

7. Baer C.F., Miyamoto M.M., Denver D.R. Mutation rate variation in multicellular eukaryotes: causes and consequences // *Nature*. – 2007. – Vol. 8. – P. 619-631.
8. Шоханов С.О., Щербата Г.Р., Черник Я.И. Геномная изменчивость лабораторных линий и природных популяций *Drosophila melanogaster* при действии рентгеновского излучения // *Генетика*. – 1997. – Т. 33, №1. – С. 25-30.
9. Roberts D.B. *Drosophila a practical approach* – Oxford., 1986. – 350 p.
10. Атраментова Л.А., Утевская О.М. Статистические методы в биологии. – Горловка, 2008. – 247 с.

**KOZERETSKA I.A., SERGA S.V., KRJACHOK L.N., PROCENKO O.V., ZHUK O.W.,
ALEXANDROV A.V., DEMYDOV S.V.**

*ESC "Institute of Biology", National Taras Shevchenko University of Kyiv
Ukraine, 01601, Kyiv, Volodymyrska str, 64, e-mail: iryna.kozeretska@gmail.com*

THE PHENOMENON OF "MUTATIONAL BURST" IN THE NATURAL POPULATIONS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* IN UKRAINE

Aims. Our goal was to investigate the rate of mutational variation in the wild populations of *Drosophila melanogaster* in Ukraine. **Methods.** We studied representatives from the wild populations across different regions of Ukraine and Switzerland in August-September of the years 2011 and 2012. All flies were analyzed using the binocular microscope for the appearance of visible phenotypic alteration. If found, the fly was isolated and bred for diagnosing if the particular trait was able to be inherited to descendants. **Results.** The infraction of 2nd longitudinal vein was found at 0,1-2,3% frequency among analyzed imagoes, that suggests an interpretation of this event as the "mutational burst" that might have global pattern.

Key words: *Drosophila melanogaster*, mutational burst, natural populations.

**КРИЩУК И.А.², ЧЕРЕПАНОВА Е.В.¹, ГАЙДУЧЕНКО Е.С.^{2, 3}, ЗАДЫРА С.В.³,
ЛЕВЕНКОВА Е.С.¹, БАХАРЕВ В.А.², БОРИСОВ Ю.М.¹**

¹*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33, e-mail: boris@sevin.ru*

²*Мозырский государственный педагогический университет имени И.П. Шамякина Беларусь, 247760,
г. Мозырь, ул. Студенческая, 28*

³*Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Учебно-научный центр «Институт
биологии»*

Украина, 03187, Киев, ул. Владимирская, 64

ХРОМОСОМНАЯ РАСА КИЕВ *SOREX ARANEUS* В БАССЕЙНЕ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ ДНЕПРА (БЕЛАРУСЬ): ПОЛИМОРФИЗМ И КОНТАКТЫ С ДРУГИМИ РАСАМИ

Обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* L., характеризуется значительным хромосомным полиморфизмом, который обусловлен Робертсоновскими центрическими соединениями (Rb соединениями) 10 пар акроцентрических хромосом (плеч), *g - i, k, m - r* в разных сочетаниях. Географические популяции обыкновенной бурозубки, характеризующиеся определённым набором метацентриков и акроцентриков, называемых диагностическими, образуют хромосомные расы [7, 11, 12]. У многих хромосомных рас, обитающих в западной и центральной Европе, обнаружен полиморфизм по диагностическим Rb соединениям [13, 15]. Существует множество объяснений этого внутривидового полиморфизма, одной из которой

является «след гибридизации в прошлом» [12].

Хромосомная раса Киев была ранее известна, как полиморфная по двум из трёх диагностических Rb соединений [9]. Раса Киев широко распространена на западной Украине, от Карпат на западе до Дуная на юге. Восточная граница расы Киев на территории Украины, вероятно, проходит по руслу Днепра. На восточной территории Украины, преимущественно, по левобережью Днепра, обитают бурозубки хромосомной расы Нерусса [4, 9].

Типовое местонахождение расы Киев – окр. г. Киев [8] представляли собой, по видимому, крайний северный пункт, в котором она была зарегистрирована. Однако, новые данные о кариотипах бурозубок из окр. Чернобыля

(рутинная окраска хромосом), $2n=24-26$ [1] позволили предположить, что раса Киев, вероятно, проникает и на территорию Беларуси. В северо-западном направлении от известного ареала расы Киев распространена раса Białowieża [6, 13]. Таким образом, известные данные указывают на возможный контакт этой расы на севере ее ареала с расами Нерусса и Białowieża.

Материалы и методы

Исследованы кариотипы обыкновенных бурозубок (45 особей), отловленных в июле-сентябре 2011-2012 гг. в 11 пунктах, в основном, из юго-восточной части Беларуси.

Хромосомные препараты приготовлены по

Результаты и обсуждение

Кариотипирование бурозубок, отловленных в 5 пунктах междуречья Припять и Березина (г. Мозырь, с. Озаричи и с территории Светлогорского р-на) показало, что они относятся к хромосомной расе Киев с диагностическими соединениями *gm*, *hi* и *ko* [8]. Только у одной бурозубки (г. Мозырь) в кариотипе присутствовали все три диагностических метацентрика расы Киев (в гетерозиготном состоянии), а у остальных особей были зарегистрированы метацентрики *hi* и *ko*, тогда как плечи *g* и *t* были представлены акроцентриками. В северных пунктах (г. Светлогорск, д. Судовица, д. Узнаж) преобладали кариотипы с единственным метацентром *hi*, а у трёх бурозубок (д. Судовица) все диагностические плечи были представлены акроцентриками. Бурозубки с единственным диагностическим метацентром расы Киев, *hi*, ранее были отловлены в 70 км и 140 км севернее г. Светлогорска, в г. Бобруйске (Mishta et al., 2000) и г. Березино [2].

Бурозубки с диагностическими хромосомами расы Киев были отмечены в 50 км западнее реки Березины, на правом б. р. Птичь, в окр. п. Октябрьский и в 100 км от реки Березины в окр. п. Хвоенск, т.е. 15 км восточнее п. Туров). В этих пунктах также были отловлены бурозубки расы Białowieża (*gr*, *hn*, *ik*, *mp*). Одна из особей (п. Хвоенск) была гибридом двух рас - в кариотипе были диагностические хромосомы рас Киев и Białowieża (*gm*, *hn*, *ik*). Две бурозубки характеризовались полностью акроцентрическим кариотипом и, вероятно, такой кариотип мог сохраниться со времен обитания в этих местах автохтонной акроцентрической расы. Представители расы Białowieża были также отловлены нами в 200 км и 400 км западнее от р. Птичь, в окр. гг. Ганцевичи и Гродно, они были гетеро-

Чтобы определить северную границу ареала хромосомной расы Киев, описать возможные зоны контакта расы Киев с другими расами и характер полиморфизма этих рас, мы исследовали кариотипы бурозубок в междуречье Припяти и Днепра (Беларусь). Результаты представлены в данном сообщении.

стандартной методике из клеток костного мозга и селезенки. Идентификацию хромосом проводили по рисунку G-окраски (с использованием трипсина) в соответствии с международной номенклатурой хромосом этого вида [11].

зиготами по соединениям *gr* и *mp*.

Среди бурозубок, отловленных в д. Вялье (Брагинский р-н Гомельской обл.), были обнаружены кариотипы и хромосомной расы Киев (*hi*, *ko*), и расы Нерусса (*go*, *hi*, *kr*, *mn*, *pq*). Одна особь в д. Вялье оказалась гибридом с диагностическими метацентриками *hi*, *ko* и *mn*. У двух особей было отмечено только одно соединение, *hi*, характерное для обеих выявленных в этом месте рас.

Четыре бурозубки из Добруша (Гомельская обл., правый б. р. Ипуть; были отнесены к расе Нерусса. Диагностические плечи *g* и *o* у них были представлены, преимущественно, акроцентриками; отмечен также полиморфизм по соединениям *hi*, *kr* и *mn*, а диагностического метацентрика *pq* не было обнаружено.

Исходя из полученных данных, северо-западный участок ареала расы Киев располагается по левобережью р. Припять вблизи впадения р. Птичь, а северный участок ареала расы Киев между реками Птичь и Березина (включая пункты г. Мозырь, д. Озаричи, г. Светлогорск и г. Бобруйск). Восточный участок ареала расы Киев на территории Беларуси, по-видимому, проходит по руслу реки Днепр. Таким образом, раса Киев широко распространена на юге Беларуси и занимает территорию в 150 км с юга на север и шириной около 80 км с запада на восток. На северо-западе своего ареала хромосомная раса Киев граничит с расой Беловежа, и в 2 изученных нами пунктах по правобережью р. Птичь эти расы контактируют и вступают в гибридизацию.

Граница между расами Киев и Нерусса на территории Украины проходит вдоль бассейна Днепра [9]. По нашим новым данным, расы Киев и Нерусса контактируют и вступают в гибри-

дизацию на правобережье Днепра в окр. Брагино (д. Вялье). По-видимому, зона контакта между хромосомными расами Киев и Нерусса и в северной части их ареала проходит по руслу реки Днепр, по крайней мере, до г. Могилева. С севера в этот район, как известно, проникает раса Западная Двина (с диагностическими метацентриками *gm*, *hk* и *ip*) [3].

Две бурозубки с одним диагностическим метацентриком *hi* были ранее обнаружены в окр. западнее в г. Бобруйска и выделены в отдельную расу Бобруйск [9]. Согласно нашим новым данным, бурозубки с одним диагностическим метацентриком *hi* не формируют отдельной популяции, а встречаются в полиморфных популяциях п. Октябрьский, п. Туров и д. Вялье. Следовательно, эти кариотипы представляют собой вариант полиморфной расы Киев, а в смешанной популяции рас Киев и Нерусса из Брагинского района их происхождение не может быть идентифицировано однозначно.

Как известно, севернее г. Березино обитает полиморфная раса Борисов с диагностическими хромосомами *gm*, *hk*, *no* и *qr*. Эта полиморфная раса отличается от родственной расы Западная Двина (*gm*, *hk*, *ip*, *no*, *qr*) фиксированным акроцентрическим вариантом плеч *i* и *p*, а также полиморфизмом остальных диагностических соединений [3, 10]. В популяциях расы Борисов показано снижение частот диагностических метацентриков расы Западная Двина на протяжении 100 км с юго-западным направлением (от п. Смоляны до г. Березино). Подобная клинальная изменчивость указывает на гибридное происхождение полиморфных популяций расы Борисов. Мы предположили, что в позднем Плейстоцене (до Валдайского оледенения, 10-15 тыс. л.н.) на территории Беларуси обитала раса с акроцентрическими диагностическими хромосомами. При отступлении ледника популяции расы Западная Двина из рефугиумов расположенных на южной границе Валдайского оледенения мигрировали в южном направлении и вступили в контакт с «acroцентрическими» популяциями, и в результате сформировалась гибридная раса Борисов [3]. Также мы предположили, что полиморфизм популяций других хромосомных рас Лепель, Киев и Białowieża в бассейне Днепра также является следствием распространения диагностических метацентриков этих рас в «acroцентрических» популяциях во времена после плейстоценового периода [10].

Новые данные о распространении и полиморфизме диагностических хромосом рас Киев, Нерусса и Białowieża свидетельствуют в пользу

этой гипотезы. При сопоставлении выборок расы Киев из Украины [9] и южной и юго-восточной Беларуси прослеживается снижение частоты всех диагностических метацентриков в северном направлении. Бурозубки расы Киев на территории западной Украины были полиморфными только по соединениям *gm* и *ko* (преобладали метацентрические варианты), а метацентриком *hi* был мономорфным [9].

Для большинства популяций хромосомной расы Нерусса, распространенной на юге России и на территории восточной Украины, характерен полностью метацентрический кариотип [4, 5]. В северной популяции Украины (Боярка) и западной популяции РФ (Новозыбков - правый б. Ипути, 60 км восточнее Добруша) обнаружен полиморфизм по соединениям *go*, *kr* и *pq* [4, 9], а на западном участке ареала этой расы в окр. п. Добруш и д. Вялье, по нашим данным, частота метацентриков *go* и *pq* крайне низка.

Европейская раса Białowieża распространена в восточной Польше, где метацентрики мономорфны, а полиморфизм затрагивает только соединения *gr* и *mp* [6, 14]. Представители расы Białowieża, обнаруженные нами в окр. гг. Ганцевичи и Гродно, гетерозиготны по соединениям *gr* и *mp*. Особи из окр. пп. Хвоенск и Октябрьского полиморфны по соединениям *hn* и *ik*, а хромосомы *g*, *r*, *m*, *p* у них представлены акроцентриками.

Таким образом, в междуречье Днепра и Припяти прослеживается распространение диагностических метацентриков хромосомных рас Киев (с юга), Нерусса (с востока), Białowieża (с запада) и севернее этих мест в районе гг. Орша и Могилев – расы Западная Двина (с севера). При этом частота всех диагностических метацентриков расы Западная Двина снижается по направлению с севера от г. Смоленска, п. Дуброво, п. Смоляны до г. Березино. Аналогичные процессы наблюдаются для расы Киев на территории Украины до реки Припять и далее, вероятно, до гг. Бобруйска, Березина. Для расы Białowieża от п. Ганцевичи на восток до п. Октябрьский на реки Птичь. Для расы Нерусса от мест восточнее Новозыбкова на запад до Днепра в районе Речицы. Эти данные позволили нам определить, возможное, современное распространение обыкновенных бурозубок с акроцентрической формой кариотипа на территории юго-восточной части Беларуси. На северном участке это район южнее г. Березино до г. Светлогорска (200 км) и на южном участке это район на широте от п. Речица до п. Туров (100 км).

Выводы

1. Высказаны предположения о возможных путях миграции четырех хромосомных рас *Sorex araneus* с других территорий на территорию Беларуси: первый путь миграции это распространение на юг расы Западная Двина из северной части ее ареала на Валдайской возвышенности, второй путь – это продвижение расы Нерусса с территории РФ на запад, третий путь – миграция расы Киев с территории Украины на север и четвертый путь – распространение расы Białowieża с территории Польши на восток.

2. Показано, что хромосомный полиморфизм обыкновенной бурозубки в междуречье

Днепра и Припяти может быть обусловлен распространением диагностических метацентриков рас Западная Двина, Нерусса, Киев и расы Białowieża в автохтонных популяциях *Sorex araneus* с акроцентрическим кариотипом, обитающих на данной территории в конце Плейстоцена и в начале Голоцена.

3. Определены примерные границы современного распространения особей *Sorex araneus* с акроцентрическим кариотипом. Такие особи в прошлом, по-видимому, представляли самостоятельную автохтонную популяцию на территории Беларуси.

Литература

1. Baker R.J., Hamilton M.J., Van Der Bussche R.A., et al. Small mammals from the most radioactive sites near the Chernobyl nuclear power plant // J. Mammalogy. – 1996. – Vol. 77. – P. 155-170.
2. Борисов Ю.М., Ковалева А.А., Спрингер А.М. и др. Гибридное происхождение хромосомного полиморфизма популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) в бассейне Днепра // Докл РАН. – 2009. – Т. 429, №4. – С. 561-564.
3. Borisov Yu.M., Cherepanova E.V., Orlov V.N. A wide hybrid zone of chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia), between the Dnieper and Berezina Rivers (Belarus) // Compar. Cytogenet. – 2010. – Vol. 3, №2. – P. 195-201.
4. Bulatova N.Sh., Searle J.B., Bystrakova N., Nadjafova R., Shchipanov N., Orlov V. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriol. – 2000. – Vol. 45, Suppl. 1. – P. 33-46.
5. Bystrakova N., Bulatova N., Kovalskaya Y., et al. Geographical limits of chromosome races of common shrew *Sorex araneus* L. in the Middle Volga (east European Russia) // Mammalia. – 2003. – Vol. 67, №2. – P. 187-193.
6. Fredga K., Nawrin J. Karyotype variability in *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) // Chromosomes today. – 1977. – Vol. 6. – P. 153-161.
7. Hausser J., Fedyk S., Fredga K., Searl J.B., Volobouev V., Wójcik J.M., Zima J. Definition and nomenclature of the chromosome races of *Sorex araneus* // Folia Zool. – 1994. – Vol. 43, Suppl. 1. – P. 1-9.
8. Mishta A.V. A karyological study of the common shrew, *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae), in Ukraine: First results // Folia Zool. – 1994. – Vol. 43, Suppl. 1. – P. 37-42.
9. Mishta A.V., Searle J.B., Wójcik J.M. Karyotypic variation of the common shrew *Sorex araneus* in Belarus, Estonia, Latvia, Lithuania and Ukraine // Acta Theriol. – 2000. – Vol. 45, Suppl. 1. – P. 47-58.
10. Орлов В.Н., Борисов Ю.М. Филогенетические связи обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Insectivora) Белоруссии по кариологическим данным // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88, №12. – С. 1506-1514.
11. Searle J.B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V.T. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Mém. Soc. Vaud. Sci. Nat. – 1991. – Vol. 19. – P. 13-22.
12. Wójcik J.M., Ratkiewicz M., Searle J.B. Evolution of the common shrew *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects / Gliwicz J. (ed.) Theriology at the Turn of a New Century // Acta Theriol. – 2002. – Vol. 47, Suppl. 1. – P. 139-167.
13. Wójcik J.M. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in Poland: a model of karyotype evolution // Acta Theriol. – 1993. – Vol. 38. – P. 315-338.
14. Wójcik J.M., Wójcik A.M., Zalewska H. Chromosome and allozyme variation of the common shrew, *Sorex araneus*, in different habitats / Fredga K., Searl J.B. (ed.) Evolution in the *Sorex araneus* Group. Cytogenetic and Molecular aspects / Proc of the ISAACC's 5th Intern Meeting. Hereditas. Offprint. – 1996. – Vol. 125. – P. 183-189.
15. Zima J., Slivková L., Tomášková L. New data on karyotypic variation in the common shrew, *Sorex araneus*, from the Czech Republic: an extension of the range of the Laska race // Mammalia. – 2003. – Vol. 68, №2. – P. 209-215.

**KRYSHCHUK I.A.², CHEREPANOVA E.V.¹, GAIDUCHENKO E.S.², ZADYRA S.V.³
LEVENKOVA E.S.¹, BAKHAREV V.A.², BORISOV YU.M.¹**

¹*Institute of Ecology and Evolution. AN Severtsov, Russian Academy of Sciences
Russia, 119071, Moscow, Leninsky Prospect, 33, e-mail: boris@sevin.ru*

²*Mozyr State Pedagogical University. I.P.Shamyakina
Belarus, 247760, Mozyr st. Student, 28*

³*Kiev National University. Taras Shevchenko, Centre "Institute of Biology"
Ukraine, 03187, Kiev, Vladimirska str, 64*

KARYOTYPIC RACE KIEV IN THE RIGHT DNEIPER BASIN (BELARUS): POLYMORPHISM AND CONTACT WITH OTHER RACES OF *SOEX ARANEUS*

Aims. To describe the of chromosomal polymorphism of karyotypic race Kiev and its contact zones with other races karyological analysis of common shrews in the right Dnieper basin (Belarus) was carried out.

Methods. Chromosomes of common shrews collected in 11 points were identified by the G-pattern. **Results.** The northeastern part of the Kiev race area is located between rivers Pripyat and Berezina. Along the river Ptich race Kiev borders and contacts with race Bialowieza and in Bragino vic. – with race Neroosa. The frequency of diagnostic metacentrics in the studied populations of races Kiev, Bialowieza, and Neroosa was lower than in populations of the same races in the main parts of their ranges. **Conclusions.** Probably, the observed polymorphism in populations in the right Dnieper basin is resulted by a spread of the diagnostic chromosomes of the Kiev, Bialowieza, and Neroosa races in populations with acrocentric karyotype which lived in this territory in the Pleistocene.

Key words: karyotypic races, *Sorex araneus*, Rb fusions, polymorphism.

ЛЕВИТЕС Е.В., КИРИКОВИЧ С.С.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук
Россия, 630090, г. Новосибирск, пр-кт Лаврентьева, 10, e-mail: levites@bionet.nsc.ru

МЕНДЕЛЕВСКОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ В ПОЛОВЫХ ПОТОМСТВАХ

Проявление открытых Г. Менделем законов наследования обеспечивается двумя комбинаторными процессами, первый из которых заключается в уменьшении числа наследственных факторов при образовании половых клеток (гамет), а второй – в объединении наследственных факторов при случайной встрече мужских и женских гамет [1]. Уменьшение числа наследственных факторов, происходящее благодаря уменьшению числа хромосом в ходе мейоза, осуществляется случайным равновероятным образом, который можно обозначить как мейотический комбинаторный процесс. Второй комбинаторный процесс, обеспечиваемый случайной встречей гамет, можно обозначить как презиготический.

Мейотический комбинаторный процесс имеет место и при агамоспермном (апомиктическом, субполовом) способе семенной репродукции растений, осуществляемом без объединения геномов гамет. Развивающееся из яйцеклеток агамоспермное потомство полиморфно, если материнское растение было гетерозиготно по генам, контролирующим маркерные признаки [2, 3].

Однако обнаружение полиморфизма в агамоспермных потомствах, образующихся из соматических клеток путем митотической агамоспермии [4], позволило сделать вывод о су-

ществовании еще одного комбинаторного процесса, не связанного с изменением числа хромосом в клетке. Была предложена гипотеза, заключающаяся в том, что этот комбинаторный процесс обеспечивается политением хромосом в клетках материнского растения и случайной, равновероятной потерей (диминуцией) избытка хроматина клеткой, вступившей в эмбриогенез [5].

Известно, что политения возможна не только в соматических клетках, но и в различных клетках зародышевого мешка [6–8]. Более того, было показано, что соотношение фенотипических классов в агамоспермных потомствах может определяться уровнем политении, возникающей в зрелой яйцеклетке при отсутствии опыления и перед её вступлением в эмбриогенез [9]. Вступление таких яйцеклеток в эмбриогенез сопряжено с диминуцией (потерей) избытка хроматина, которая происходит случайным равновероятным образом, т.е. комбинаторным путем. Этот комбинаторный процесс, обеспечиваемый как наличием множества копий хроматид (или отдельных участков хроматид), так и перекрестом, между хромосомами, был обозначен нами как *постмейотический апозиготический* [9]. Соотношение фенотипов в агамоспермном потомстве представляет в данном случае результат суммирования двух комбинатор-