

УДК 599.323.4

© 1991 г.

Ю.М. КОВАЛЬСКАЯ, В.М. АНИСКИН, И.В. КАРТАВЦЕВА

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПО С-ГЕТЕРОХРОМАТИНУ
ВОСТОЧНОЙ ПОЛЕВКИ *MICROTUS FORTIS* (RODENTIA, CRICETIDAE)**

Исследованы дифференциально окрашенные по С- и G-методу кариотипы восточной полевки (2n-52) из Западного Забайкалья, северо-восточной Монголии и трех пунктов Приморского края. Показано, что рисунок G-исчерченности у всех исследованных полевок идентичен. Сравнение кариотипов, окрашенных по С-методу, выявило существенные различия по количеству и распределению гетерохроматиновых блоков у животных из разных частей ареала. Из всех изученных видов подсемейства *Microtinae* восточная полевка характеризуется наибольшим разнообразием географической изменчивости структурного гетерохроматина, которое включает вариабельность по размерам и числу центромерных блоков, по теломерным аутосомным блокам, а также изменчивость по С-гетерохроматину половых хромосом.

Несмотря на устойчивый интерес кариологов к полевым подсемейства *Microtinae*, цитогенетическое исследование этой группы грызунов далеко не завершено. Отчасти это можно объяснить тем, что полевки представлены в Старом и Новом Свете большим числом форм. Среди них немало широко распространенных политипических видов, полная цитогенетическая характеристика которых несомненно должна включать анализ многих выборок из разных частей ареала. К настоящему времени основные показатели кариотипа 2n и NF определены для большинства известных видов полевок, но лишь часть форм исследована с применением методов дифференциальной окраски хромосом. Между тем эти методы существенно расширяют возможности изучения изменчивости хромосом, позволяют выявить новые характеристики кариотипа и использовать их в популяционных и цитотаксономических исследованиях.

Восточная полевка *Microtus fortis* — политипический вид, распространенный на обширной территории в Монголии, Советском Союзе, Китае и Корее. В нашей стране расположена лишь северная периферия ареала, протянувшаяся от Байкала до Тихого океана. В литературе приведены сведения о кариотипе полевок этого вида из 30 пунктов Западного и Восточного Забайкалья, северной Монголии и Приморья. При обычной окраске хромосом кариотипы полевок из разных регионов не различаются между собой, диплоидное число стабильно равно 52 (Ковальская и др., 1988). В настоящей работе представлены результаты G- и С-окраски хромосом восточной полевки из пяти географических пунктов Забайкалья, Монголии и Приморья. Предварительные результаты исследования С-гетерохроматина у особей из отдельных популяций этого вида были опубликованы нами ранее (Анискин, 1990, Ковальская, Картавцева, 1990).

Материалом для кариологического исследования послужили следующие пять выборок восточной полевки: I — 2 ♂♂ и 2 ♀♀ третьего лабораторного поколения из виварной колонии, основателями которой была пара полевок из Западного Забайкалья (Бурятская АССР, Селенгинский р-н, окрестности с. Селендума), II — 1 ♂ и 2 ♀♀ первого и второго поколений из колонии, ведущей начало от трех

зверьков из Монгольской Народной Республики, Восточный аймак, вблизи сомона Наровлин, отроги хребта Эрэн-Даба. Остальные три выборки представлены животными, отловленными из природных популяций Приморского края, и их потомками первого лабораторного поколения: III – 2 ♂♂, 1 ♀ – Кавалеровский р-н, окрестности пос. Хрустальный, IV – 2 ♂♂, 2 ♀♀ – Спасский р-н, окрестности с. Гайворон, V – 2 ♂♂, 1 ♀ – Хасанский р-н, п-ов Гамов.

Хромосомные препараты были приготовлены из клеток костного мозга по общепринятым методикам.

Дифференциальное G-окрашивание хромосом проводили по методике, предложенной Раджабли и Крюковой (1973), окраску на выявление структурного гетерохроматина – по Самнеру (Sumner, 1972).

Это исследование было осуществлено благодаря любезной помощи глубокоуважаемых коллег, предоставивших в наше распоряжение полевки, основателей лабораторных колоний. Авторы искренне признательны Т.А. Зоренко и Т.Г. Аксеновой за пару полевок из Западного Забайкалья и В.М. Мальгину – за зверьков из Монгольской Народной Республики. Мы благодарны Е.Ю. Иваницкой и В.П. Кораблеву за содействие при отлове полевок в Приморском крае.

Кариологический анализ *M. fortis* показал, что диплоидное число у животных из всех пяти пунктов постоянно и равно 52. Хромосомный набор состоит из четырех пар мета- и субметацентриков, двух пар крупных субтелоцентриков, 18 пар акроцентриков и пары крупных аутосом, морфология которой различными авторами определяется неодинаково. Иногда эту пару относят к группе двуплечих хромосом и характеризуют как субтелоцентрическую (Анискин, 1990), тогда как в работах других авторов ее определяют как акроцентрическую и относят к группе одноплечих аутосом (Орлов и др., 1978, Раджабли и др., 1984, Ковальская и др., 1988). В связи с последним при сопоставлении литературных данных отмечены различия по числу плеч аутосом – 62 и 64. Мы подчеркиваем, что различия эти отражают лишь неодинаковую оценку морфологии одной и той же хромосомной пары, но не являются свидетельством ее изменчивости. X-хромосома у восточной полевки представлена крупным метацентриком с субмедиальным положением центромеры, Y-хромосома – наименьший одноплечий элемент набора (рис. 1, а).

Анализ G-исчерченности показал идентичный рисунок у особей из всех исследованных точек (рис. 1, б). Ранее были опубликованы результаты G-окраски кариотипов полевок этого вида из Читинской обл., окрестностей Соктуй-Милозана (Восточное Забайкалье) и окрестностей с. Раздольная Приморского края, причем также не установлено различий по рисунку поперечной исчерченности у животных из этих удаленных точек (Раджабли и др., 1984).

Результаты C-окрашивания кариотипов полевок из Западного Забайкалья, северо-восточной Монголии и Приморья показывают, что у этого вида существует географическая изменчивость по числу и локализации C-положительных блоков. Наименьшим количеством структурного гетерохроматина характеризуются полевки из Монголии, у которых крупный C-позитивный сегмент локализован лишь на теломерном участке одной пары акроцентриков средних размеров и Y-хромосоме, состоящей целиком из гетерохроматина (рис. 2, а).

Значительные различия в распределении структурного гетерохроматина отмечены у животных из Западного Забайкалья. Полевки из Бурятии характеризуются центромерными C-положительными блоками малых размеров у большинства элементов набора. Исключение составляют три пары двуплечих элементов – две пары метацентрических хромосом и пара крупных субтелоцентриков, у которых структурный гетерохроматин не выявляется. X-хромосома, в отличие от полевок из Монголии, несет хорошо выраженный блок в районе центромеры, Y-хромосома целиком C-позитивна (рис. 2, б).

Из исследованных популяций восточной полевки наибольшее количество гетерохроматина отмечено у животных из трех выборок Приморского края.

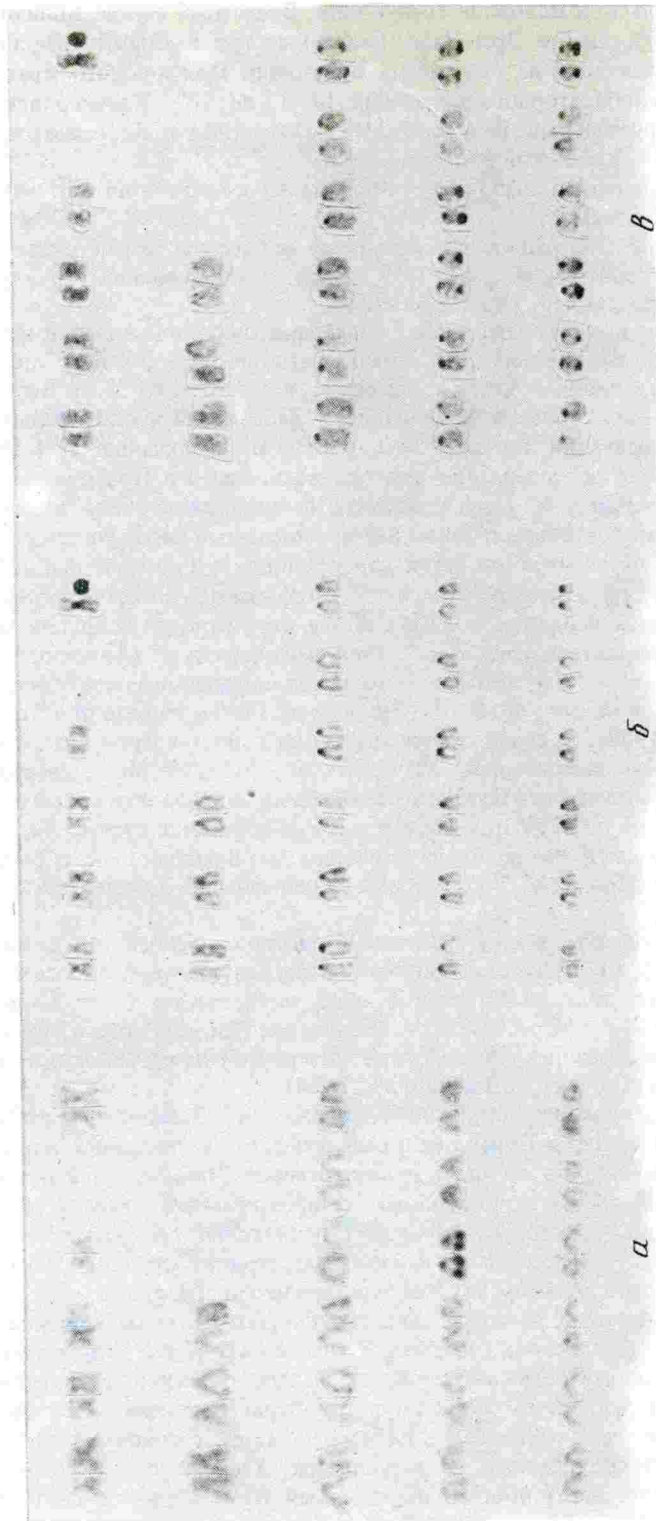


Рис. 2. С-окраска карิโอטיפов *Misgonyx fortis* из: а – Монголии (хребет Эрэн-Даб), самка; б – Западного Забайкалья, окрестностей с. Селендума, самец; в – Приморья, Спасского р-на, с. Гайворон, самец

Анализ дифференциально окрашенных хромосом показал, что у животных из этих районов локализация С-положительных блоков носит более сложный характер и совмещает в себе черты, присущие полевым из Монголии и Западного Забайкалья. Блоки структурного гетерохроматина присутствуют в центромерных районах всех акроцентрических хромосом, на семи из которых, кроме того, отмечена хорошо выраженная С-позитивная окраска в районе теломеры — три из них снабжены крупными теломерными С-блоками, сравнимыми по величине с теми, что обнаружены в кариотипах животных из МНР, а на остальных четырех парах блоки теломерного гетерохроматина невелики (рис. 2, в). Все двуплечие хромосомы у полевок из Приморья С-негативны, а гетерохромосомы сходны с таковыми из Забайкалья.

Отметим, что нами были исследованы три выборки полевок из Южного Приморья, взятые на расстоянии 200, 250 и 360 км друг от друга. Тем не менее характер С-окрашивания оказался одинаков у всех животных, тогда как зверьки из Западного Забайкалья и Монголии, находящиеся на расстоянии немногим более 460 км друг от друга, различаются весьма существенно.

Результаты изучения кариотипа восточной полевки дополняют известные к настоящему времени сведения о С-гетерохроматине у полевок подсемейства *Microtinae*, приведенные в обзорной работе американского исследователя Моды (Modi, 1987). Среди 37 видов полевок Старого и Нового Света, рассмотренных в этой первой сводке по структурному гетерохроматину у полевок, не оказалось ни одного вида с теломерными блоками, хотя у грызунов многих групп встречается такая локализация С-позитивных участков хромосом, а у некоторых форм, например, у берингийского суслика, *Citellus parryi*, хорошо изучена изменчивость по теломерному гетерохроматину (Кораблев, Ляпунова, 1987; Кораблев, Денисенко, 1990). Восточная полевка — пока единственный вид в подсемействе *Microtinae*, у которого отмечено теломерное расположение гетерохроматина.

Рассматривая вопрос о географической изменчивости С-гетерохроматина у полевок, Моды (1987) располагал сведениями о 13 видах, исследованных с применением соответствующей методики из двух и более популяций, и выделил группы видов по принципу одинаковой локализации изменчивых С-блоков. Ниже мы приводим схему, предложенную этим автором, дополнив ее в соответствии с данными из литературных источников, опубликованных в последние годы, и результатами нашего исследования: I — географическая изменчивость по числу аутосомных коротких плеч — *Arvicola terrestris*, II — вариабельность по интерстициальному аутосомному блоку — *Microtus ochrogaster*, III — то же по размерам и числу центромерных аутосомных блоков — *Clethrionomys glareolus*, *Microtus arvalis*, *M. pinetorum*, *Dicrostonyx torquatus* (Modi, 1987), *Chionomys nivalis* (Маликов и др., 1990), *M. fortis* (наши данные), IV — то же по теломерным аутосомным блокам — *M. fortis* (наши данные), V — изменчивость по С-гетерохроматину половых хромосом *A. terrestris*, *Microtus mexicanus*, *M. subterraneus* (Modi, 1987), *M. major* (Ахвердян и др., 1988), *M. fortis* (наши данные).

У пяти видов не отмечено изменчивости по структурному гетерохроматину. Это — *Lemmus sibirica*, *Microtus montana*, *M. pennsylvanicus*, *M. richardsoni* (Modi, 1987), *M. dagestanicus* (Ахвердян и др., 1988).

Из вышеприведенной схемы следует, что восточная полевка из всех изученных видов подсемейства *Microtinae* характеризуется наибольшим разнообразием географической изменчивости структурного гетерохроматина, которое включает вариабельность по размерам и числу центромерных блоков, по теломерным аутосомным блокам, а также изменчивость по С-гетерохроматину половых хромосом. Выявленные кариологические различия по количеству и распределению структурного гетерохроматина между популяциями из Западного Забайкалья, северо-восточной Монголии и Приморья свидетельствуют о независимости их эволюционного развития.

В связи с этим обратимся к подвидовой системе и к рассмотрению некоторых

особенностей распространения восточной полевки. Подвидовая система этого широко распространенного вида, включающая шесть форм, разработана слабо. Большинство подвидов охарактеризовано в литературе очень кратко, а распространение их определено преимущественно умозрительно, в самой общей форме, без учета реальной структуры ареала. Последняя, особенно в зарубежных странах, практически не изучена. Для ревизии политипического вида необходимо получение достаточного и сопоставимого материала из разных частей ареала. В случае восточной полевки выполнение этого условия затруднено, так как основная часть ареала расположена за пределами Советского Союза. Принято считать, что на территории нашей страны встречаются полевки двух подвидов: полевка Михно *M.f. michnoi* Kastschenko, 1905, описанная из окрестностей Кяхты, и дальневосточная полевка, *M.f. pelliceus* Thomas, 1911, из бассейна Уссури (Виноградов, 1933; Виноградов, Громов, 1952; Огнев, 1950), но относительно границ распространения этих форм мнения расходятся. Виноградов (1933) считал, что полевка Михно населяет Западное и Восточное Забайкалье, а в долине Амура и Приморье обитает дальневосточная полевка. Лукашкин (1975), рассматривая распространение полевок этого вида в Маньчжурии, проводил границу между упомянутыми подвидами по Большому Хингану, а Огнев (1950) отодвигал ее еще восточнее до Благовещенска. Фетисов (1940), напротив, полагал, что полевка Михно встречается исключительно в Западном Забайкалье, а в Восточном обитает форма, близкая к дальневосточному подвиду.

В настоящее время распространение восточной полевки в северной части ареала исследовано достаточно подробно. Сопоставление сведений из литературы и изучение большого коллекционного материала позволяют определить, что характерной особенностью распространения этого вида является существование нескольких полностью или частично изолированных участков обитания полевок на северо-западной окраине ареала. Некоторые из них, например Баргузинский участок или изолированное местонахождение полевок вблизи древнего города Хара-Хото [(р. Эдзин-гол, сборы Козлова в коллекции Зоологического института АН СССР (Ленинград)], сравнительно невелики по площади. Более крупный, практически изолированный участок находится на территории Западного Забайкалья и в прилегающих районах Монгольской Народной Республики, занимая бассейн Селенги. На востоке Селенгинский участок ареала граничит с Хэнтэ-Чикойским нагорьем, в центральной части которого восточная полевка не отмечена. Покрытые темнохвойной тайгой, протянувшиеся почти меридионально хребты нагорья являются естественной границей распространения полевок этого вида, приуроченного к степным и лесостепным ландшафтам (Ковальская, Швецов, неопубликованные данные; Орлов и др., 1974).

Географическая обособленность восточных полевок бассейна Селенги в какой-то мере объясняет цитогенетические различия между животными из Западного Забайкалья и северо-восточной Монголии. Последние, очевидно, представляют одно целое с популяциями из Восточного Забайкалья. Таким образом, мнение Фетисова (1940), ограничивающего распространение подвида *M.f. michnoi* только Западным Забайкальем, подтверждается результатами цитогенетического исследования и данными по структуре ареала этого вида.

Подобным образом, т.е. географической разобщенностью, можно попытаться объяснить цитогенетическую дифференцировку полевок северо-восточной Монголии и Приморского края, признав вслед за Лукашкиным (1975) роль Большого Хингана как географической преграды для этого вида. Действительно, этот горный хребет если и не вполне изолирует популяции западного и восточного склонов, то во всяком случае существенно ограничивает обмен между ними.

В заключение отметим, что изменчивость кариотипа восточной полевки по гетерохроматину, скорее всего, не ограничивается выявленными кариоморфами, принимая во внимание, с одной стороны, огромный, сложным образом расчлененный ареал, с другой — очень ограниченное число изученных выборок. Дальней-

шее расширение исследования изменчивости кариотипа этого вида, вероятно, будет способствовать определению границ между популяциями, а следовательно, выяснению структуры вида, уточнению его подвидовой системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анискин В.М., 1990. Изменчивость по С-гетерохроматину большой (дальневосточной) полевки *Microtus fortis* // Тезисы докл. V съезда Всес. териол. о-ва. М. 1. 38–39.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1988. Новые данные по кариологии *Pitymys* Кавказа // Грызуны. Тезисы докл. Всес. совещ. Свердловск, 1, 58–60.
- Виноградов Б.С., 1983. Грызуны. Млекопитающие СССР. Определители по фауне СССР. Л., вып. 10. Л.: Изд-во АН СССР. 1–87.
- Виноградов Б.С., Громов И.М., 1952. Грызуны фауны СССР // Изд-во АН СССР, 48. М.–Л., 1–296.
- Ковальская Ю.М., Картавцева И.В., 1990. С-окраска хромосом трех популяций восточной полевки *Microtus fortis* из Приморья (Rodentia, Cricetidae) // Тезисы докл. Всес. совещ. "Эволюционные и генетические исследования млекопитающих". Владивосток, ч. II, 86–88.
- Ковальская Ю.М., Малыгин В.М., Картавцева И.В., 1988. О стабильности кариотипа и распространении восточной полевки *Microtus fortis* Buchner, 1889 (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. ж., 67, 8, 1255–1259.
- Кораблев В.П., Денисенко Н.В., 1990. Цитогенетическая внутривидовая дифференциация берингийского суслика *Spermophilus parryi* Richardson, 1825 // Тезисы докл. V Всес. съезда териол. о-ва, 1, 66–67. М.
- Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., 1987. Полиморфизм гетерохроматиновых участков хромосом у сусликов Палеарктики // Вопросы эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток, 60–64.
- Лукашкин А.С., 1975. Монгольские элементы в фауне млекопитающих Северной Маньчжурии // Зоол. ж., 54, 10, 1578–1581.
- Маликов В.Г., Саблина О.В., Раджабли С.И., Фогель П., Граф Дж.Д., 1990. Уровень дивергенции некоторых подвидовых форм европейской снеговой полевки *Chionomys nivalis* Martens, 1848 (Rodentia, Microtinae) по данным кариологии и гибридизации // Тезисы докл. V съезда Всес. териол. о-ва, 1, 82–83. М.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран, 7. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1–706.
- Орлов В.Н., Раджабли С.И., Малыгин В.М. и др., 1978. Кариотипы млекопитающих Монголии // География и динамика растительного мира МНР. М.: Наука, 149–164.
- Орлов В.Н., Швецов Ю.Г., Ковальская Ю.М., Куташева Т.С., Ступина А.Г., 1974. Диагноз и распространение в Забайкалье полевок *Microtus taximowiczii* и *M. fortis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. ж., 53, 9, 1391–1396.
- Раджабли С.И., Крюкова Е.П., 1973. Сравнительный анализ дифференциально окрашенных хромосом двух видов хомячков: даурского и китайского // Цитология, 15, 1527–1531.
- Раджабли С.И., Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Исаенко А.А., 1984. Кариологические особенности монгольской полевки и ее родственные отношения в подроде *Microtus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. ж., 63, 3, 441–448.
- Фетисов А.С., 1940. Определитель грызунов Прибайкалья и Забайкалья. Иркутск: Иркутск. обл. изд-во. 1–42.
- Modi W.S., 1987. C-banding analyses and heterochromatin among arvicolid rodents Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // J. mammal. 68, 3, 704–714.
- Sumner A.T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exptl. Cell. Res. 75, 304–306.

ИЭМЖ АН СССР, Москва;
Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Поступила в редакцию
23 августа 1990 г.

Yu.M. KOVAL'SKAYA, V.M. ANISKIN, I.V. KARTAVTSEVA

GEOGRAPHIC VARIATION OF C-HETEROCHROMATINE
IN *MICROTUS FORTIS* (RODENTIA, CRICETIDAE)

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Sciences, Moscow;
Institute of Biology and Pedology, Far East Science Center, USSR Academy of Sciences, Vladivostok

S u m m a r y

Caryotypes of *Microtus fortis* ($2n-52$) differentially stained by C- and G-techniques, from western Transbaikalia, north-eastern Mongolia and Primorskii territory were studied. It is shown that the G-pattern is identical in all specimens studied. Comparison of the caryotypes studied and stained by the C-technique has revealed significant differences in the number and distribution of heteriochromatine units in animals from different parts of the range. Out of all studied species in the subfamily Microtinae, *Microtus fortis* manifests the greatest diversity of the geographical variation in the structural heterochromatine including variation in sizes and numbers of the centromeric blocks, in telomere autosome blocks, and the variation by the C-heterochromatine of the sex chromosomes.