. kirgisorum*
- M. transcaspicus*
- M. ilaeus*
- M. rossiaemeridionalis* (*M. levis*)
- гр. "socialis"
- M. guentheri*
- M. Irani*
- M. socialis*
- M. dogramacii*
- M. paradoxus*
- M. schilovskii*
- гр. "ortheriomys"
- M. umbrosus*

## п/р *Terricola*

- гр. "subterranius"
- M. subterranius*
- M. bavaricus*
- M. daghestanicus*
- M. majori*
- M. multiplex*
- M. nasarovi*
- M. tarticus*
- M. liechteini*
- гр. "duodecimcostatus"
- M. duodecimcostatus*
- M. lusitanicus*
- M. thomasi*
- гр. "savii"
- M. savii*
- M. felteni*
- M. gerbei*
- M. brachycercus*
- гр. "schelkovnikovi"
- M. schelkovnikovi*

## п/р *Mynomes*

- гр. "pennsylvanicus"
- M. breweri*
- гр. "californicus"
- M. californicus*
- гр. "montanus"
- M. montanus*
- гр. "oregoni"
- M. oregoni*
- гр. "pennsylvanicus"
- M. pennsylvanicus*
- M. townsendii*

## п/р *Pallasiinus*

- гр. "oeconomus"
- M. oeconomus*
- M. limnophilus*
- M. montebellii*



## п/р *Alexandromys*

- гр. "maximowiczii"
- M. maximowiczii*
- M. mujanensis*
- M. evorensis*
- гр. "fortis"
- M. fortis*
- гр. "middendorffi"
- M. middendorffi*
- M. mongolicus*
- M. sachalinensis*
- гр. "clarkei"
- M. clarkei*
- гр. "kikuchii"
- M. kikuchii*

## п/р *Aulacomys*

- гр. "chrotorrhinus"
- M. chrotorrhinus*
- M. longicaudus*
- гр. "richardsoni"
- M. xanthognathus*

## п/р *Pitymys*

- M. mexicanus*
- M. oaxacensis*
- M. pinetorum*
- M. quasiater*

## п/р *Stenocranius*

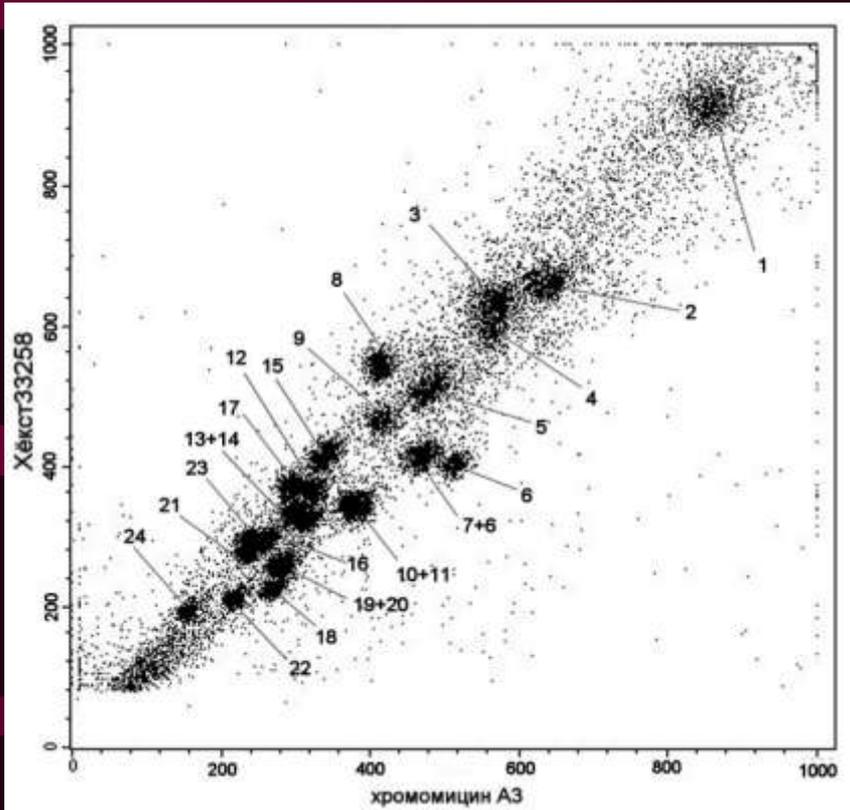
- M. gregalis*
- M. miurus*
- M. abbreviatus*

## п/р *Herpetomys*

- M. guatemalensis*



Проточный кариотип пашенной полевки *M. agrestis*



$2n=50$

23 пэйнтинг-пробы

Проба 8 включает хромосомы 10 и 11

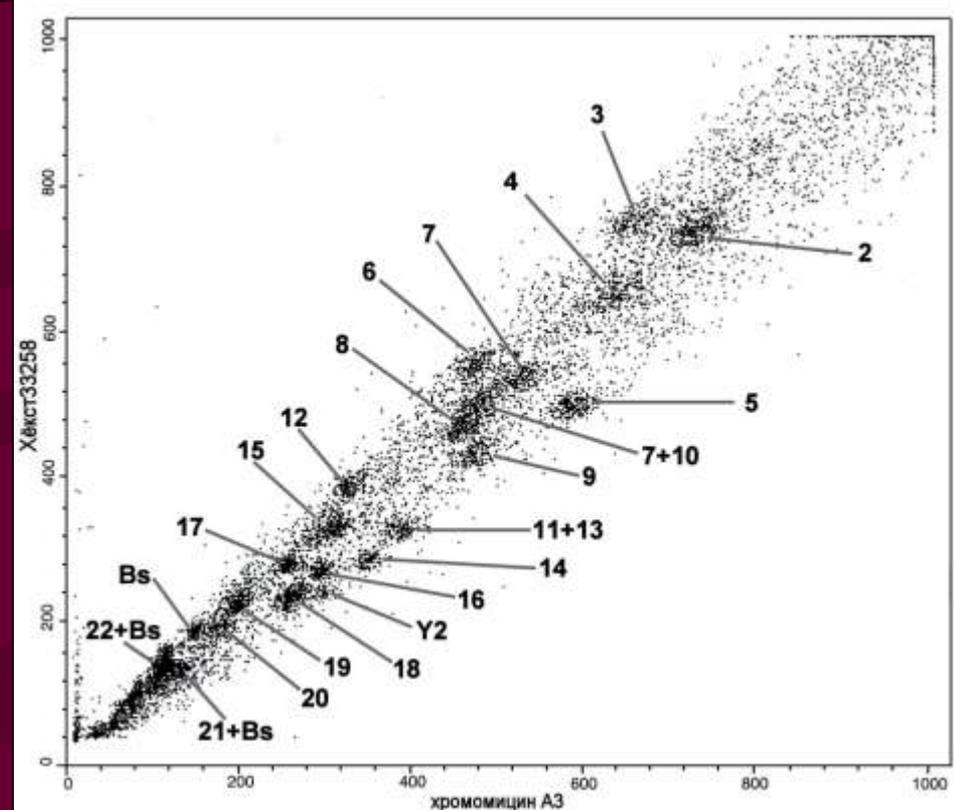
Проба 17, хромосомы 19 и 20

Проба 18, хромосомы 14 и 13

Проба 14, хромосомы 7+6

Наборы сортированных хромосом были предоставлены группой ветеринарной цитогенетики Кембриджского университета (Англия)

Проточный кариотип копытного лемминга *D. torquatus*



$2n=41+V$

28 пэйнтинг-проб

Проба 1, хромосомы 22 +V

Проба 3, хромосомы 12+V

Проба 7 включает хромосомы 11 и 13

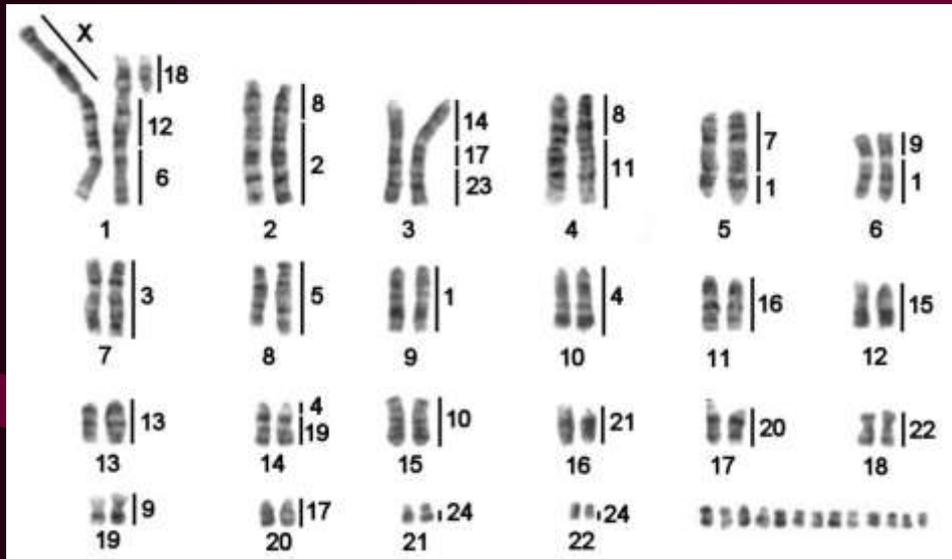
Проба 16, хромосомы 7 и 10

Проба 28, хромосомы 21+V

Пробы 21, 24, 25, 26, 27 содержат только V-хромосомы

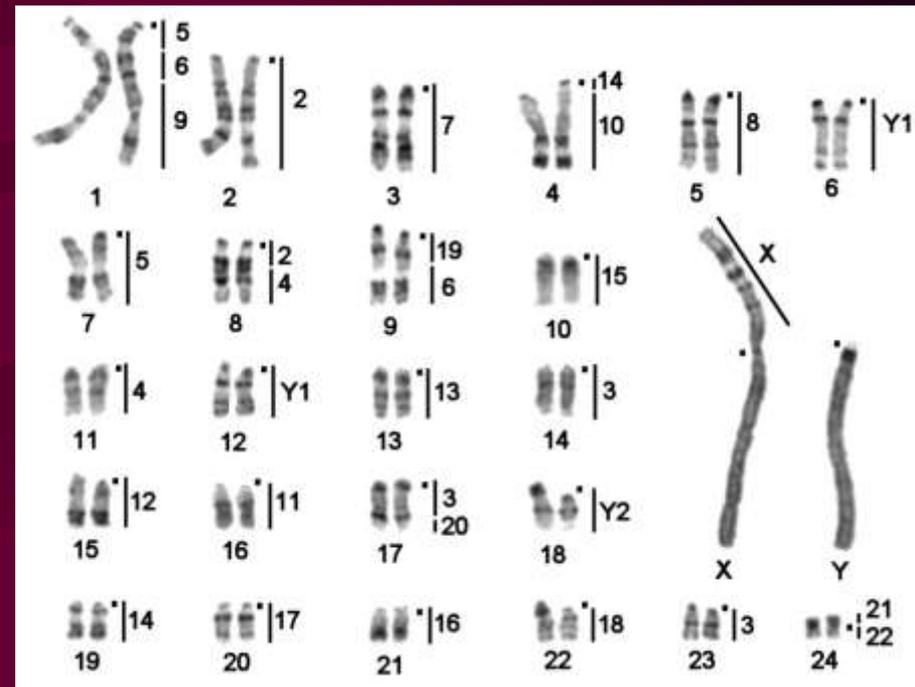
# Реципрокный пэйнтинг между хромосомами пашенной полевки *M. agrestis* и копытного лемминга *D. torquatus*

*D. torquatus* (2n=45+B)



Выявлены ассоциации хромосом: MAG 6/12/18, 2/8, 14/17/23, 8/11, 1/7, 1/9, 4/19

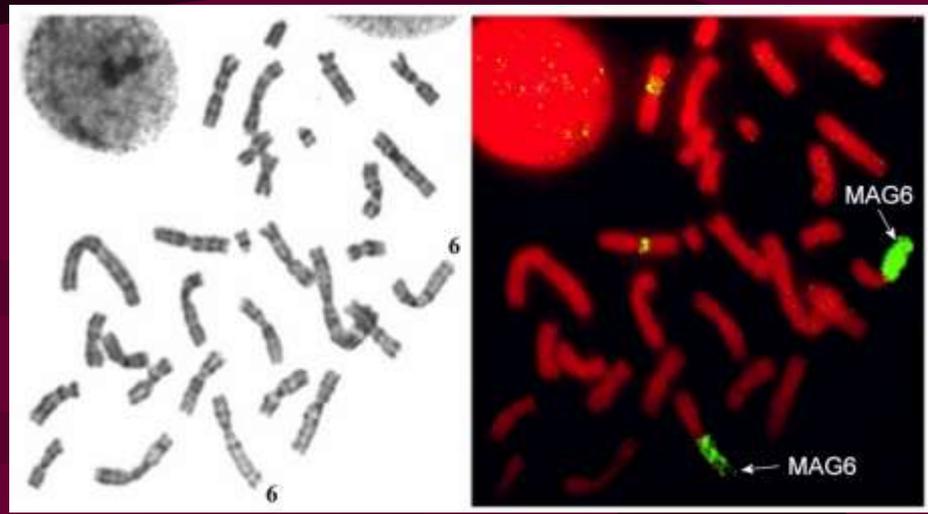
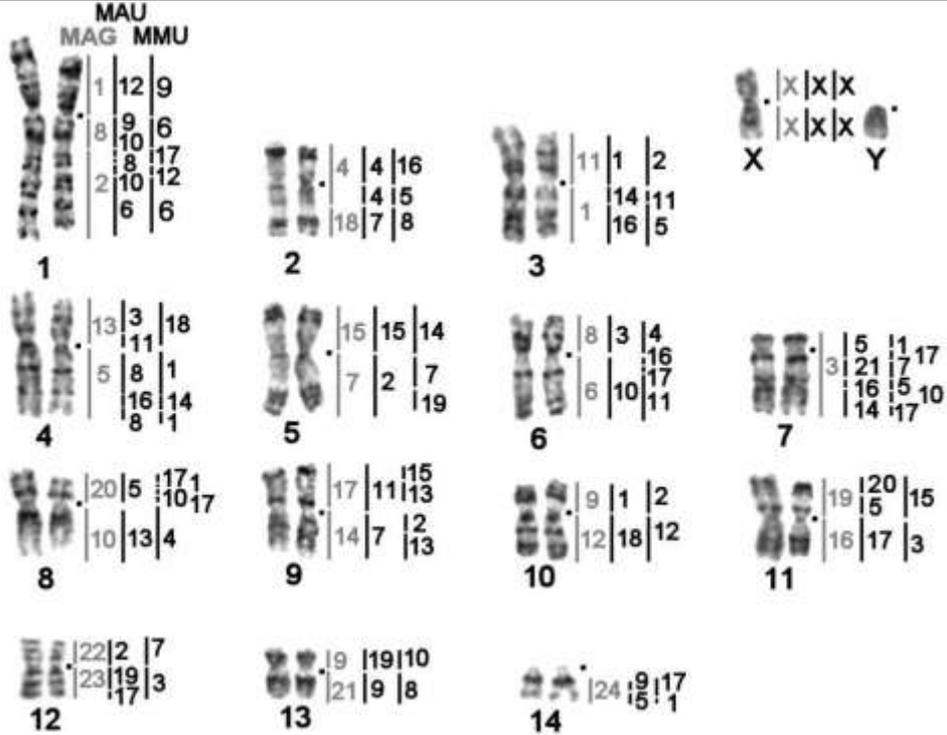
*M. agrestis* (2n=50)



Выявлены ассоциации хромосом: DTO 5/6/9, 10/14, 2/4, 3/20, 21/22.

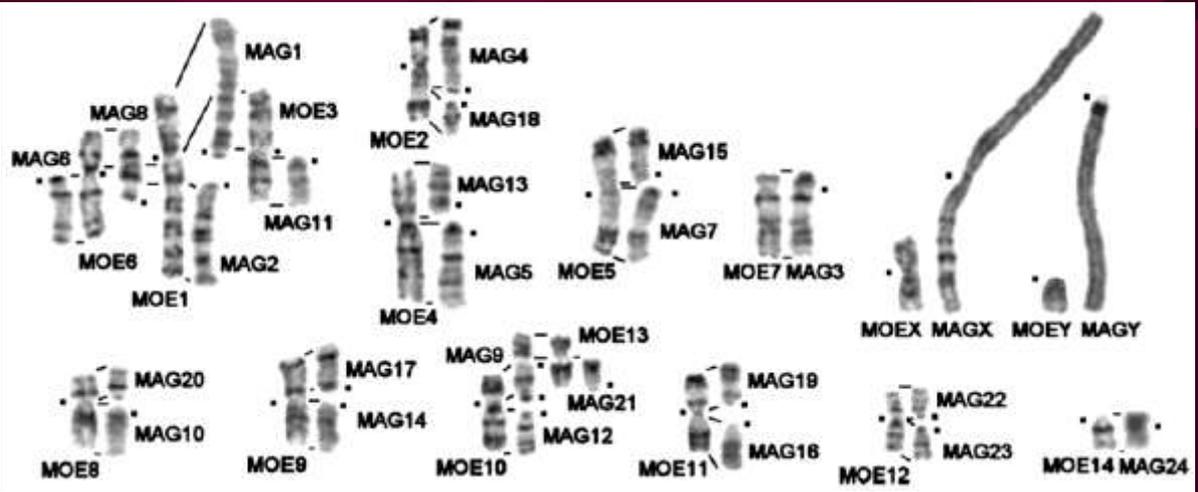
Пэйнтинг пробы, содержащие только B-хромосомы, не выявили гомологии с аутосомами и половыми хромосомами *M. agrestis*

# Локализация хромосомных проб *M.agrestis* (MAG) на хромосомы *M.oesonotus* (2n=30)



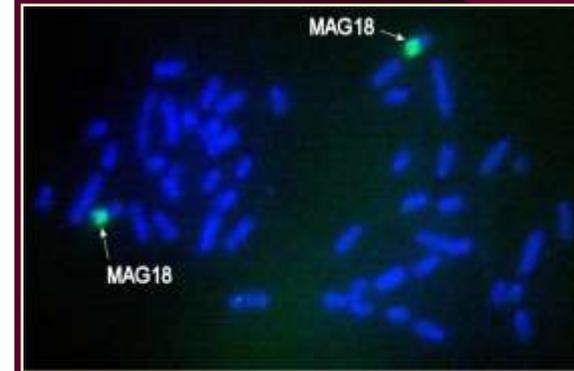
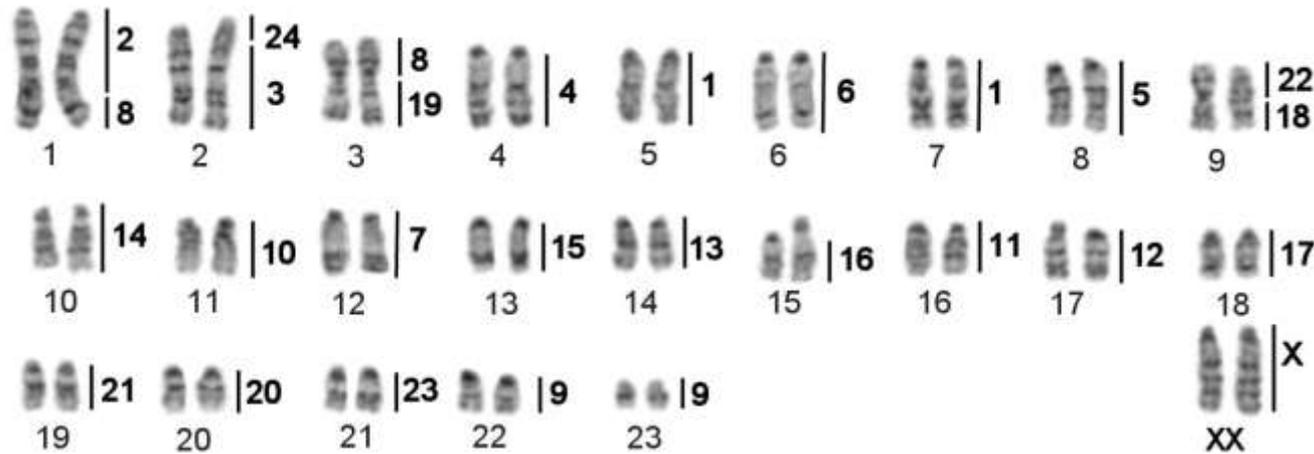
Выявлены ассоциации хромосом: 1/8/2, 4/18, 1/11, 5/13, 7/15, 6/8, 10/20, 14/17, 9/12, 16/19, 22/23, 9/21

Гомология GTG-окрашенных хромосом *M.agrestis* и хромосом *M.oesonotus*, установленная на основе пэйнтинга



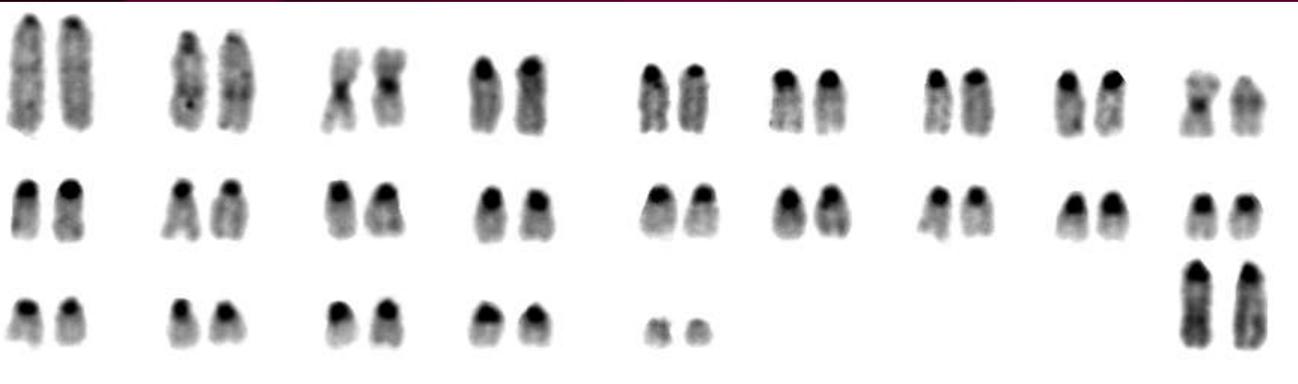
# Локализация хромосомных проб *M.agrestis* на хромосомы *M.dogramacii*

## GTG-окрашенные хромосомы *M.dogramacii*



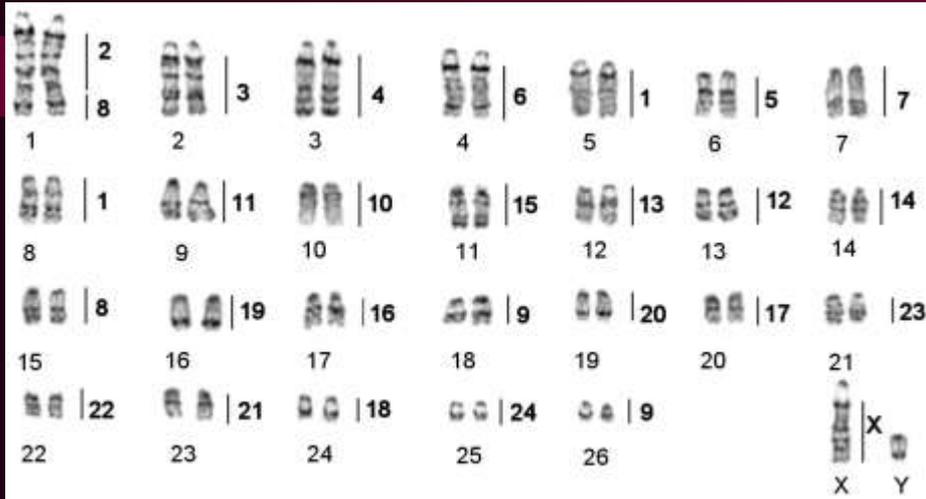
Выявлены ассоциации хромосом: 2/8, 3/24, 8/19, 18/23

## C-окрашенные хромосомы *M.dogramacii*

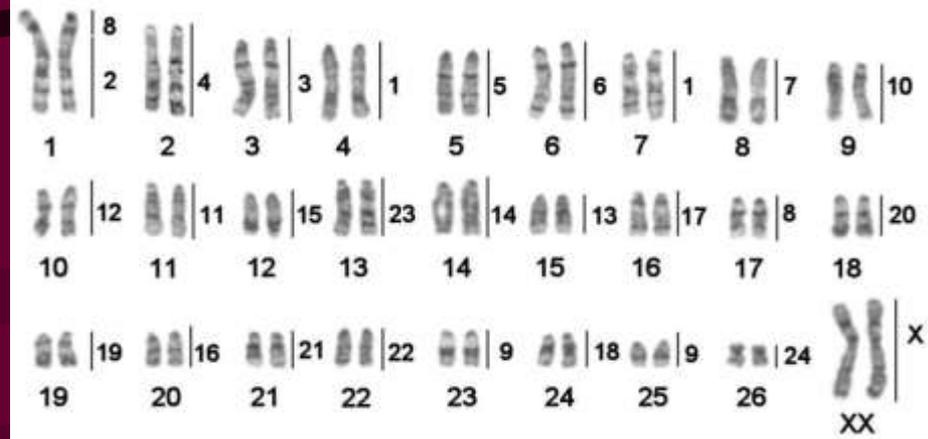


2n= 48  
45 акроцентрических хромосом  
3 метацентрика  
9 пара хромосом гетероморфная

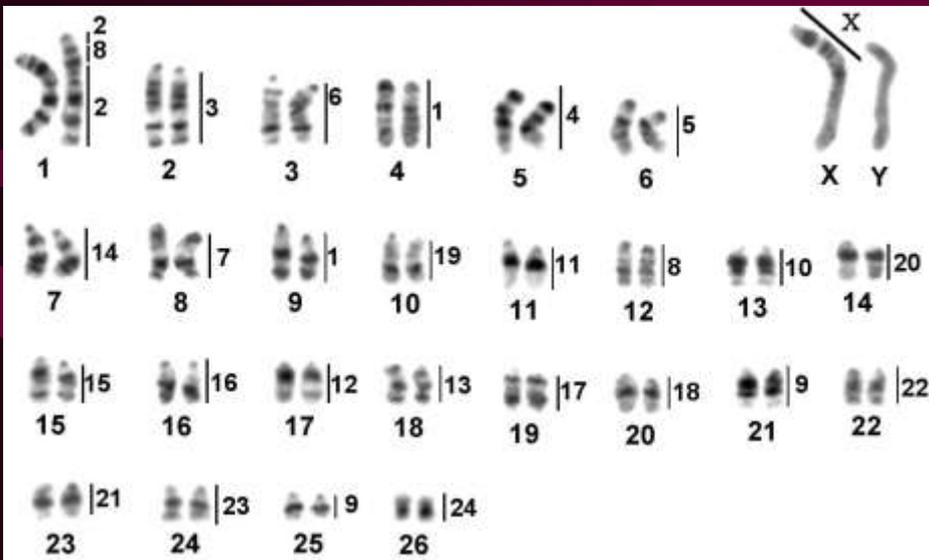
*M. guentheri* (2n=54)



*M. daghestanicus* (2n=54)

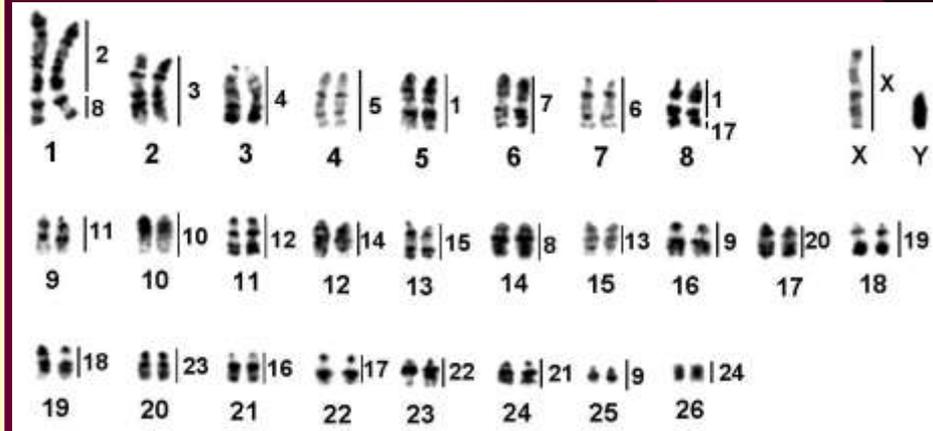


*M. rossiaemeridionalis* (2n=54)



Выявлена 1 ассоциация хромосом: 2/8.

*Chionomys gud* (2n=54)

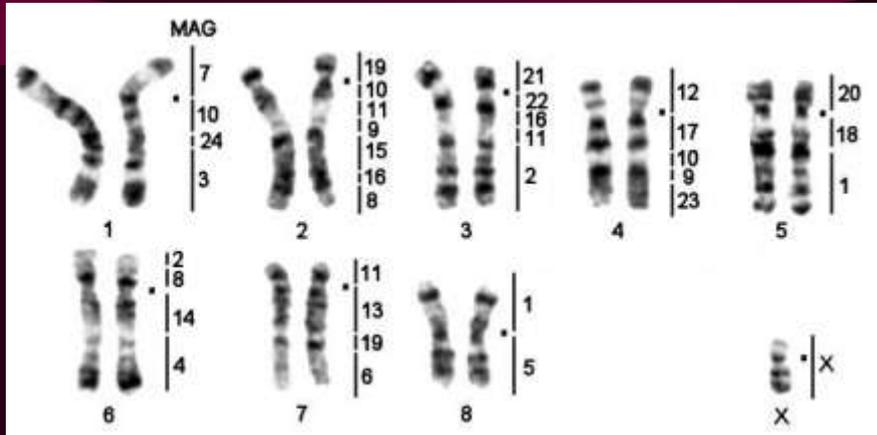


Выявлены ассоциации хромосом: 2/8, 1/17.

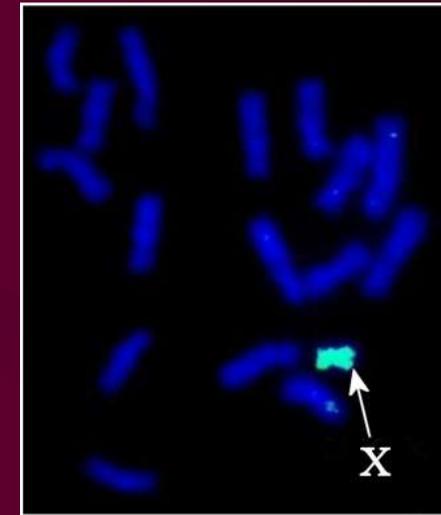
# Локализация хромосомных проб *M.agrestis* на хромосомы слепушонок рода *Ellobius*

*E. lutescens* ( X0) 2n=17

FISH ДНК-пробы MAG X

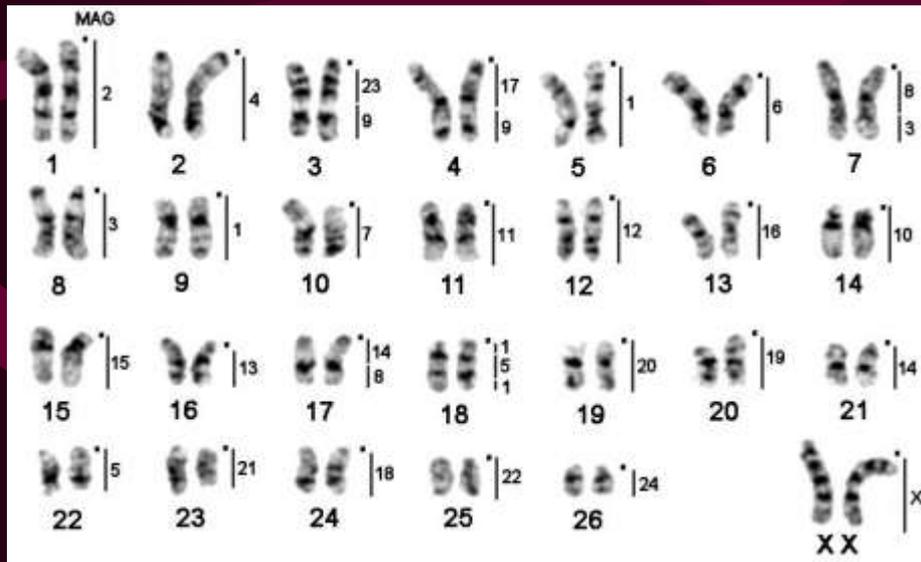


Выявлены ассоциации хромосом: 7/10/24/3, 19/10/11/9/15/16/8, 21/22/16/11/2, 12/17/10/9/23, 20/18/1, 2/8/14/4, 11/13/19/6, 1/5

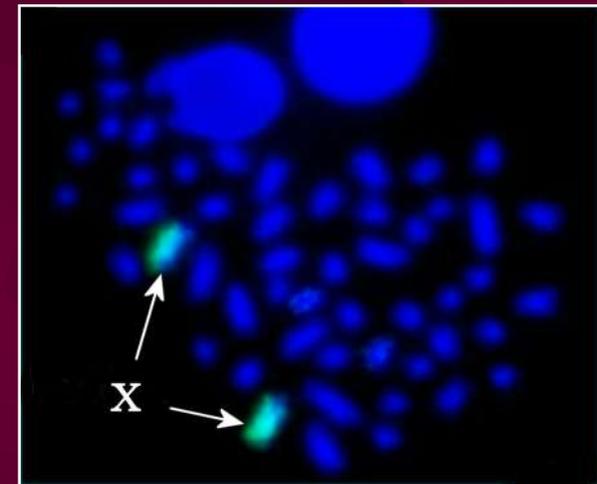


самка *E. lutescens*

*E. talpinus* ( XX) 2n=54

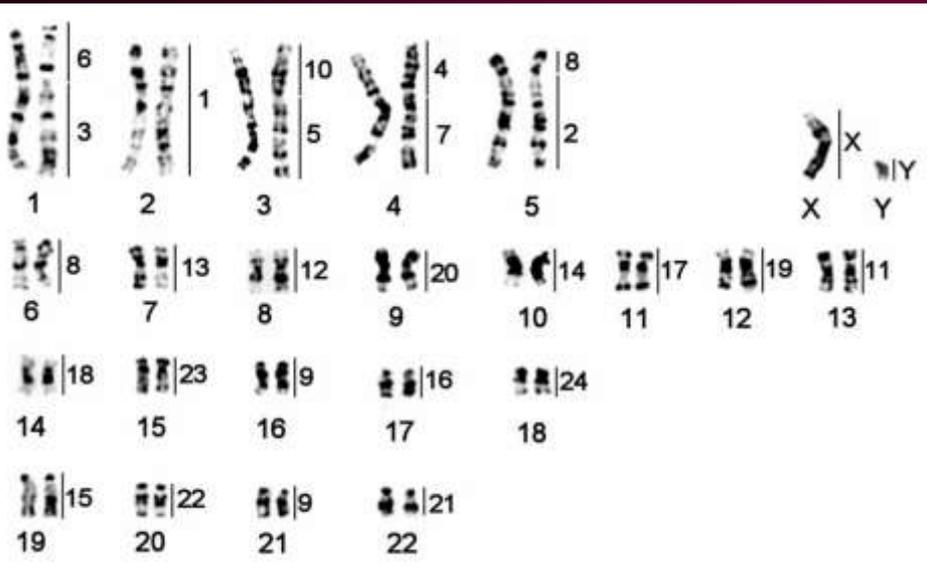


Выявлены ассоциации хромосом: 9/23, 17/9, 8/3, 8/14, 1/5

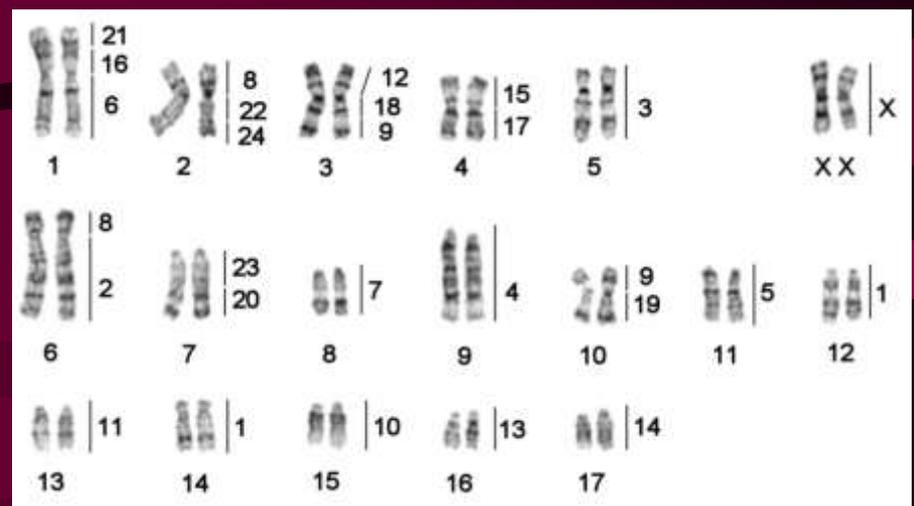


самец *E. talpinus*

***M. arvalis* 2n=46**



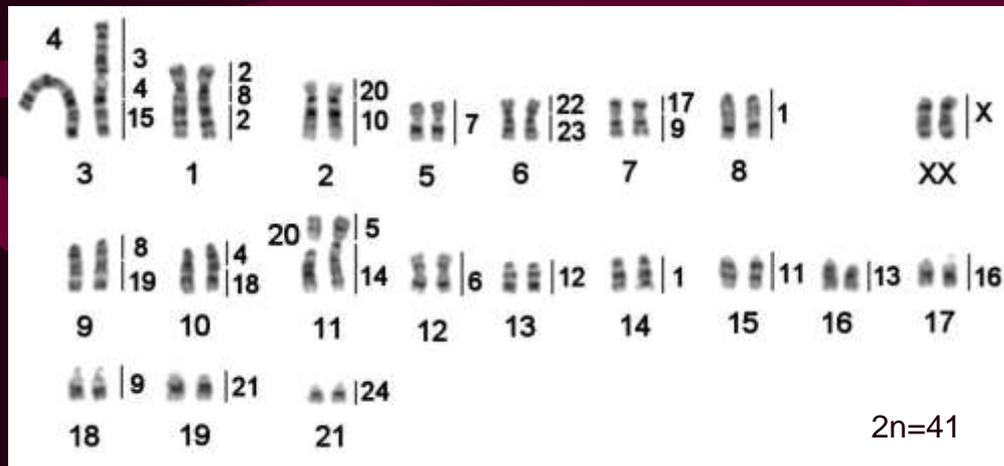
***M. gregalis* 2n=36**



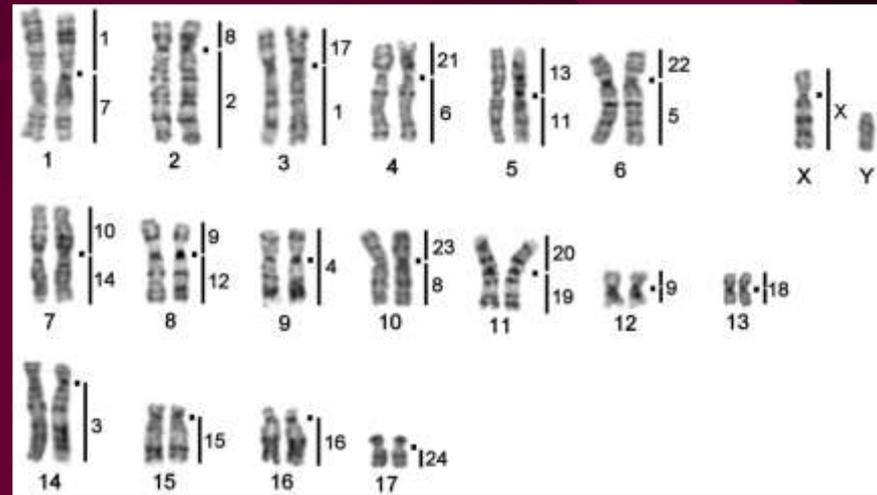
Выявлены ассоциации хромосом: 6/16/21, 8/22/24, 9/18/12, 15/17, 2/8, 20/23, 9/19

Выявлены ассоциации хромосом: 3/6, 5/10, 4/7, 2/8

***M. maximowiczii* 2n=38-44**



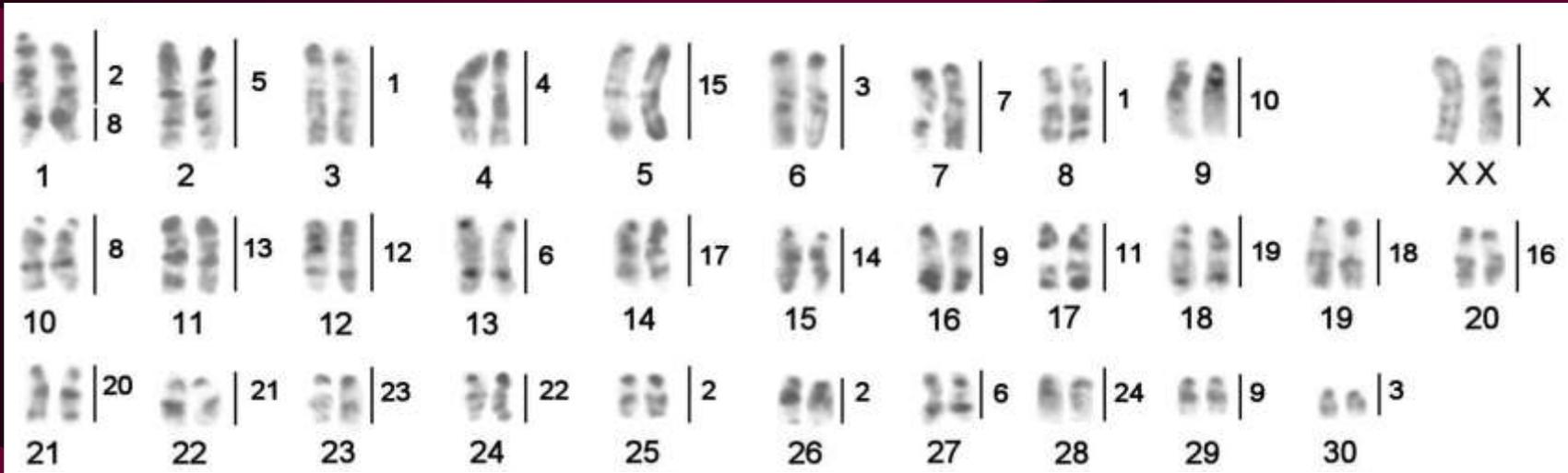
***Arvicola terrestris* 2n=36**



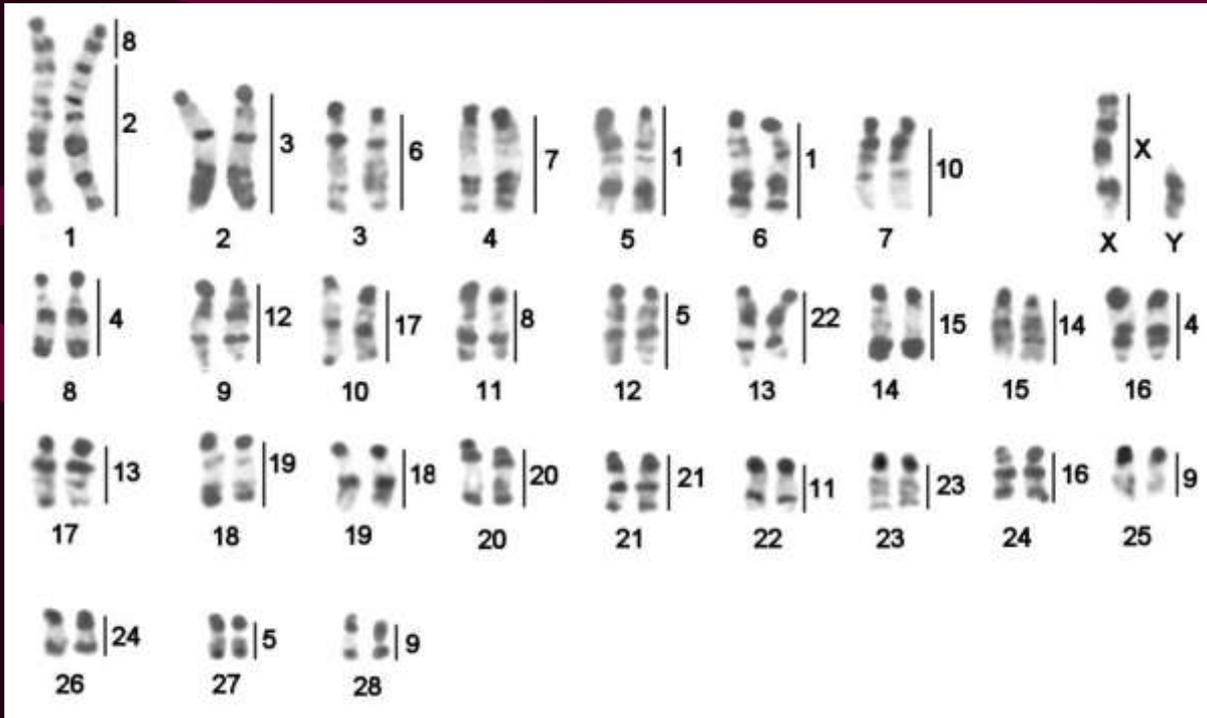
Выявлены ассоциации хромосом: 1/7, 2/8, 1/17, 6/21, 11/13, 5/22, 10/14, 9/12, 8/23, 19/20

Выявлены ассоциации хромосом: 3/4/15, 2/8, 10/20, 22/23, 9/17, 8/19, 4/18, 5/14

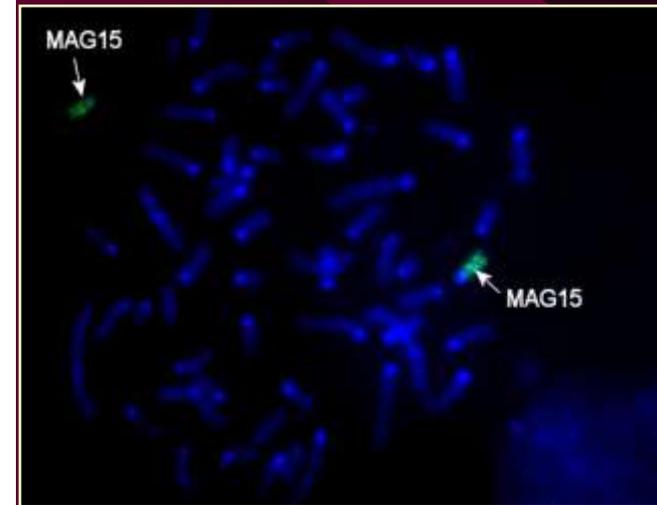
*M. socialis* (2n=62)



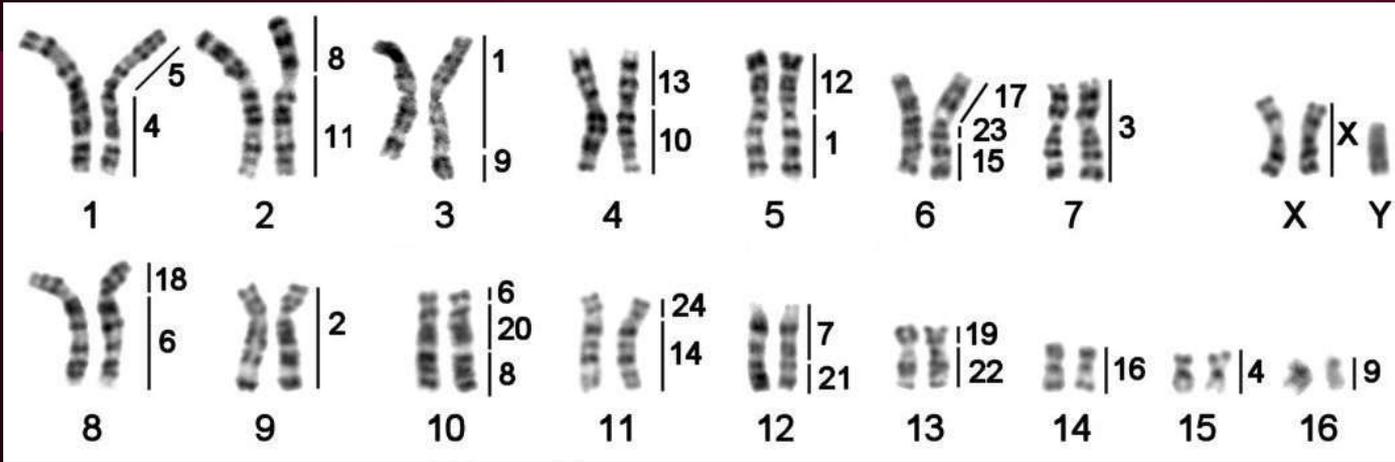
*Blanfordimys afghanus* (2n=58)



Выявлена 1 ассоциация хромосом: 2/8

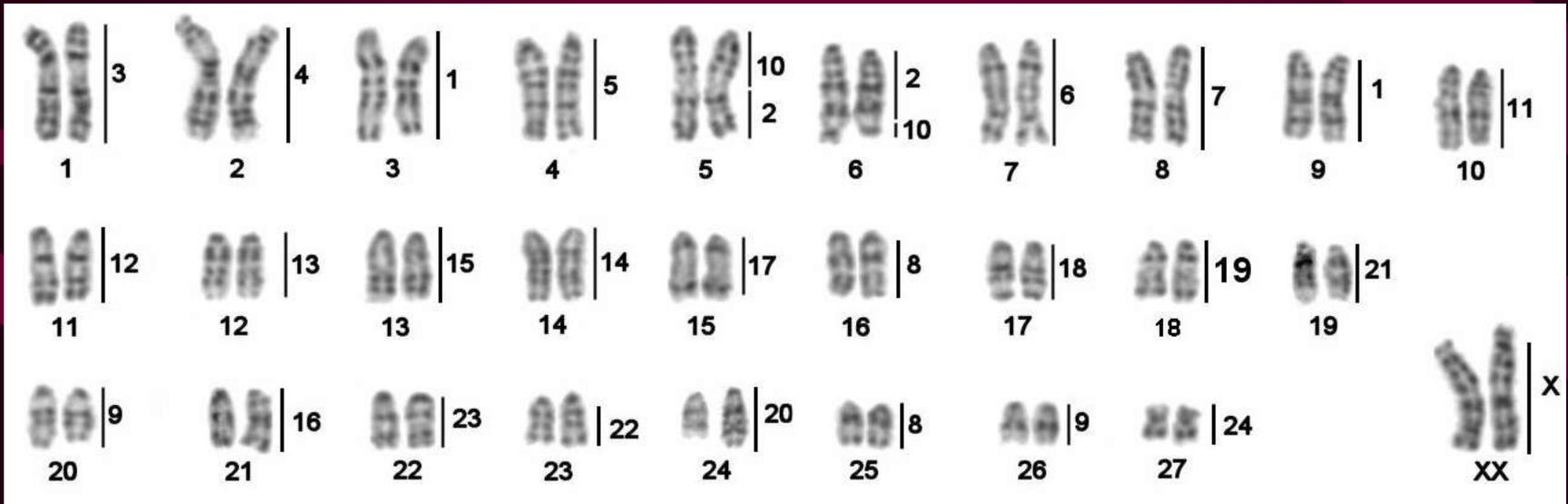


*Lasiopodomys brandtii* (2n=34)



Выявлены ассоциации хромосом: 4/5, 8/11, 1/9, 10/13, 11/12, 15/23/17, 6/18, 6/20/8, 14/24, 7/21, 19/22

*Clethrionomys rutilus* (2n=56)



Выявлены ассоциации хромосом: 2/10

**Ассоциации и разрывы хромосомных элементов *M. agrestis*,  
выявленные в кариотипах исследованных видов**

<b>Название вида</b>	<b>Ассоциации и разрывы хромосомных элементов <i>M. agrestis</i></b>
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>	2/8
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2
<i>M. guentheri</i>	2/8
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2
<i>M. daghestanicus</i>	2/8
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2
<i>Ellobius lutescens*</i>	11/13/19/6, 2/8/14/4, 12/17/10/9/23, 1/5, 3/24/10/7/19/10/11/9/15/16/8, 21/22/16/11/2, 20/18/1
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2, MAG2→2, MAG10→3, MAG11→3, MAG16→2
<i>E. talpinus*</i>	8/14, 9/23, 1/5, 17/9, 3/8
	MAG1→3, MAG8→2, MAG9→2, MAG3→2, MAG5→2, MAG14→2
<i>M. dogramacii</i>	2/8, 3/24, 8/19, 22/18
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2
<i>M. gregalis</i>	2/8, 9/18/12, 9/19, 21/16/6, 8/22/24, 15/17, 20/23
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2
<i>M. socialis</i>	2/8
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2, MAG2→3, MAG3→2, MAG6→2
<i>Blanfordimys afghanus</i>	2/8
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2, MAG4→2, MAG5→2
<i>Clethrionomy rutilus*</i>	2/10
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2, MAG2→2, MAG10→2
<i>Lasiopodomys brandtii*</i>	8/11, 1/9, 1/12, 4/5, 10/13, 12/21, 17/23/15, 6/18, 6/20/8, 14/24, 19/22
	MAG1→2, MAG8→2, MAG9→2, MAG4→2, MAG6→2

## Соответствие GTG-окрашенных хромосом *M. agrestis* и *M. clarkei*, *E. proditor*, *E. miletus* (Li et al., 2006)

<b>MAG</b>	1a	16	2	3	4	5	6	7	8a	8b	9a	9b	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<b>MCL</b>	4	7	2q	1q	3	1p	6	5	2p	8	11	24	14	19	18	10	13	12	16	15	23	9	22	17	20	21	25
<b>EMI</b>	5	10	1	2	3	4	6	7	26	12	22	27	8	21	20	15	18	11	17	14	24	9	19	13	16	25	23
<b>EPR</b>	1q	14	3q	2q	4q	5q	1p	6q	13	2p	11p	8p	7q	10p	11q	3p	9q	7p	6p	12q	4p	8q	9p	10q	12p	5p	15

**MAG** – *M. agrestis* 2n=50,  
**MCL** – *M. clarkei* 2n=52,  
**EPR** – *E. proditor* 2n=32,  
**EMI** – *E. miletus* 2n=56.

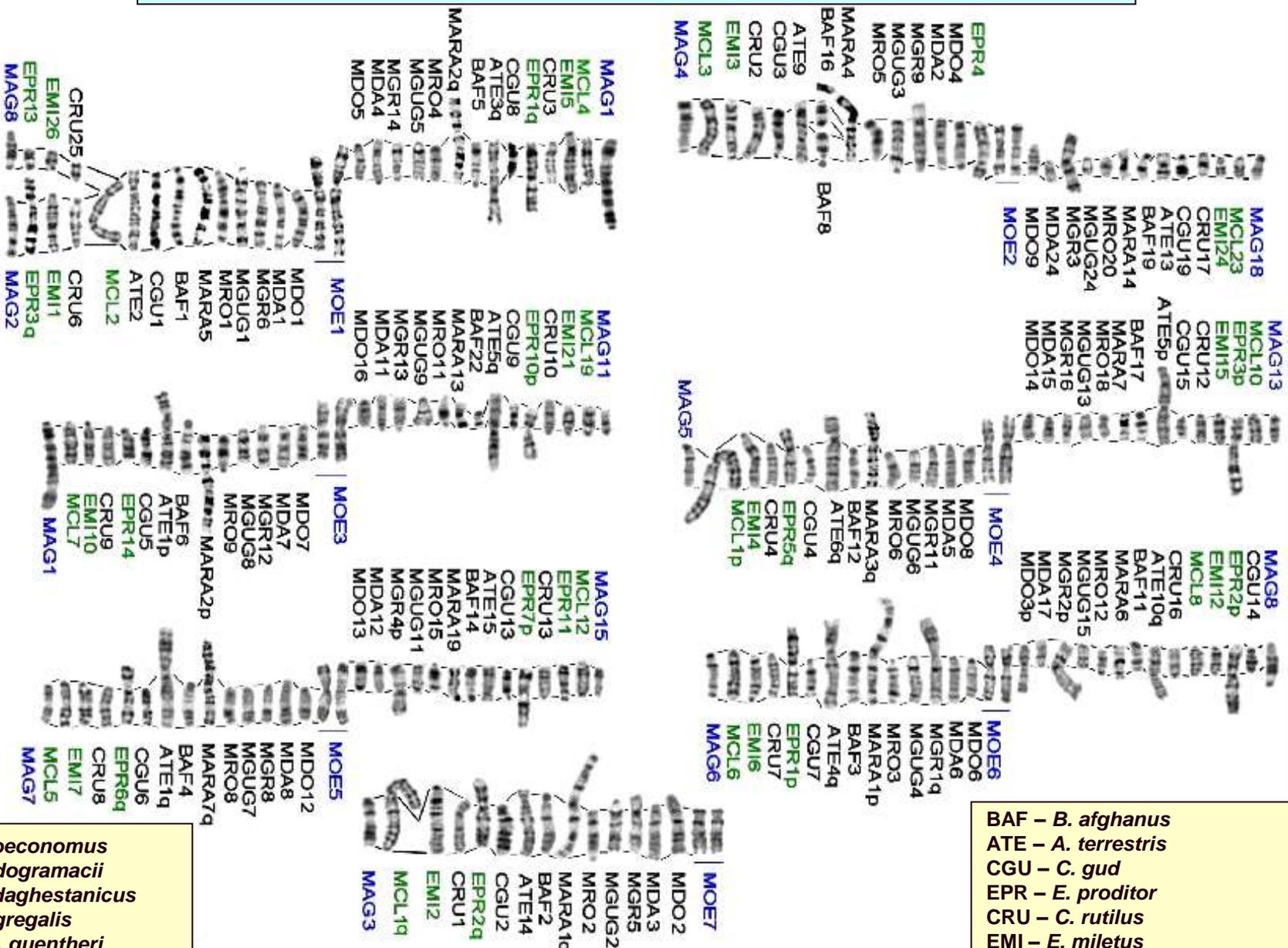
Выявлены ассоциации хромосом:

EPR-MAG: 3/8, 9/12, 4/18, 9/19, 1/6, 2/13, 5/23, 7/16, 10/15, 14/20, 11/21, 17/22.

MCL-MAG: 2/8, 3/5.

Сравнительный хромосомный пэинтинг между видами *M. clarkei*, *E. proditor* и *E. miletus* выполнен Ли с соавт. (Li et al., 2006).

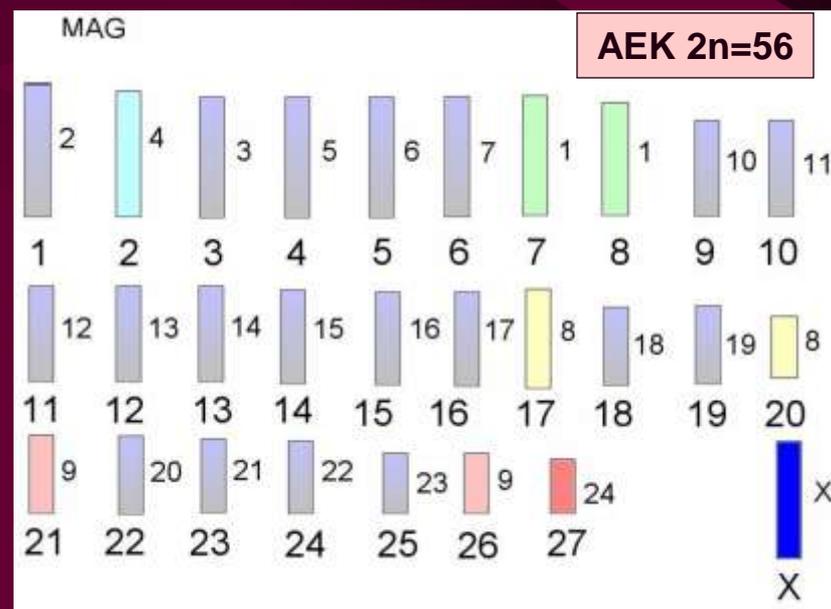
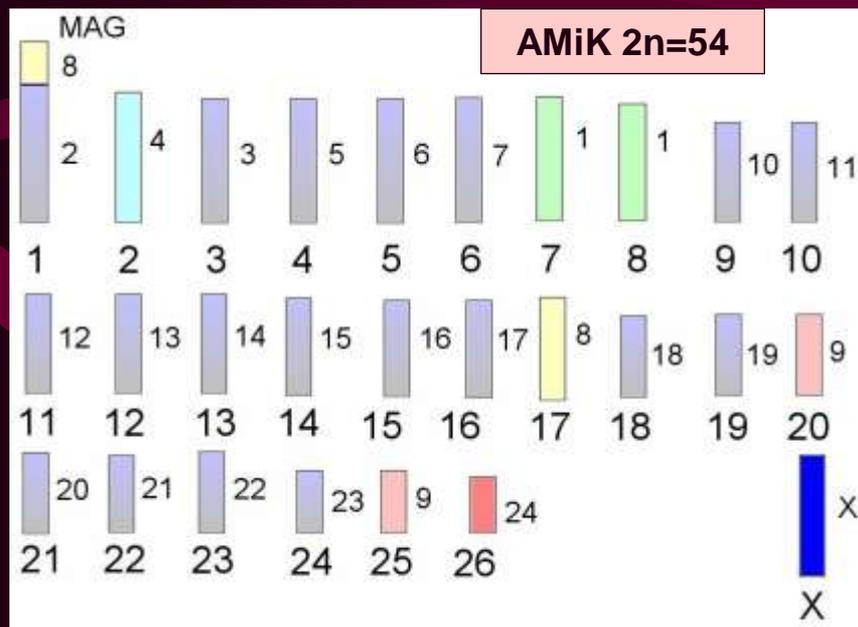
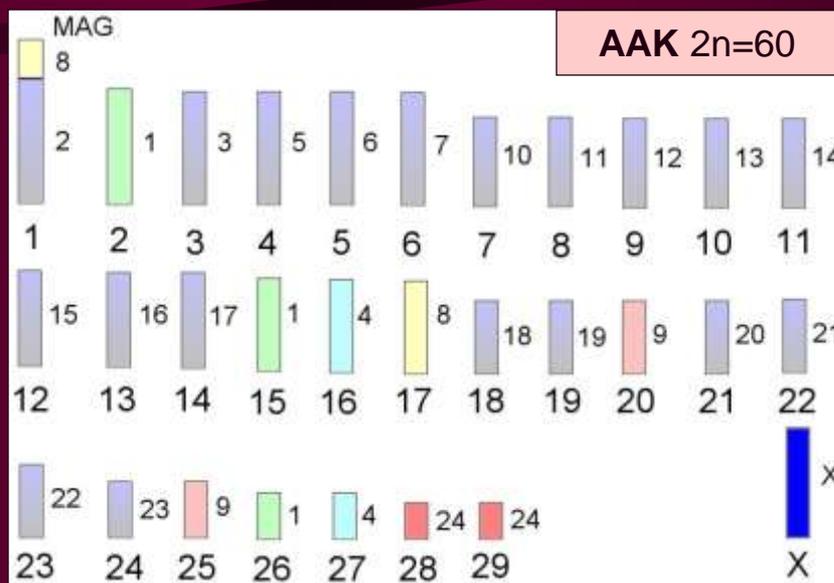
# Сравнительная карта хромосом 15 видов п/с Arvicolinae



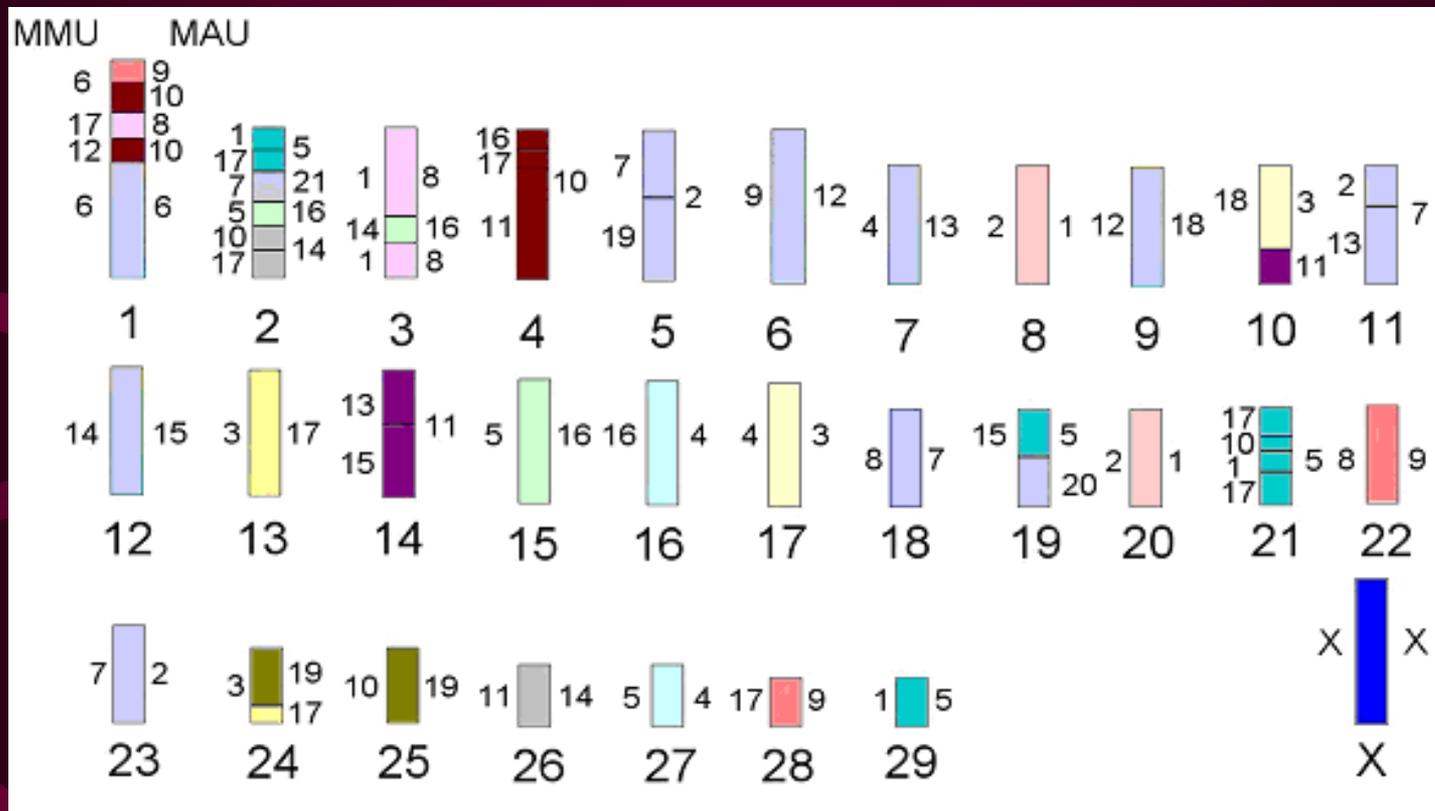
BAF – *B. afghanus*  
 ATE – *A. terrestris*  
 CGU – *C. gud*  
 EPR – *E. proditor*  
 CRU – *C. rutilus*  
 EMI – *E. miletus*  
 MCL – *M. clarkei*  
 MAG – *M. agrestis*

MOE – *M. oeconomus*  
 MDO – *M. dogramacii*  
 MDA – *M. daghestanicus*  
 MGR – *M. gregalis*  
 MGUG – *M. guentheri*  
 MRO – *M. rossiameridionalis*  
 MARA – *M. arvalis*

# Гипотетический предковый кариотип рода *Microtus* (AMiK), рода *Ellobius* (AEK), подсемейства Arvicolinae (AAK)



Гипотетический предковый кариотип подсемейства полевок Arvicolinae, выраженный через хромосомы *Mus musculus* (MMU) и *Mesocricetus auratus* (MAU).



# Таблица гомологий

PER	CSP	MOE	MAG	MGUG
14q prox	1q med med prox	1q med med med prox	2q mp	1q mmp
14q med prox	1q med med med prox	1q med med med med prox	2q mmp	1q mmp
14q med dist	10q prox	4q prox	5q p	6q p
14q dist	10q dist	4q dist	5q d	6q d
19q prox	17q prox	13q prox	21q p	23q p
19q dist	17q dist	13q dist	21q d	23q d
3q prox	22q	14q prox	24p	25q p
3q med prox	6q prox	1q prox	8q p	1q p
3q med med prox	6q med prox	1q med prox	8q mp	1q mp
10p prox	1q p	1q med med prox	1q p	1q mmp
10p dist	1q med prox	1q med med med med dist	1q mmp	1q mmp
9q prox	1q med med med med dist	6q prox	6q p	4q p
9q med prox	1q med med med dist	6q med prox	6q mp	4q mp
9q med	1q med med dist	6q med	6q m	4q m
9q med dist	1q med dist	6q med dist	6q md	4q md
9q dist	1q dist	6q dist	6q d	4q d

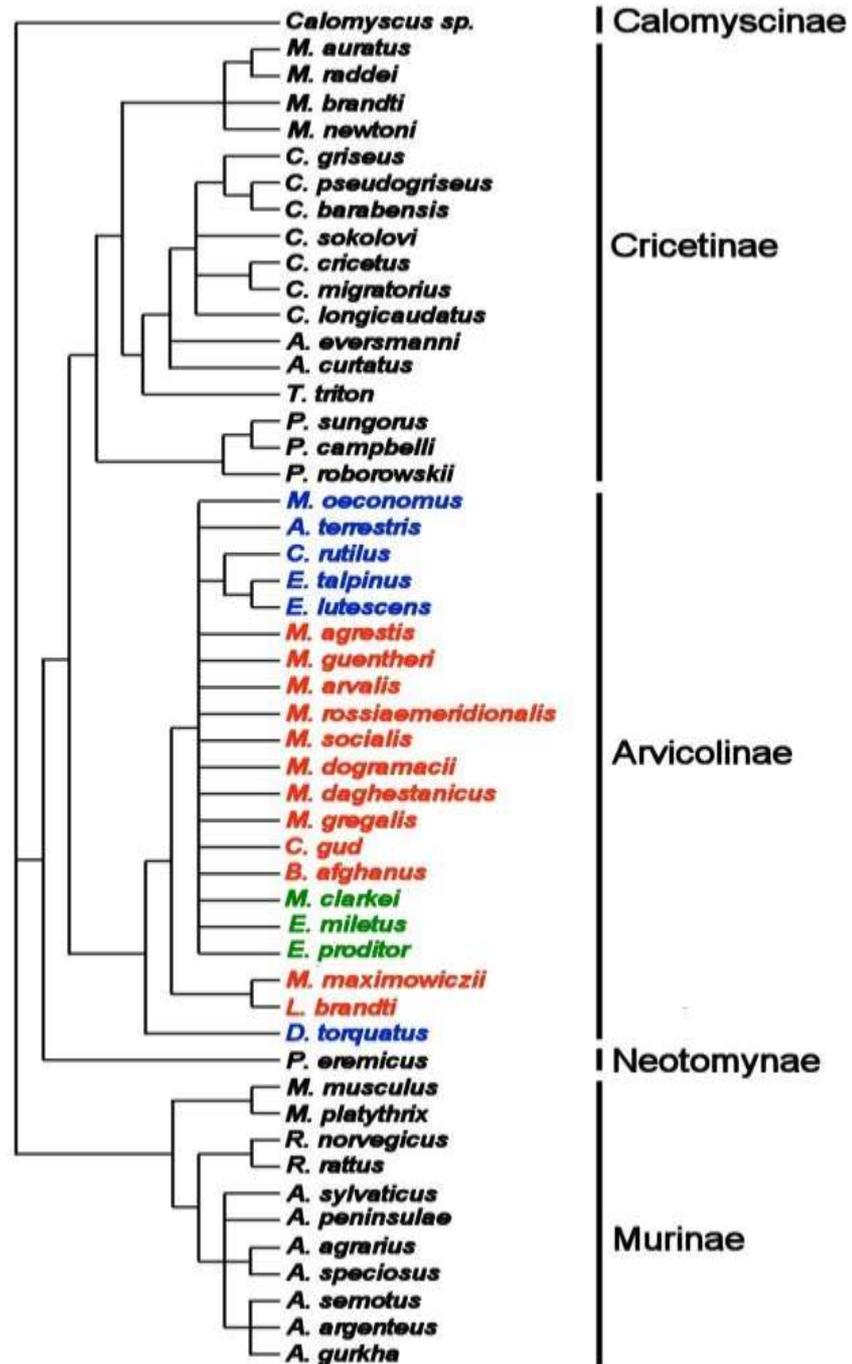
## Перестройки

- 1q prox+1q med prox: MAU, MBR, MRA, MNE, CGR, CSO, AEV, ACU, CCR, CMI, CLO, CPS, CBA, PSU, PCA, PRO, TTR, PER, CSP, ELU, MLY
- 1q med prox+1q med med prox: CSP, CRU
- 1q med med prox+1q med med med prox: MAU, MBR, MRA, MNE, MMU, MPL, CGR, CSO, AEV, ACU, CCR, CMI, CLO, CPS, CBA, PSU, PCA, PRO, TTR, PER, CSP, MOE, ATE, DTO, ETA, ELU, MLY, RNO, RRA, ASY, APE, AAG, ASE, ASP, AAR, AGU, MAG, MGUG, MMA, MARA, MSO, MDO, MDA, MGR, CGU, LBR, BAF, MCL, EMI, EPR
- 1q med med med prox+1q med med med med prox: CSP
- 1q med med med med prox+1q med med med med med: MAU, MBR, MRA, MNE, MMU, MPL, CGR, CSO, AEV, ACU, CCR, CMI, CLO, CPS, CBA, PSU, PCA, PRO, TTR, CSP, MOE, ATE, CRU, ETA, ELU, RNO, RRA, ASY, APE, AAG, ASE, AAR, AGU, MAG, MGUG, MARA, MRO, MSO, MDO, MDA, MGR, CGU, MCL, EMI, EPR

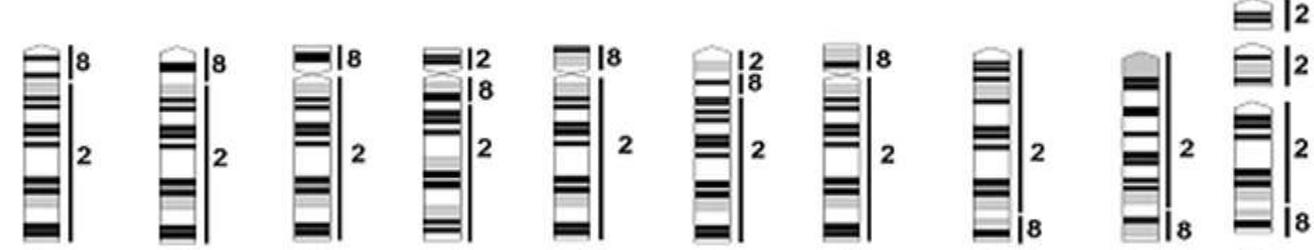
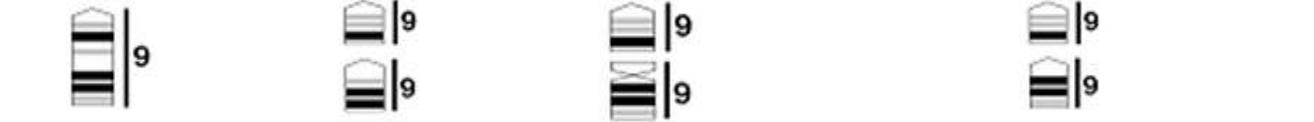
## Матрица (52 вида x 357 перестроек)

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	1	0	1	0	1	0	1	1
3	1	0	1	0	1	0	1	1
4	1	0	1	0	1	0	1	1
5	1	0	1	0	1	0	1	1
6	0	0	1	0	1	0	0	1
7	0	0	1	0	1	0	0	1
8	1	0	1	0	1	0	1	0
9	1	0	1	0	1	0	1	0
10	1	0	1	0	1	0	1	1

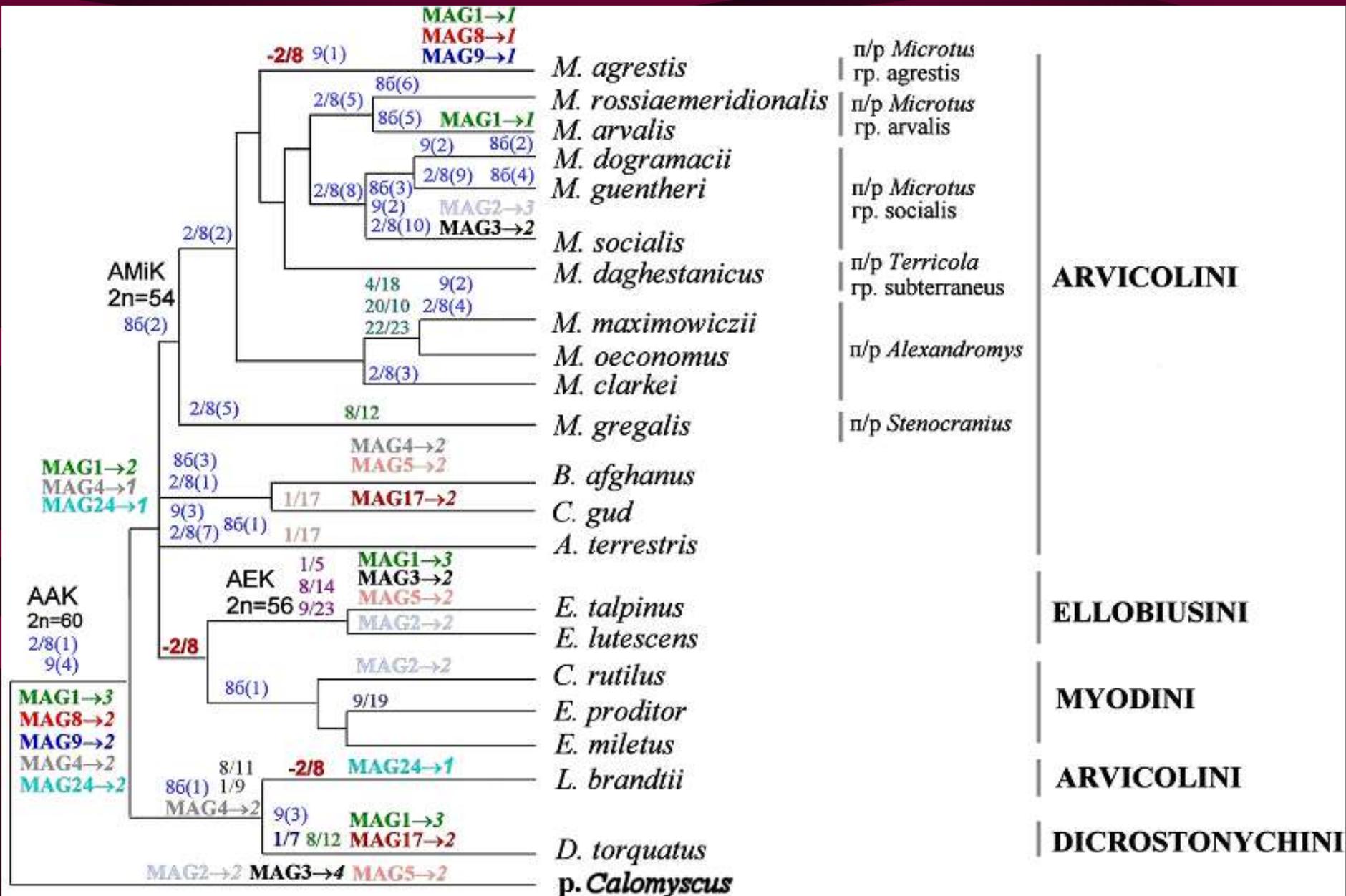
Матрица анализировалась Г. Добиньей (Национальный музей истории природы, происхождения, структуры и эволюции биоразнообразия. Париж, Франция) методом максимальной вероятности при помощи программного обеспечения POUP 4.01b (Swofford, 1998).



# Типы маркерных хромосом подсемейства полевковых Arvicolinae

Хромосомный элемент кариотипа <i>M. agrestis</i>	Схемы гомеологичных хромосом в кариотипах видов Arvicolinae
MAG2 MAG8a (2/8)	 <p>1 2 3 4 5 6 7 8 9 10</p> <p>                     DTO, CGU, BAF                      MOE (1/8/2), MDA                      MCL                      MMA                      MARA, MGR                      MRO                      ATE                      MDO                      MGU                      MSO                 </p>
MAG86	 <p>1 2 3 4 5 6</p> <p>                     DTO (8/11), ATE (8/23), CRU, EMI, EPR (8/3)                      LBR (8/11)                      MOE (8/6), MCL, MGR,                      MMA 8/19), MDO                      CGU, BAF, MSO                      MGUG                      MARA                      MRO                 </p>
MAG9	 <p>1 2 3 4</p> <p>                     MAG                      MSO                      MDO                      MMA                      DTO                      ATE                      BAF, CGU, CRU, EMI, EPR, MAR, MCL, MDA, MGR, MGU, MOE, MRO                 </p>

Филогенетическое древо, отражающее возможный ход карiotипической эволюции подсемейства Arvicolinae



## Темпы кариотипической эволюции видов подсемейства полевковых *Argycolinae*

Вид	Количество перестроек	Скорость
<i>A. terrestris</i>	12 (12 сл.)	4-2.4
<i>B. afghanus</i>	5 (2 р., 3 сл.)	1.7-1
<i>C. gud</i>	5 (1р., 4 сл.)	1.7-1.3
<i>C. rutilus</i>	4 (1р., 3 сл.)	1.3-0.8
<i>D. torquatus</i>	9 (1 р., 8 сл.)	3-1.8
<i>E. lutescens</i>	33 (7р., 26 сл.)	11-6.6
<i>E. talpinus</i>	11 (4р., 7 сл.)	3.7-2.2
<i>E. miletus</i>	4 (1р., 3 сл.)	1.3-0.8
<i>E. proditor</i>	14 (14 сл.)	4.7-2.8
<i>L. brandtii</i>	15 (1р., 14 сл.)	5-3
<i>M. agrestis</i>	7 (1 р., 6 сл.)	2.3-1.4
<i>M. clarkei</i>	6 (1р., 5 сл.)	2-1.2
<i>M. oeconomus</i>	15 (15 сл.)	5-3
<i>M. maximowiczii</i>	10 (10сл.)	3.3-2
<i>M. arvalis</i>	7 (7 сл.)	2.3-1.4
<i>M. rossiaemeridionalis</i>	3 (3 сл.)	1-0.6
<i>M. guentheri</i>	3 (3 сл.)	1-0.6
<i>M. daghestanicus</i>	3 (3 сл.)	1-0.6
<i>M. socialis</i>	7 (4р., 3 сл.)	2.3-1.4
<i>M. dogramacii</i>	6 (6 сл.)	2-1.2
<i>M. gregalis</i>	12 (12 сл.)	4-2.4

~151 вид/ 3- 5 млн. лет  
30-50 видов/ млн. лет

# Выводы:

1. На основании хромосомного пэйнтинга и сравнения GTG-окрашенных хромосом, установлена гомология всех хромосомных элементов кариотипа *M. agrestis* и кариотипов 20 видов, представителей 9 родов подсемейства полевокых Arvicolinae. Кариотипы современных видов подсемейства формировались за счет слияний и разрывов достаточно крупных консервативных хромосомных элементов.
2. Реципрокный пэйнтинг между хромосомами *M. agrestis* и *D. torquatus*, позволил уточнить точки разрывов хромосом обоих видов, возникших в ходе эволюции. Гомология В-хромосом *D. torquatus* с хромосомами *M. agrestis* не была выявлена.
3. Реконструирован гипотетический предковый кариотип подсемейства полевокых Arvicolinae. Идентифицированы маркерные слияния предковых элементов хромосом, которые могли привести к формированию предкового кариотипа рода *Microtus* и предкового кариотипа рода *Ellobius*. Определено минимальное число хромосомных перестроек, отделивших кариотипы исследованных видов от кариотипа гипотетического предка.
4. На основании принципов кладистического анализа построено филогенетическое древо полевокых, отражающее возможный ход кариотипических преобразований.
5. Проведена оценка темпов эволюции кариотипов подсемейства Arvicolinae. Среднее значение скорости реорганизации кариотипов составляет 1.8-3 хромосомные перестройки за 1 млн. лет (без учета инверсий). Наибольшее число перестроек произошло при формировании кариотипа горной слепушонки *E. lutescens*, наименьшее – у видов подродов *Microtus* и *Terricola* (род *Microtus*).

**Благодарю за внимание !**