

УДК 599.324.4

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ СТАТУСЕ НАСТОЯЩИХ ЛЕММИНГОВ (RODENTIA, CRICETIDAE, *LEMMUS*) ИЗ КОЛЫМСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

© 1999 г. Ф. Б. Чернявский¹, И. В. Картавецца²

¹ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685010

² Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022

Поступила в редакцию 11.08.98 г.

Проанализированы новые данные по морфологии и кариологии популяции рода *Lemmus* из Колымской низменности и описан кариотип гибридного самца, полученного от скрещивания самки из низовьев левобережья Колымы и самца из окрестностей г. Анадырь. Сделан вывод о том, что Колымскую низменность населяет *Lemmus sibiricus* Kerr, 1792. Подтверждено, что Колыма и горные поднятия ее правобережья являются границей между ареалом упомянутого вида и областью распространения *L. trimucronatus* Richardson, 1825 (= *L. chrysogaster* J. Allen, 1903).

Исследования последних лет показали, что уровень морфологической и цитогенетической изменчивости настоящих леммингов (род *Lemmus*) оказался значительно более высоким, чем это предполагалось ранее (Гилева и др., 1984; Покровский и др., 1984; Чернявский, 1984; Чепраков, 1984; Абрамсон, 1986). В частности, было установлено, что тундровая популяция *Lemmus*, населяющая северо-восток Сибири к востоку от р. Колыма, существенно отличается от обитающих западнее *L. sibiricus* и идентична северо-американским *L. trimucronatus* (Чернявский и др., 1993). При этом таксономический статус пограничной популяции леммингов из Колымской низменности оставался не вполне ясным (Чернявский, 1967; Jarrel, Fredga, 1993). В настоящее время отсюда нами получены новые морфологические и кариологические материалы, анализу которых и посвящена данная работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Была исследована серия представителей рода *Lemmus* (15 тушек и 40 черепов взрослых особей), собранная нами в июле 1995 г. в Колымской низменности (низовья р. Большая Чукочьа, 70° с.ш., 159° в.д.). Этот материал мы сравнили с обширными коллекционными сборами из соседних регионов, хранящимися в фондах Института биологических проблем Севера (Магадан), Зоологического института РАН (С.-Петербург), Зоологического музея МГУ и Музея Университета штата Аляска (Фербенкс). Проанализированы традиционные морфологические признаки – размеры и пропорции черепа и окраска шкурок зверьков в летнем наряде. В серии отбирали только неповрежденные черепа взрослых зверьков с хорошо разви-

тым межглазничным гребнем. Поскольку ранее было установлено, что половой диморфизм в размерах черепа у леммингов отсутствует (Sidorowicz, 1960), материал не разделен на половые группы. С каждого черепа были взяты следующие измерения: 1) кондилобазальная длина (от наиболее выдающейся вперед части верхнечелюстной кости до наиболее выступающей назад точки затылочных мыщелков); 2) основная длина (от наиболее выдающейся вперед части верхнечелюстной кости до нижнего края затылочного отверстия); 3) длина диастемы (от заднего края альвеолы верхнего резца до основания первого верхнего моляра); 4) затылочная ширина (между наиболее выступающими в стороны частями затылочной кости); 5) скуловая ширина (между наружными сторонами наиболее удаленных от черепа краев скуловых дуг); 6) ширина межглазничного сужения (наиболее узкое расстояние между глазницами); 7) высота черепа в области барабанных камер (от наиболее выпуклой точки барабанных камер до переднего края межтеменной кости); 8) высота черепа в области небной кости (между задним концом небного отверстия и границей между носовыми и небными костями); 9) высота мозговой части черепа (от границы между основной затылочной и основной клиновидной костями до переднего края теменной кости); 10) длина верхнего зубного ряда и 11) длина нижнего зубного ряда (по альвеолам верхних зубов). Результаты измерений обработаны методами стандартной статистики. Для характеристики географической изменчивости относительных размеров черепа вычислено 3 индекса – отношения затылочной ширины, скуловой ширины и ширины межглазничного сужения к кондилобазальной длине (таблица).

Краниометрическая характеристика материковых популяций настоящих леммингов (род *Lemmus*) в восточном секторе Арктики

Признак	Северный Таймыр <i>n</i> = 20	Колымская низменность <i>n</i> = 40	Северная Чукотка <i>n</i> = 30	Северная Аляска <i>n</i> = 31
1	28.2–34.0 31.8 ± 0.35	29.2–33.9 31.2 ± 0.19	29.5–34.6 32.4 ± 0.23	27.0–33.2 29.2 ± 0.35
2	27.0–32.9 30.5 ± 0.35	28.4–32.8 30.1 ± 0.19	28.1–32.1 31.0 ± 0.22	25.1–32.4 28.1 ± 0.36
3	8.0–10.7 9.8 ± 0.16	8.7–12.0 9.9 ± 0.10	9.3–11.6 10.5 ± 0.10	8.0–11.5 9.7 ± 0.16
4	15.1–17.4 16.3 ± 0.14	14.0–18.1 16.0 ± 0.10	14.8–17.3 15.7 ± 0.11	13.1–16.2 14.7 ± 0.14
5	18.6–22.8 21.3 ± 0.25	19.6–23.2 21.2 ± 0.13	20.0–23.3 21.7 ± 0.15	17.0–22.4 19.2 ± 0.22
6	3.8–4.2 3.9 ± 0.02	3.5–4.5 3.9 ± 0.03	3.2–4.1 3.6 ± 0.04	3.2–4.3 3.9 ± 0.04
7	9.6–10.8 10.2 ± 0.06	10.1–11.5 10.7 ± 0.05	9.7–11.4 10.3 ± 0.04	9.7–11.7 10.4 ± 0.09
8	6.9–9.3 8.3 ± 0.14	7.5–9.3 8.2 ± 0.05	7.8–9.8 8.8 ± 0.09	6.7–9.0 7.7 ± 0.12
9	8.0–9.6 8.5 ± 0.09	8.0–9.8 8.7 ± 0.06	7.6–9.6 8.6 ± 0.09	7.4–9.3 8.4 ± 0.09
10	7.8–9.0 8.5 ± 0.07	7.5–9.2 8.3 ± 0.06	8.0–9.1 8.5 ± 0.05	7.3–9.8 8.4 ± 0.09
11	7.2–8.5 7.5 ± 0.08	7.6–9.1 8.1 ± 0.05	7.1–9.1 7.9 ± 0.09	7.3–9.8 8.4 ± 0.11
4/1	47.9–54.0 50.9	47.5–56.7 51.9	46.6–51.9 48.7	45.5–53.6 50.1
5/1	65.0–71.1 67.2	65.3–73.4 68.0	61.6–72.6 67.0	61.4–70.5 66.3
6/1	11.4–14.5 12.4	10.9–14.6 12.6	10.0–12.9 11.5	9.8–14.0 12.2

Примечание. Номера признаков соответствуют таковым в разделе "Материал и методика". Для каждого признака верхняя строка – пределы изменчивости, нижняя – средняя и ее ошибка. Единицы измерения – миллиметры, %.

Были изучены также кариотипы 4 самцов *Lemmus* из Колымской низменности (низовья р. Большая Чукочьа) и кариотип гибридного самца, полученного от скрещивания самки настоящего лемминга из упомянутого района и самца из окрестностей г. Анадырь (Восточная Чукотка). Препараты метафазных хромосом готовили по общепринятой методике из клеток костного мозга бедренной кости. Дифференциальное G-окрашивание хромосом проводили по методике Сибрайта (Seabright, 1971) на 5-й день, С-окрашивание – по Самнеру (Sumner, 1972) на 10-й–14-й день после приготовления препаратов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предыдущими исследованиями было показано, что северные островные популяции настоящих леммингов в восточном секторе Арктики (Новосибирские о-ва, о-в Врангеля) отличаются крупными размерами черепа, более широко развитыми в стороны скуловыми дугами и относительно более широкой затылочной частью, тогда как популяции из весьма протяженной в широтном направлении полосы материковых тундр образуют сравнительно гомогенную группу средних размеров (Sidorowicz, 1960; Кривошеев, Россолимо, 1966; Чернявский, 1967; 1984). Также было отмечено, что по признакам окраски

летнего меха чукотские *Lemmus* заметно отличаются от врангелевских и индигиро-колымских и сходны с аляскинскими (Allen, 1903; Огнев, 1948; Кривошеев, Россолимо, 1966; Чернявский, 1984).

Результаты наших измерений серии черепов настоящих леммингов из левобережья Колымы в сравнении с соседними материковыми популяциями *Lemmus* представлены в таблице. Как видно из этих данных, по величине абсолютных значений краниометрических признаков лемминги колымской популяции в сущности идентичны таймырским (одной из наиболее крупных палеарктических популяций) и лишь немногим уступают показателям чукотской популяции. Абсолютные размеры черепа североаляскинской популяции *Lemmus* (полоса тундр, расположенная севернее хребта Брукса), по нашим данным, имеют несколько меньшие значения по сравнению с таковыми чукотской. Сравнение пропорций черепа по трем индексам (таблица) свидетельствует о том, что относительные размеры затылочной части, скуловой ширины и межглазничного промежутка у таймырской и колымской популяций настоящих леммингов превосходят таковые у чукотской и аляскинской. Заметим, что упомянутые показатели сближают восточно-сибирские материковые популяции *Lemmus* с островными – новосибирской и врангелевской (Чернявский, 1984) и отличаются от таковых из Чукотки и Аляски.

Летняя окраска шкурок *Lemmus* из Колымской низменности оказалась весьма однородной. Общий тон окраски спины желтовато-буро-коричневый. Черная продольная полоска вдоль хребта, тянущаяся от кончика носа до огузка, хорошо выражена. В области хвоста – небольшое черное пятно. Бока желтовато-серые, у перезимовавших особей четко отграниченные от спины. Брюхо светло-серое, без желтых тонов. В области щек хорошо заметно пятнышко ржаво-желтого или ярко-желтого цвета. Такой же тип окраски свойствен остальным материковым популяциям настоящих леммингов, обитающим в пределах тундровой зоны Палеарктики от побережья Белого моря на западе до низовьев Колымы на востоке (Кривошеев, Россолимо, 1966; Чернявский, 1972). Существенно по иному окрашены лемминги, населяющие крайний северо-восток Сибири, Аляску и Северную Канаду. Главная особенность – довольно яркий желтовато-ржавый цвет брюха и боков. Передняя часть спины буровато-серая с небольшим желтым налетом, задняя часть – красновато-коричневая с примесью ржавых тонов. Черная полоска вдоль хребта и черное пятно на огулке отсутствуют.

Таким образом, эти данные подтверждают высказанное ранее предположение (Кривошеев, Россолимо, 1966; Чернявский, 1967, 1972), что именно Колыма является четкой границей между

двумя морфологически хорошо различающимися крупными географическими популяциями *Lemmus* – западной, распространенной от Белого моря до Колымы (включая острова Полярного бассейна), и восточной, населяющей тундры Чукотки, Аляски и Канады.

Кариологические исследования и гибридологические эксперименты внесли много нового в изучение таксономического состава настоящих леммингов рода *Lemmus*. В частности, было установлено, что палеарктические норвежские (*L. lemmus*), сибирские (*L. sibiricus*), амурские (*L. amurensis*) лемминги имеют в диплоидном наборе 50 акроцентрических хромосом ($2n = NF = 50$), тогда как в хромосомных наборах чукотских и аляскинских представителей рода, помимо 46 акроцентрических хромосом, имеется одна или две субтелоцентрические аутосомные пары – $2n = 50$, $NF = 52-54$ (R.L. Rausch, V.R. Rausch, 1975; Быкова, 1977; Гилева и др., 1984; Чернявский и др., 1980, 1993). Скрещивание палеарктических сибирских леммингов, распространенных на запад от Колымы, с особями чукотской популяции показало значительный уровень репродуктивной изоляции между ними (Покровский и др., 1984). Комплекс полученных сведений позволил сделать заключение о существовании отдельного амфиберингийского вида настоящих леммингов, населяющего тундровую зону Чукотки, Аляски и Северной Канады, который в соответствии с правилом приоритета следует называть *L. trimucronatus* Richardson, 1825 (Чернявский и др., 1993).

Во всех изученных нами кариотипах настоящих леммингов из Колымской низменности диплоидный набор состоит из 50 акроцентрических хромосом ($2n = NF = 50$; рис. 1а). Половые хромосомы гетероморфны. X-хромосома крупный акроцентрик, равный примерно третьей паре аутосом, Y-хромосома – средних размеров акроцентрик, равный примерно половине длины X-хромосомы.

Анализ C-окрашенных хромосом свидетельствует о том, что большинство аутосом, за исключением пяти пар, имеют яркие прицентромерные блоки (рис. 2а). Самые крупные пары (1-я и 2-я) не имеют C-блоков, пары 3-я, 6-я и 7-я несут слабые гетерохроматиновые блоки в прицентромерном районе. Окрашивание на структурный гетерохроматин позволяет четко идентифицировать Y-хромосому, которая равномерно окрашена по всей длине. X-хромосома имеет слабо окрашенный гетерохроматиновый блок в прицентромерном районе.

G-окрашивание показало, что многие пары хромосом настоящих леммингов из Колымской низменности имеют специфический рисунок, позволяющий провести их попарную идентификацию (рис. 2б). Исключение составляют три пары хромосом (15, 20 и 23-я), имеющие сходный рисунок



Рис. 1. Кариотипы самца *Lemmus* из Колымской низменности (а) и гибридного самца F1 (б).

и характеризующиеся темными G-блоками в прицентромерном и теломерном районах с крупным светлым блоком между ними. X-хромосома имеет два ярких блока G-полос в теломерном районе и один слабоокрашенный интерстециальный в проксимальном положении. Y-хромосома диффузно окрашена по всей длине.

Диплоидный набор гибридного самца (от самки из Колымской низменности и самца из Восточной Чукотки) имеет 51 хромосому, 50 хромосом основного набора и одну добавочную микрохромосому ($(2n = 50 + 1B)$), *NF* основного набора равно 52 (рис. 1, 3). В кариотипе представлено две гетероморфные пары аутосом (1-я и 3-я), состоящие из субтело-(St) и акроцентриков (A). Кроме того, имеются 5 или 6 хромосом с небольшими

короткими плечами, которые мы склонны относить к группе акроцентриков. X-хромосома акроцентрическая и равна 3-й паре аутосом. Y-хромосома значительно крупнее таковой у леммингов из Колымской низменности и равна примерно 4/5 длины X-хромосомы (рис. 1б). Дополнительный элемент представлен микрохромосомой и обнаружен во всех исследованных метафазных пластинках (рис. 1б; рис. 3 а, б).

При C-окрашивании выявлены четыре пары гетероморфных хромосом по наличию C-блоков в прицентромерном районе — 3-я, 4-я, 5-я и 9-я (рис. 3а). Наибольший интерес представляют гетероморфные пары. Если 1-я пара гетерохроматиновых блоков не имеет, то 3-я пара гетероморфна по размерам хромосом и характеру C-ок-

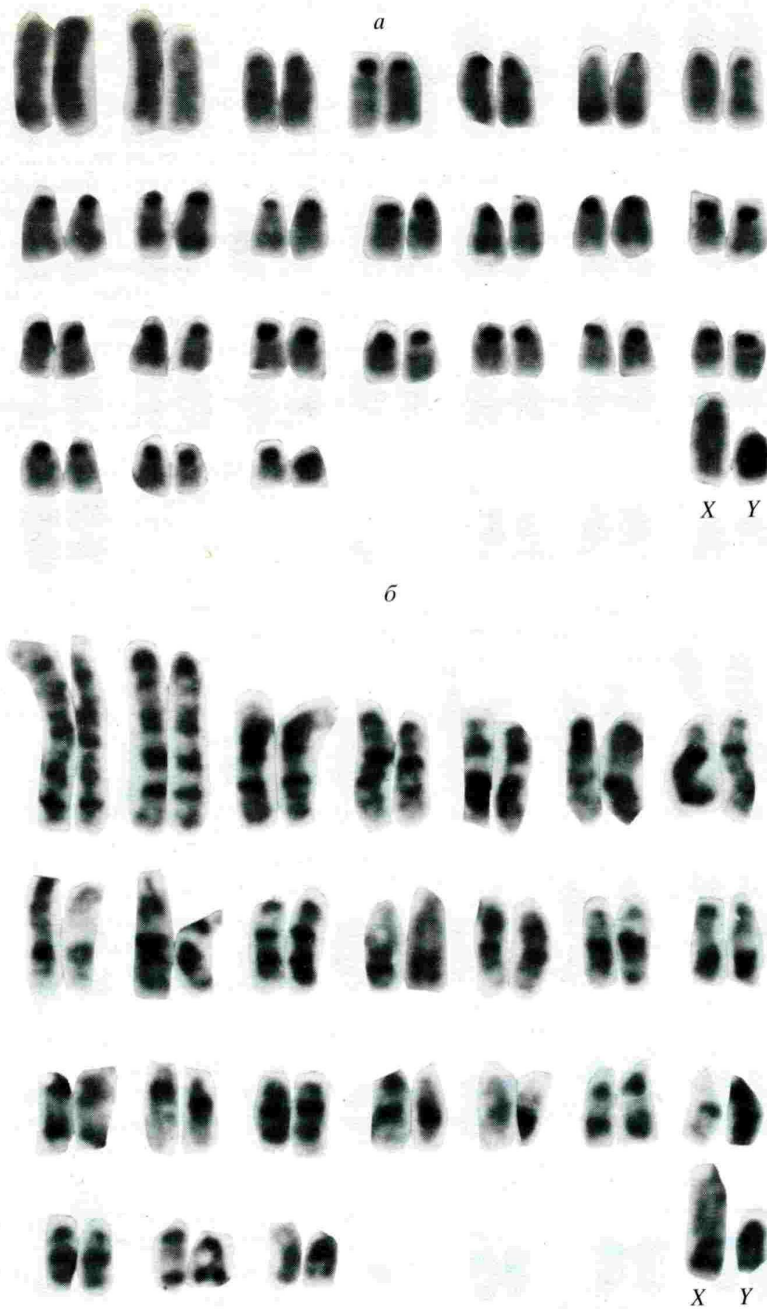


Рис. 2. Кариотип самца *Lemmus* из Колымской низменности: *a* – С-окраска, *б* – G-окраска.

рашивания, где акроцентрик не имеет С-блоков, а субтелоцентрик несет крупный С-блок только в прицентромерном районе. X-хромосома имеет слабоокрашенный гетерохроматиновый С-блок в проксимальном участке. Y-хромосома равномерно окрашена по всей длине. Центральная часть

B-хромосомы имеет С-положительную окраску, поэтому можно предположить, что она представлена очень мелким метацентрическим элементом.

Дифференциальное окрашивание позволило интерпретировать гетероморфизм 1-й и 3-й пар

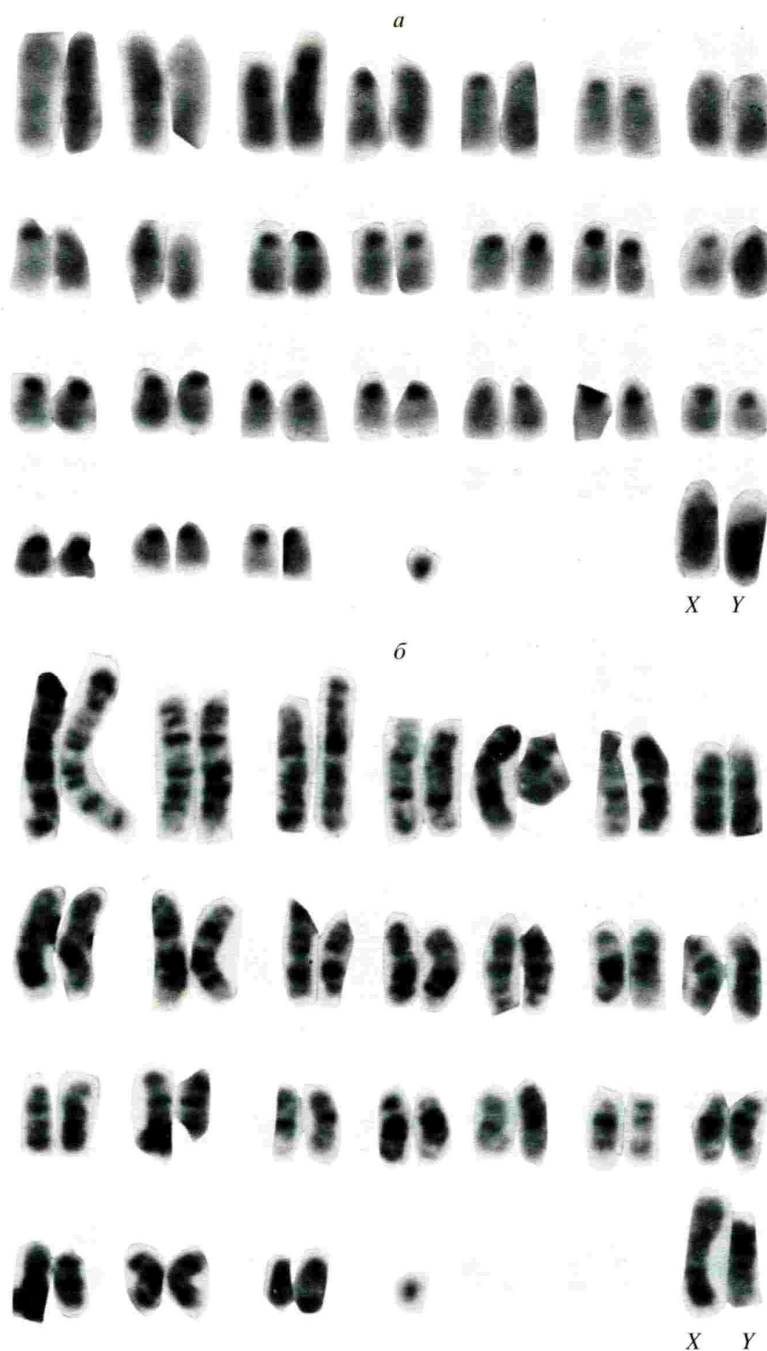


Рис. 3. Кариотип гибридного самца *Lemmus F1*: а – С-окраска, б – G-окраска.

хромосом. Так, 1-я пара (St/A) хромосом гибридной особи отличается наличием короткого плеча у субтелоцентрической хромосомы, не имеющего четкой сегментации. Хромосомы 3-й пары (St/A) отличаются не только по размерам, морфологии,

но и рисунку G-полос (рис. 3б). В остальных парах аутосом значительных различий по этому рисунку не выявлено. X-хромосома имеет диффузную окраску более темную в теломерном районе. Y-хромосома также диффузно окрашена по вс

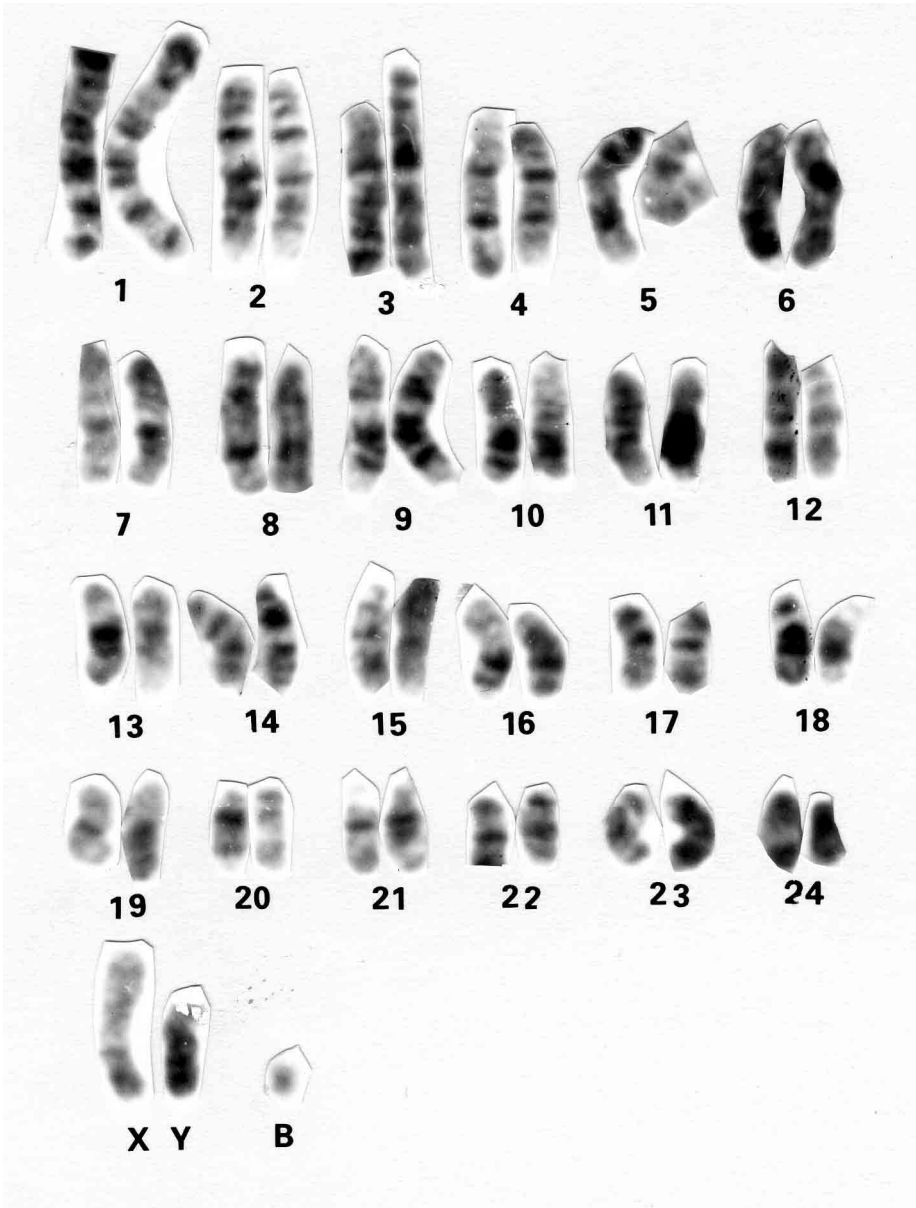


Fig 3.

длине с более плотным прокрашиванием в прицентромерном районе. В-хромосома более плотно окрашена в своей средней части.

Полученные результаты в отношении числа, морфологии и С-окраски хромосом настоящих леммингов из Колымской низменности согласуются с ранее известными кариологическими данными в отношении палеарктических сибирских леммингов (*L. sibiricus* Kerr, 1792), что позволяет говорить об отсутствии морфологической изменчивости хромосом и гетерохроматинового материала в пределах ареала данного вида. Окрашивание на структурный гетерохроматин гибридной особи допускает различие между колымскими и чукотскими леммингами по количеству и локализации гетерохроматина в 3-й паре аутосом.

Отметим, что кариотип "желтобрюхих" леммингов из окрестностей Анадыря несколько отличается от такового у популяции этого вида из Чаунской низменности, в кариотипе которой короткое плечо 3-й пары (St/A) С-положительно, а в длинном плече присутствует С-блок вблизи центромеры (Гилева и др., 1984). В кариотипе изученного нами гибридного самца короткое плечо субтелоцентрика 3-й пары полностью эухроматиновое, а прицентромерный блок невелик и отсутствует в длинном плече вблизи центромеры.

Дифференциальное окрашивание показало различие между колымскими и чукотскими леммингами по рисунку G-полос 3-й пары аутосом. Причиной этому могли служить перичентрическая инверсия и делеция-дупликация значительного количества как эухроматинового, так и гетерохроматинового материала.

Появление В-хромосомы у гибрида объяснить довольно сложно. Возможно, она была унаследована от кариологически нами не изученной родительской формы. По литературным данным случаи появления В-хромосом *de novo* у гибридов неизвестны, и хромосомы этого типа встречаются лишь в тех вариантах, когда один из родителей имел В-хромосому (Jones, Rees, 1982).

Итак, анализ новых морфологических и кариологических данных позволяет сделать вывод о том, что Колымскую низменность населяют лемминги, относящиеся к виду *L. sibiricus* Kerr, 1792. Подтверждено, что река Колыма и горные поднятия ее правобережья являются границей между ареалами хорошо различающихся между собой видов рода *Lemmus* — сибирским и *L. trimicronatus* Richardson, 1825 (= *L. chrysogaster* J. Allen, 1903), желтобрюхим или бурым леммингом. Последний вид населяет тундровую зону крайнего северо-востока Сибири, тундры Аляски, северную часть Канады, включая Баффинову Землю, и горы Британской Колумбии (Чернявский, 1984; Jarrel, Fredga, 1993).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы пользуются случаем выразить искреннюю признательность А.Н. Лазуткину и А.А. Цветковой за помощь в отлове, содержании и транспортировке живых леммингов, а также В.М. Малыгину за критический просмотр рукописи.

Работа выполнена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (№ 96-04-48241) и Программы "Биоразнообразие".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 1986. Морфотипическая изменчивость строния жевательной поверхности коренных зубов у палеарктических видов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 3. С. 416–425.
- Быкова Г.В., 1977. Хромосомный набор и систематическое положение сибирского лемминга // Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск. С. 39–40.
- Гилева Э.А., Кузнецова И.А., Чепраков М.И., 1984. Хромосомные наборы и систематика настоящих леммингов (*Lemmus*) // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 1. С. 105–114.
- Кривошеев В.Г., Россолимо О.Л., 1966. Внутривидовая изменчивость и систематика сибирского лемминга (*L. sibiricus* Kerr, 1792) Палеарктики // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 71. Вып. 1. С. 5–17.
- Огнев С.И., 1948. Звери СССР и прилегающих стран. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–559.
- Покровский А.В., Кузнецова И.А., Чепраков М.И., 1984. Гибринологические исследования репродуктивной изоляции палеарктических видов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 6. С. 904–911.
- Чепраков М.И., 1984. Краниометрические различия леммингов рода *Lemmus* Палеарктики // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 150. С. 118–123.
- Чернявский Ф.Б., 1964. Новые данные о географической изменчивости сибирского лемминга (*L. sibiricus* Kerr) в пределах Палеарктики // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 12. С. 1865–1867. — 1972. О характере географической изменчивости некоторых видов млекопитающих Северо-Восточной Сибири (климальная изменчивость и концепция подвида) // Журн. общ. биол. Т. 23. № 4. С. 437–449. — 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. С. 1–388.
- Чернявский Ф.Б., Абрамсон Н.И., Цветкова А.А., Анбиндер Е.М., Курешева Л.П., 1993. О систематике и зоогеографии настоящих леммингов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetidae) Берингии // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 8. С. 111–121.
- Чернявский Ф.Б., Кривошеев В.Г., Ревин Ю.В., Хворостянская И.В., Орлов В.А., 1980. О распространении, систематике и биологии амурского лемминга (*Lemmus amurensis*) // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 7. С. 1077–1084.

- Allen J.A., 1903. Report of the mammals collected in North-Eastern Siberia by the Jesup North Pacific Expedition with itinerary and field notes by N.G. Buxton // *Bul. Amer. Mus. Natur. Hist.* V. 19. P. 521–567.
- Jarrel G.H., Fredga A., 1993. How many kinds of lemmings? A taxonomic overview // *The Biology of Lemmings*. Linn. Soc. London. P. 45–57.
- Jones R.N., Rees H., 1982. *B Chromosomes*. L.; N.Y.: Acad. Press. P. 1–226.
- Rausch R.L., Rausch V.R., 1975. Taxonomy and zoogeography of *Lemmus* spp. (Rodentia: Arvicolinae), with notes on laboratory-reared lemmings // *Z. Säugetier.* Bd. 40. H. 1. S. 8–34.
- Seabright M.A., 1971. A rapid banding technique for human chromosomes // *Lancet*. V. 11. P. 971–972.
- Sidorowicz J., 1960. Problems of the morphology and zoogeography of representatives of the genus *Lemmus* Link, 1795 from Palearctic // *Acta theriol.* V. 4. № 5. P. 55–80.
- Sumner A.T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // *Exp. Cell. Res.* V. 75. P. 304–306.

ON SYSTEMATIC STATUS OF LEMMINGS (RODENTIA, CRICETIDAE, *LEMMUS*) FROM THE KOLYMA LOWLAND

F. B. Chernyavskii¹, I. V. Kartavtseva²

¹ *Institute of North Biological Problems, Far East Division of Russian Academy of Sciences, Magadan 685010, Russia*

² *Institute of Biology and Soil Science, Far East Division of Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia*

The new data on morphology and karyology of the *Lemmus* population from the Kolyma Lowland are presented. A female karyotype got from crossing of female from the lower Kolyma River (left bank) and male from the vicinity of the town of Anadyr are described. *Lemmus sibiricus* Kerr, 1792 was found to inhabit the Kolyma Lowland. The Kolyma River and the uplands on its right bank are boundaries between the investigated species and the range of *L. trimucronatus* Richardson, 1825 (= *L. chryogaster*, J. Allen, 1903).

