

УДК 599.323.4

© 1992 г.

К.В. КОРОБИЦЫНА, И.В. КАРТАВЦЕВА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА ПЕСЧАНОК
(RODENTIA, CRICETIDAE, GERBILLINAE)

2. Гетерохроматин и его внутривидовая и внутривидовая варибельность
у краснохвостой песчанки *Meriones libycus*

С применением методов дифференциальной окраски выявлен внутривидовой и внутривидовой полиморфизм гетерохроматиновой хромосомы 13 краснохвостой песчанки. Описано пять типов гетерохроматина, разные сочетания которого дают 10 вариантов хромосомы. В каждом подвиде фиксирован свой характерный вариант. Исключением является *M.l. caucasicus*, у которого обнаружен меж- и внутривидовой полиморфизм. На основании географического распределения вариантов хромосомы 13 обсуждаются возможные пути расселения вида. Предложена гипотеза о взаимосвязи контактов вида с природно-очаговыми инфекциями и эволюции гетерохроматиновых структур его кариотипа.

Ареал краснохвостой песчанки охватывает обширные области пустынь и полупустынь Северной Африки, Передней и Центральной Азии. На территории Советского Союза этот вид распространен в Закавказье и Средней Азии.

Взгляды на объем *M. libycus* долгое время оставались противоречивыми. Обсуждался вопрос видового единства или самостоятельности африканских, афроазиатских и азиатских форм, именуемых *M. shawi* Duvern, 1842; *M. libycus* Licht, 1823 и *M. erythrourus* Gray, 1842 соответственно. Первоначально Эллерман (Ellerman, 1941) рассматривал два последних вида как самостоятельные, а *M. shawi* считал синонимом *M. libycus*. При этом он оговаривал вероятность включения *M. erythrourus* и его подвидов в состав *M. libycus*, что позднее и было осуществлено (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Petter, 1961). Тогда же *M. shawi* был выделен в самостоятельный вид с африканским распространением. Гептнер (1948) высказал суждение о вероятной видовой общности *M. libycus* и *M. erythrourus*, именуя этот единый вид *M. erythrourus (Pallasiomys erythrousus)*. Громов с соавторами (1963) считал вопрос конспецифичности спорным и заслуживающим дополнительного изучения. Краснохвостых песчанок с территории Советского Союза он относил к *M. erythrourus*. Павлинов (1982), сравнивая оригинальные коллекционные экземпляры, хранящиеся в Берлинском естественно-историческом музее (типовой экземпляр *M. libycus*) и Зоологическом музее МГУ, сделал вывод о необходимости называть африканских песчанок — *M. shawi* Duvernoy, 1842, а "афроазиатские" и "азиатские" формы считать единым видом, сохраняя за ним, по праву приоритета, название *M. libycus* Licht, 1823 (= *M. erythrourus* Gray, 1842).

В настоящей работе авторы вслед за Эллерманом и Моррисоном-Скоттом (1951), Петтером (1961) и Павлиновым (1982) принимают точку зрения о видовом единстве *M. erythrourus* и *M. libycus*, тем более, что цитогенетические данные о каждом из них (Matthey, 1953; Воронцов, Коробицына, 1969; Benazzou et al., 1982) не противоречат такому объединению.



Рис. 1. Ареал и пути расселения краснохвостой песчанки (1–8 – *M.l. caucasicus*; 9 – *M.l. heptneri*; 10 – *M.l. evermanni*; 11 – *M.l. oxianus*; 12 – *M.l. afghanus*; 13, 14 – *M.l. collium* на территории СССР; 15 – *M.l. ssp. indet* – Сев. Африка). 1–15 – точки сбора материала. Варианты хромосомы 13 песчанок Средней Азии (а–з): I – первый, II – второй потоки заселения, III – границы ареала

В настоящее время для этого вида описано 10–15 подвидов, из которых на территории Советского Союза встречается семь-девять. В основе подвидовых отличий лежат размерные характеристики и окраска меха (Громов и др., 1963). Впервые кариотип краснохвостой песчанки (форма *libycus*) описан Маттеем (1953): $2n=44$; $NF=74$ (место сбора материала не известно), без определения морфологии половых хромосом. Позднее были изучены хромосомные наборы, включая половые хромосомы "азиатской" (формы *erythrourus*) песчанки из различных локалитетов Средней Азии и Закавказья (Воронцов, Коробицына, 1969). X-хромосома песчанок этого вида, в отличие от других видов *Meriones*, – акроцентрическая. Внутривидовой изменчивости $2n$ и NF обнаружено не было. Позже для формы *libycus* из Ирана была выполнена R-окраска хромосом (Benazzou et al., 1982). Число и морфология хромосом этих песчанок не отличались от описанных ранее из Средней Азии и Закавказья. Единство полученных характеристик, возможно, и не служит прямым доказательством таксономической общности "афроазиатских" и "азиатских" песчанок, но, как говорилось выше, не противоречит этому.

К моменту настоящего исследования дифференциальная исчерченность хромосом краснохвостой песчанки изучена не была и не было никакой уверенности в том, что тонкая структура хромосом вида со столь широким подвидовым разнообразием непременно будет столь же стабильна, как $2n$ и NF .

Материалом настоящего исследования послужили дифференциально окрашенные хромосомные препараты краснохвостых песчанок, отловленных в 1981–1985 гг. при содействии сотрудников Азербайджанской, Гурьевской, Чимкентской и Талды-Курганской противочумных станций, которым авторы выражают искреннюю благодарность. Песчанки из Северной Африки (конкретная точка неизвестна) были любезно предоставлены сотрудниками Московского зоопарка. Всего исследованы хромосомные препараты 90 песчанок из 15 точек (рис. 1) семи подвидов.

Препараты метафазных хромосом готовили по общепринятой методике из клеток костного мозга и окрашивали ацето-орсеином и азурзолином: G-окраска по Seabright, 1971, C-окраска по Sumner, 1972. Для каждой особи проанализировано не менее 20 метафазных пластинок.

G-СЕГМЕНТАЦИЯ ХРОМОСОМ

Каждая пара хромосом имеет индивидуальный рисунок G-полос, что позволяет провести их достоверную попарную идентификацию (рис. 2, A). При необходимости в анализе использованы индивидуальные номера хромосом, согласно пред-

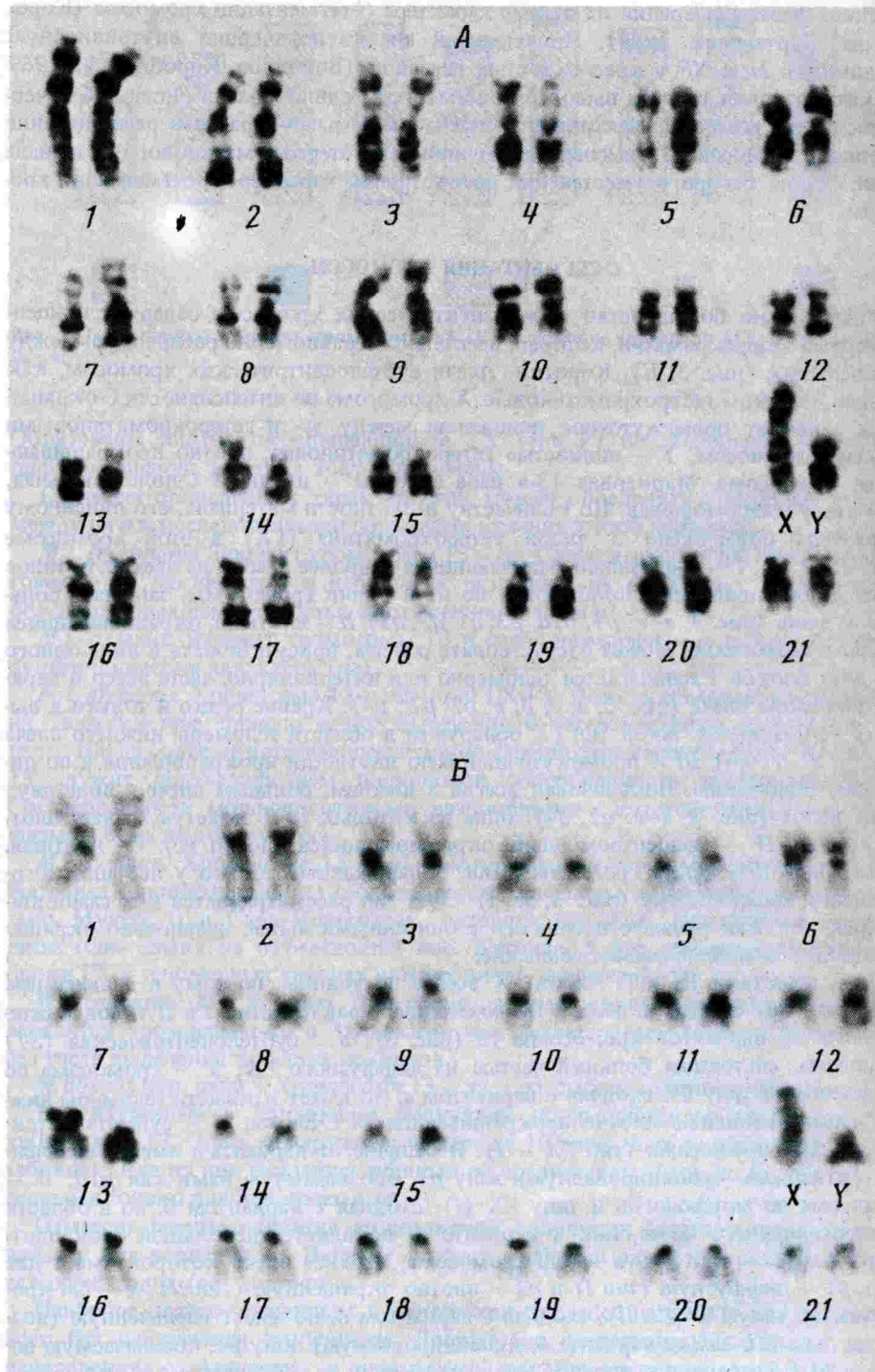


Рис. 2. Дифференциальная окраска хромосом краснохвостой песчанки: А - G-сегментация
 Б - С-сегментация

ложенной ранее нумерации на основе характера *G*-сегментации хромосом (Коробицына, Картавцева, 1984). Проведенный анализ подтвердил внутривидовую стабильность *2n* и *NF* у краснохвостых песчанок (Воронцов, Коробицына, 1969) а также позволил сделать вывод о повсеместном единообразии рисунка *G*-исчерченности их хромосом. Некоторое незначительное разнообразие в расположении *G*-полос в хромосоме 13 вызвано изменчивостью гетерохроматинового материала в ней, анализ которого уместен при рассмотрении характера *C*-сегментации хромосом.

С-СЕГМЕНТАЦИЯ ХРОМОСОМ

подавляющее большинство субметацентрических хромосом содержат прицентромерный гетерохроматин, который несколько неравномерно распределен между хромосомами (рис. 2, Б). Короткие плечи субтелоцентрических хромосом, как правило, целиком гетерохроматиновые. *X*-хромосома по интенсивности *C*-окрашивания занимает промежуточное положение между эу- и гетерохроматиновыми районами хромосом. *Y* — полностью гетерохроматиновая, плотно прокрашивающаяся хромосома. Маркерная 13-я пара аутосом — целиком *C*-положительная, чаще всего гетероморфная. По количеству и плотности материала, его линейному положению обнаружено 5 типов гетерохроматина (ГХ) в этой хромосоме (рис. 2, Б; 3): *I* — диффузный, отличающийся наиболее слабой из всех пяти типов степенью окрашивания. Локализован по всей длине хромосомы, занимает большую ее часть (рис. 3, *a–e*: *p1, p1d, p3; q1, q3, q5*); *II* — плотный, окрашивающийся наиболее интенсивно. Может отсутствовать совсем, присутствовать в виде одного или двух блоков. Располагается теломерно или интеркалярно, чаще всего в верхнем коротком плече (рис. 3, *в, г, д, е*: *p2, p2', p4*). Крайне редко и только в выборке из Семиречья такой тип ГХ обнаружен в области теломеры нижнего плеча (рис. 3, *а', б'*: *q6*); *III* — промежуточный и по плотности прокрашивания и по линейному положению. Локализован всегда в нижнем, большем плече в виде двух узких полос (рис. 3, *а–е*: *q2, q4*), одна из которых (*q2*) зачастую бывает плотнее второй; *IV* — прицентромерный, окрашивающийся плотно (*c*); *V* — плотный, занимающий всю длину хромосомы тип, обнаруженный только у песчанок Юго-Западного Таджикистана (рис. 3, *ж, з*). Этот тип рассматривается как самостоятельный, так как отождествление его с описанными выше, интенсивно окрашивающимися типами, вызывает сомнение.

Характеристики *III* и *IV* типов ГХ всегда постоянны, поэтому в дальнейшем говорить о них смысла не имеет. По сочетанию характеристик *I* и *II* типов можно выделить 10 вариантов хромосомы 13 (рис. 3): *a* — субтелоцентрическая (*ST*) хромосома, состоящая большей частью из диффузного ГХ; *a'* — хромосома по морфологии и типу ГХ сходная с вариантом *a*, но имеет в области теломеры нижнего плеча небольшие плотно прокрашивающиеся *C*-блоки; *b* — субметацентрическая (*SM*) хромосома (тип ГХ — *I*). В отличие от варианта *a* имеет увеличенную (возможно, дублированную) зону *p1*, обозначаемую нами как *p1d*; *b'* — хромосома по морфологии и типу ГХ (*I*), сходная с вариантом *b*, но в области теломеры нижнего плеча, как и варианте *a'*, появляется небольшой блок плотного ГХ (*q6* — тип *II*); *в* — *SM*-хромосома, верхнее плечо которой имеет две зоны: *p1* — диффузную (тип *I*) и *p2* — плотно окрашенную (тип *II*); *г* — *SM*-хромосома, по типу ГХ (*I* и *II*), сходная с вариантом *в*, но имеет увеличенную (возможно, как и в случае варианта *b*, дублированную) зону *p1*, обозначаемую нами как *p1d*. Теломерную плотно окрашенную зону мы обозначаем как *p2'*, отождествляя ее с зоной *p2*; *д* — *SM*-хромосома, сходная с вариантом *в*, но отличающаяся от него появлением на теломере над блоком плотного ГХ участка диффузного ГХ (*p3*). *е* — *M-SM*-хромосома, в верхнем плече которой присутствуют два блока плотного ГХ (*p2, p4* — тип *II*), разделенные зоной *p3* диффузного ГХ. *ж, з* — *M-SM*-хромосомы, различающиеся лишь размерными характеристиками.

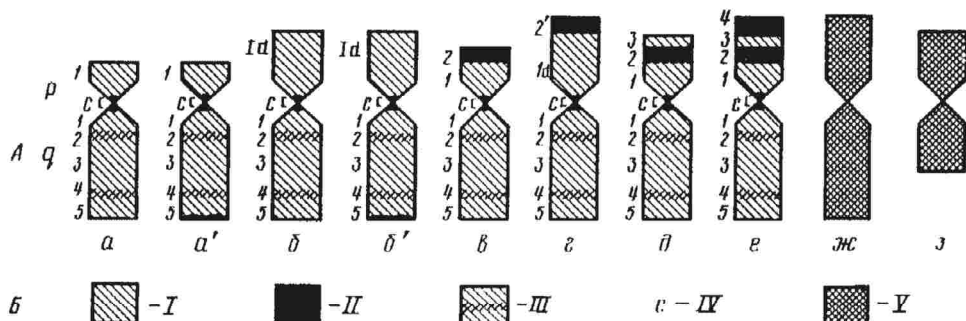


Рис. 3. Типы гетерохроматина хромосомы 13 (Б) и схема ее вариантов (А); а-з — то же, что на рис. 1

Образованы плотно окрашивающимся ГХ (тип V) без выявления какой-либо дифференциации, включая зону центромеры.

С учетом приведенных характеристик можно определить следующие различия между пятью исследованными подвидами краснотелой песчанки.

M.l. evermanni. Вариант хромосомы 13 — *вz*. Слабо выраженный гетероморфизм гомеологов заключается в небольших различиях их размерных характеристик, обусловленных изменчивостью протяженности зоны *p1*.

M.l. oxianus. Вариант хромосомы 13 и ее гетероморфизм — сходного с предыдущим подвидами характера (*вz*).

M.l. afghanus. Хромосома 13 — *жз* (тип ГХ-V). Всем исследованным песчанкам из Таджикистана присущ резко выраженный гетероморфизм гомеологов этой пары. Нигде более не встречающееся яркое своеобразие характеристик хромосомы 13 служит подтверждением подвидовой обособленности таджикских *libycus*. Согласованности морфологического разнообразия с цитогенетическим полиморфизмом пока не обнаружено.

M.l. collium. Хромосома 13 — *аб*. Заметен слабый гетероморфизм гомеологов. Материал, происходящий из географически удаленных и разделенных р. Или пустынь Мулюнкум и Сары-Ишикотреу, оказался сходным. Исключение составила лишь одна самка из окрестностей пос. Баканас. У нее обнаружены небольшие блоки ГХ в теломерных районах нижних плеч — вариант *а'*, *б'*.

M.l. caucasicus, *M.l. heptneri*. При обсуждении пространственного распределения вариантов хромосомы 13 в Закавказье мы рассматриваем пока регион в целом, без учета выделения там двух подвигов.

M. libycus (ssp. indet.). Хромосома 13 — *зз* — со слабым гетероморфизмом.

Все изученные в Закавказье популяции полиморфны по характеристикам хромосомы 13. Здесь обнаружены четыре из 10 известных ее вариантов (рис. 4; таблица). Два из них оказались общими со среднеазиатскими (*а*, *в*), два — характерными только для Закавказья (*д*, *е*).

Отмечена гомозиготизация апшеронской популяции песчанок по преобладающему у них варианту *вв*. Вариант *а* зарегистрирован здесь как редкий и лишь в гетерозиготном (*ав*) состоянии.

Наиболее распространенным в Закавказье оказался вариант *в*. Он встречен во всех без исключения популяциях. Частота его клинально уменьшается в двух направлениях от Апшерона: к южным склонам Иорского плоскогорья (Джейранчель) и к Ленкорани, т. е. к северо-западу и юго-западу. По этому же варианту обнаружено максимальное число гомозигот, большинство из которых зарегистрировано в Ширванской равнине и на Апшероне.

Реже встречается вариант *а*. Ширванская популяция полностью лишена этого варианта. Его территориальное распределение носит более сложный, нежели для

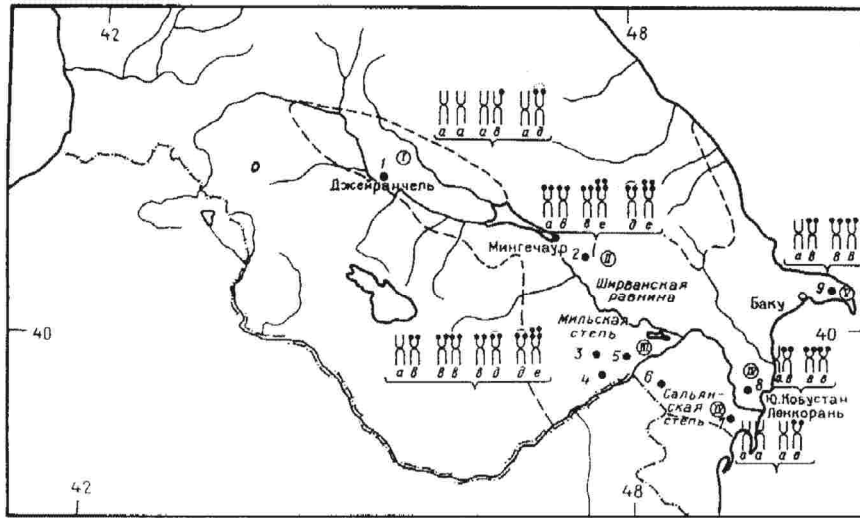


Рис. 4. Географическое распределение вариантов хромосомы 13 и пространственно-генетические группировки краснохвостых песчанок в Закавказье: 1-9 - точки сбора материала, а-е - варианты хромосомы 13, I-V - пространственно-генетические группировки

варианта *в*, характер. Заметно клинальное возрастание его частоты от Апшерона к юго-западу и югу вдоль побережья Каспия. В северо-западном направлении встречаемость этого варианта сначала падает, а затем, к Джайранчели, возрастает вновь, достигая здесь, как и на юге, максимума. В этих же районах (Джайранчель, Ленкорань) отмечено наибольшее число гомозигот по этому варианту.

Варианты *д* и *е* зарегистрированы со значительно меньшей частотой, чем два предыдущих. Первый из них встречается лишь на центральном и западном участках рассматриваемого региона, причем заметно незначительное возрастание его частоты к западу (Джайранчель). Присутствие варианта *е* отличает центральные районы (Ширванскую и Мильско-Карабахскую равнины) от всех остальных. Гомозиготы по вариантам *д* и *е* в наших выборках отсутствуют, из чего можно сделать вывод об их крайне редкой встречаемости.

Несмотря на прослеживающуюся клинальность территориального распределения некоторых вариантов хромосомы 13 в Закавказье, большинство исследованных популяций имеют по этому признаку свои отличительные характеристики. Ими могут быть различные частоты встречаемости вариантов, полное отсутствие некоторых из них и соотношение гомо- и гетерозигот в популяциях. Лишь песчанок Мильско-Карабахской равнины отличает полное разнообразие вариантов хромосомы 13 и, одновременно с этим, минимальное число гомозигот.

На основании географического распределения вариантов хромосомы 13 и сочетания вышеупомянутых отличительных характеристик можно сделать вывод об изолированности некоторых из рассматриваемых популяций Закавказья и предложить следующую их группировку (рис. 4).

1. Южноиорская пространственно-генетическая группировка (ПГГ) - отсутствует вариант *е*, характерный для соседних ширванской и мильско-карабахской группировок, высокая доля гомозигот *аа* (0,4).

2. Ширванская ПГГ - отсутствует свойственный всем остальным группировкам вариант *а* - высокая доля гомозигот *вв* (0,5).

3. Мильско-карабахская ПГГ - полное разнообразие встреченных в Закавказье вариантов хромосомы 13, низкая доля гомозигот (*вв* - 0,07).

4. Нижне-куринская ПГГ (сюда мы включаем песчанок Кобустана, Мугани и Ленкорани) - отсутствие вариантов *д* и *е*, доля гомозигот *аа* - 0,15 и *вв* - 0,23.

Варианты хромосомы 13 в популяциях краснохвостых песчанок Закавказья

| Локалитет | №, пол | Варианты хромосомы 13 | №, пол | Варианты хромосомы 13 |
|--|---------|-----------------------|--------|-----------------------|
| Южноиорская ПГГ | | | | |
| Окрестности Кечвели | 302 ♀ | aa | 323 ♀ | aa |
| (южные склоны Иорского плоскогорья или Западный Джейранчель) | 303 ♀ | aa | 324 ♀ | ed |
| | 304 ♂ | ed | 320 ♂ | aa |
| | 307 ♀ | av | 321 ♂ | ed |
| | 308 ♂ | ed | 322 ♀ | ad |
| Ширванская ПГГ | | | | |
| Окрестности станции Ляки (Ширванская равнина) | 263 ♂ | ee | 270 ♂ | de |
| | 264 ♂ | ee | 272 ♀ | de |
| | 265 ♂ | ee | 274 ♀ | ee |
| | 266 ♂ | ee | 276 ♀ | ee |
| | 269 ♂ | de | 277 ♂ | ee |
| | 268 ♀ | ee | 278 ♀ | ee |
| Мильско-Карабахская ПГГ | | | | |
| Окрестности пос. Агджабеди (Мильско-Карабахская равнина) | 286 ♀ | ee | 290 ♂ | ee |
| | 287 ♀ | ea | 291 ♀ | ee |
| | 289 ♂ | ee | | |
| Окрестности пос. Ждановск (Мильско-Карабахская равнина) | 310 ♀ | ee | 312 ♂ | ee |
| | 311 ♂ | ee | 313 ♀ | de |
| | 18732 ♂ | av | 314 ♀ | de |
| | 18637 ♀ | av | 315 ♂ | ed |
| | 18638 ♀ | av | 316 ♂ | av |
| Окрестности пос. Пушкино (Муганская равнина) | 299 ♀ | aa | 301 ♀ | ee |
| | 300 ♂ | av | | |
| Окрестности станции Гобустан (Кобустан) | 294 ♀ | ee | | |
| | 295 ♀ | av | 297 ♂ | av |
| | 296 ♂ | av | 298 ♂ | ee |
| Окрестности пос. Нефтечалы (Ленкорань, Сальянская степь) | 279 ♀ | av | 282 ♂ | av |
| | 280 ♂ | av | 282 ♂ | aa |
| | 281 ♀ | av | 284 ♂ | aa |
| Апшеронская ПГГ | | | | |
| Окрестности станции Вишневка (пески восточного Апшерона) | 317 ♂ | ee | | |
| | 318 ♂ | ee | | |
| | 325 ♂ | ee | | |
| | 326 ♀ | ee | | |
| | 327 ♂ | av | | |

Примечание. ПГГ – пространственно-генетическая группировка.

5. Апшеронская ПГГ – отсутствие вариантов *d* и *e*, высокая доля гомозигот *ee* (0,8).

Исходя из относительного единообразия набора вариантов в ниже-куринской и апшеронской ПГГ, казалось бы, можно объединить их. Однако крайне высокая доля гомозигот на Апшероне является несомненным свидетельством длительной изоляции здешних поселений песчанок, что противоречило бы включению их в состав других группировок. Более того, полученные данные не противоречат рассмотрению апшеронских песчанок в качестве самостоятельного подвида *M. l. heptneri* (Аргиропуло, 1940, приводится по Громов, 1963), ибо их изолированность

соответствует одному из основных требований при определении подвидовой обособленности.

Границы между приведенными группировками не всегда совпадают с естественными преградами. Если разделение группировок 1–3 может быть проведено по Куры и притокам ее среднего течения (Иори, Алазани), а группировок 3 и южной части 4-й (Мугань, Ленкорань) – по низовью Аракса, то все поселения, расположенные севернее Куры, не имеют видимых географических преград между собой. Нет, казалось бы, препятствий для обмена особями между Ширваном, Кобустаном и Апшероном и, тем не менее, полученные данные свидетельствуют об их генетической изолированности.

Хотя северная граница распространения краснохвостой песчанки на участке от Кобустана, где она обитает повсеместно (Эйгелис и др., 1974), до Иорского плоскогорья проводится как сплошная, плавная линия, проходящая северней окраины Ширванской равнины (Эйгелис и др., 1974; Эйгелис, 1980), постоянные и даже временные места обитания песчанок на основной части Ширванской равнины крайне ограничены (Эйгелис, 1980). Есть указания на биотопическую непригодность для поселений долины р. Ахсу (Эйгелис и др., 1974). И по-видимому это – не единственное экологическое препятствие для свободного расселения песчанок по всей Ширванской равнине. Большая разрозненность поселений, видимо, и создает здесь разрыв, поддерживающий генетическую разнородность песчанок северо-западной окраины Ширванской равнины и Кобустана.

Генетическая обособленность и изоляция апшеронских песчанок может быть обусловлена существованием индустриального района (Баку и его окрестности), расположенного на пути их возможной связи с песчанками Кобустана.

Удивительным оказался факт минимального хромосомного различия между популяциями правого и левого берегов нижнего течения Куры (Южный Кобустан, Ленкорань, Мугань). По-видимому, Кура не служит или, скорее, не служила до недавнего времени здесь барьером для смешения поселений, обитающих по обе стороны от нее. Вероятно, в нижнем течении Куры ее русло претерпевало в историческом прошлом изменения, служившие обеспечению периодической связи между названными географическими районами. Существовавшую в бакинское (раннечетвертичное) время Хараминско-Сальянскую антиклинальную гряду, которая пересекала с северо-запада на юго-восток зону современной долины Куры в ее нижнем течении (Геология СССР, т. XLVII, 1972), река могла обходить то с севера, то с юга, объединяя или разобщая каждый раз новые участки своей долины.

Предложенное пространственное подразделение не совпадает с существующими представлениями о популяционной структуре *M. libycus* в Закавказье (Эйгелис, 1980). Основываясь на анализе эколого-географических условий, Эйгелис выделяет здесь три "географические"¹ популяции: казахско-аджиноурскую, ширванско-апшеронскую и карабахско-муганскую. Такая трактовка, на наш взгляд, не согласуется с истинной популяционной структурой, ибо как ширванско-апшеронская, так и карабахско-муганская популяции Эйгелиса содержат в себе генетически гетерогенные группировки.

В пользу гетерогенности ширванско-апшеронской и карабахско-муганской популяций говорят также данные о различиях в характере протекания бактериемии чумы в локальных популяциях краснохвостых песчанок Закавказья (Алиев, 1969). Данные анализа морфометрических, краниометрических и интерьерных признаков песчанок ширванской и мильско-карабахской ПГГ говорят о статистически достоверных различиях между ними (Алекперов, Ерофеева, 1981). К сожалению, в литературе нет данных о сравнительной морфологии песчанок Апшерона, Кобустана, Ленкорани и Мугани. Песчанки из этих районов исследованы (Эйгелис, 1980), но результаты анализа рассмотрены в виде суммарных характеристик двух

¹ Термин Ю.К. Эйгелиса.

”географических” популяций, поэтому воспользоваться этими сведениями применительно к перечисленным районам в отдельности невозможно.

Несовпадение границ предложенных ПГГ и выделяемых Ю.К. Эйгелисом эколого-географических зон может, видимо, быть следствием палеогеографической судьбы региона и связанного с ней процесса его заселения. Сложность геологической истории (поднятия и прогибания обширных территорий и отдельных локальных участков, частые трансгрессии и регрессии Каспия) и неоднократные изменения экологических условий (увлажнения и осушения климата) должны были неизбежно создавать предпосылки для многократных сокращений границ ареала и повторных заселений краснохвостыми песчанками современных мест их обитания в Закавказье.

Сравнительный анализ всех типов гетерохроматина хромосомы 13 и географическое распределение ее вариантов по всему ареалу (территории СССР) позволяет высказать следующие предположения. Эволюция этой хромосомы имела два, возможно независимых, направления. Первое из них – перестройки, связанные с плотными участками ГХ (тип *Л*) – отражало историю заселения краснохвостыми песчанками их современного ареала, второе – изменения диффузного ГХ (тип *Л*) – результат длительного контакта песчанок с различными патогенными инфекциями.

Возникнув в пустынях Ирана и Афганистана (Гептнер, 1940), этот вид расселился на север и восток несколькими разновременными потоками (рис. 1). Поскольку песчанки, заселяющие периферию современного ареала (Закавказье, пустыня Мулюк, Семиречье), имеют хромосому 13 без блока плотного ГХ (варианты *aa*, *ab* и *a'*, *b'*), мы предполагаем, что эти варианты были привнесены зверьками первого потока расселения. Такими зверьками могли быть когда-то заселены Устурт, Урало-Эмбинское междуречье и Каршинская степь, где теперь эти варианты нами не обнаружены. Их носители могли быть позднее оттеснены к востоку расширившим свою акваторию Каспием или изменявшимися гидрологическими и климатическими условиями, в частности, неоднократно усиливающейся плювиальностью данных регионов (Мамедов, 1980, 1982; Гумилев, 1980; Мамедов, Трофимов, 1986). Последнее, однако, как нам кажется, должно было меньше сказываться на пульсациях ареала такого пластичного вида, как краснохвостая песчанка. По свидетельству Мамедова (1982) даже в фазу наиболее выраженной плювиальности климат походил на современный степной, который, скорее всего, не мог препятствовать обитанию здесь краснохвостой песчанки. В Закавказье от этого потока сохранился вариант *a* в гомо- и гетерозиготном состоянии.

Позже в геноме песчанок произошла перестройка, приведшая к появлению *p2*-блока плотного гетерохроматина (варианты хромосомы *b*, *c*). Эти зверьки расселились со вторым потоком, сформировав все население песчанок до Урало-Эмбинского междуречья и Каршинской степи. Видимо, с этим же потоком связано повторное заселение Закавказья, ибо здесь мы встречаем во множестве обций со Средней Азией вариант *b*. Это могла быть как самостоятельная ветвь второго потока, связавшая ирано-афганские пустыни и Закавказье прямым коротким путем через Иранскую Мугань (Верещагин, 1959), так и вторичное ответвление от основного потока, уже заполнившего Закаспий. В последнем случае песчанки должны были проникать в Закавказье по существовавшему в плейстоцене сухопутному мосту Закаспий – Апшерон (Даль и др., 1977). Цитогенетические данные позволяют с равным успехом допустить как тот, так и другой путь. Появление в Закавказье не свойственных Средней Азии вариантов *d* и *e* можно расценивать по-разному. С одной стороны, перестройки, давшие блок *p4* плотного гетерохроматина (вариант *e*) и вариант *d*, могли возникнуть уже непосредственно среди песчанок Закавказья. С другой стороны, нельзя отвергать возможности их появления и в ирано-афганском формообразовательном очаге, и тогда это должен был быть более молодой самостоятельный поток заселения Закавказья, не свя-

занный со вторым потоком проникновения песчанок в Среднюю Азию. На основании суммарного анализа цитогенетических данных мы не можем сказать, какой путь был более вероятным. Однако полный набор в мильско-карабахской ПГГ, свойственных Закавказью вариантов хромосомы 13, возможно, косвенно свидетельствует о расположенном именно здесь и сейчас существующем канале притока "свежих сил" (в том числе и с вариантами *d* и *e*) из ирано-афганских пустынь в Закавказье.

Заселение песчанками Юго-Западного Таджикистана (вариант хромосомы 13 – ж. свойственный только Таджикистану и з – Таджикистану и Северной Африке), имеет, по-видимому, самостоятельную историю и может быть связано с третьим потоком, который, вероятно, шел юго-восточнее первых двух, вдоль западных и северных отрогов Гиндукуша. Своеобразие хромосомы 13 в Таджикистане может быть, конечно, свидетельством изоляции здешних поселений песчанок, но столь длительной, что она уничтожила все следы их былой связи даже с ближайшими соседями из Каршинской степи.

Нельзя отвергать и альтернативного объяснения региональных отличий в структуре хромосомы 13. Они могут быть следствием изоляции, но это толкование нам представляется менее вероятным, ибо не объясняет сходства вариантов в удаленных регионах, или же предполагает массовую конвергенцию.

Для того чтобы говорить об изменчивости гетерохроматина типа *I*, необходимо коснуться исследований, посвященных проблемам амплификации генов. Известно, что в хромосомах (в определенной паре или одном из гомеологов) культивируемых опухолевых клеток, как реакция на воздействие ингибиторов, могут возникать участки амплификации генов, которые при *C*-окрашивании выглядят как *C*-положительные, диффузные, а при *G*-окрашивании – красятся гомогенно, за что они и были названы гомогенно окрашенными областями (ГОО) (Biedler, Spengler, 1976; Копнин, 1981; Погосянц, 1981). Эти многократно умноженные гены работают по типу исходного, а их усиленное действие связано с эффектом увеличения дозы гена (Хесин, 1985). Описаны случаи обнаружения в природных популяциях Западной Европы, Астрахани (Traut, Winking, 1983; Traut et al., 1984) юга Читинской обл. (Коробицина, Картавцева, 1988) и Приморья (Якименко, Коробицына, 1988) домовых мышей с дополнительным экстрасегментом хромосомы 1, который авторы отождествляют с ГОО.

Большинство видов песчанок имеют в своем кариотипе гетерохроматиновую пару, аналогичную хромосоме 13 у краснохвостой песчанки. Природа такой пары не ясна и не очень объяснима с позиций мнения об инертности гетерохроматина.

Известна внутривидовая изменчивость степени восприимчивости к чуме у краснохвостой песчанки. По единодушному мнению эпидемиологов в Закавказье она высокочувствительна к возбудителю (Мамед-заде и др., 1959; Ахундов и др., 1960; Алиев, 1969). Иранский Курдистан населяют высокорезистентные особи (Baltazard, 1959). Общая резистентность на фоне резких индивидуальных колебаний чувствительности отличает песчанок Закаспия (Плетнева, 1957; Левина, 1960; Петров и др., 1960). Согласно изложенной выше гипотезе следовало ожидать у последних увеличения одной из зон гетерохроматина типа *I*. В действительности так и оказалось (зона *p1d* варианта *g*, рис. 1, 3).

О большом разнообразии вариантов хромосомы 13 в Закавказье и в этой связи отношения здешних песчанок к чуме следует сказать особо. Казалось бы, в непонятное противоречие с острой восприимчивостью к инфекции *M. libycus* в Закавказье вступает тот факт, что они здесь – основной носитель чумы. Известно, что в Закавказье выделено большое число штаммов возбудителя чумы (Эйгелис, 1980; Талыбеков, Исаева, 1981). По-видимому, взаимоотношения носителя и возбудителя значительно сложнее, чем можно предположить, исходя лишь из позиции легкой гибели зверьков, и следует допустить существование условий, заставляющих микроб многократно видоизменяться. Не исключено, что это и большая изменчивость гетерохроматинового материала хромосомы 13 – явления взаимо-

связанные и именно диффузный гетерохроматин хромосомы 13 у краснохвостой песчанки является ответственным за восприимчивость к инфекции звеном генома. Ранее нами (Коробицына, Картавцева, 1988, 1988а; Якименко, Коробицына, 1988) выдвинута аналогичная гипотеза относительно функции гетерохроматинового материала полуденной песчанки и домашних мышей. Данное предположение носит гипотетический характер и, несомненно, нуждается в дальнейшей тщательной проверке.

Проведенный анализ выявил внутривидовую стабильность G-сегментации хромосом и изменчивость гетерохроматиновых структур в кариотипе краснохвостых песчанок.

Как и ряд иных видов песчанок, *M. libycus* имеет целиком гетерохроматиновую пару хромосом (№ 13), в которой выявлено 5 типов гетерохроматина. Характер внутривидового полиморфизма этой пары позволяет предположить, что в каждом подвиде фиксировался самостоятельный ее вариант. Такая специфика может быть следствием приспособления к определенным экологическим условиям или отражением эволюционной истории вида.

Цитогенетические данные подтвердили обоснованность выделения нового подвида *M.l. afghanus* Pavlinov, 1987 и указали на то, что вслед за Аргиропуло (1940) необходимо вернуться к сравнительно-морфологическому анализу *M.l. heptneri* с тем, чтобы дать его диагноз. Следует также прибегнуть к детальному морфологическому сравнению всех закавказских краснохвостых песчанок.

Предложены и обсуждены вероятные пути заселения краснохвостыми песчанками их современного ареала.

Ранее проведенный анализ собственных и литературных данных о кариологии всего подсемейства Gerbillinae позволил высказать мнение о большой роли преобразований гетерохроматина в эволюции кариотипа песчанок (Коробицына, Картавцева, 1984). Теперь предложена гипотеза о весомом значении в возникновении разнообразия гетерохроматинового материала постоянных контактов песчанок с природно-очаговыми инфекциями, что не могло не отразиться на их эволюционной судьбе.

Условные обозначения на рисунках

1 – 2 км западнее Кара-Тепе, юго-западные склоны Иорского плоскогорья (Западный Джейранчель (Азербайджан) – 2 ♂♂, 8 ♀♀; 2 – 55 км к юго-востоку от г. Мингечаур; Ширванская равнина – 12 ♂♂, 5 ♀♀; 3 – 21 км юго-восточнее. Ждановск, Мильская равнина – 4 ♂♂, 3 ♀♀; 4 – 32 км северо-восточнее в пос. Физули, Мильская равнина (левый берег р. Аракс) – 1 ♂, 2 ♀♀; 5 – окрестности пос. Агджабеди (левый берег р. Аракс) – 3 ♂♂, 6 ♀♀; 6 – 3 км юго-западнее пос. Перекачка, Муганская равнина (правый берег р. Аракс) – 3 ♂♂, 2 ♀♀; 7 – окрестности пос. Нефтечалы, Сальянская степь – 3 ♂♂, 2 ♀♀; 8 – 5 км северо-западнее пос. Гобустан (левый берег р. Кура) – 3 ♂♂, 2 ♀♀; 9 – окрестности пос. Вишневка, Апшеронский п-ов 4 ♂♂, 1 ♀; 10 – 80 км северо-северо-западнее пос. Кульсары Гурьевской обл., Казахстан – 1 ♂, 4 ♀♀; 11 – окрестности г. Мубарек, Узбекистан (пески Кызылкум) – 2 ♀♀; 12 – юго-восточная граница заповедника "Тигровая балка", Таджикистан – 3 ♂♂, 2 ♀♀; 13 – 20 км северо-восточнее пос. Жован-Тобе Чимкентской обл., Казахстан – 3 ♂♂, 2 ♀♀; 14 – 10 км северо-западнее пос. Баканас. Казахстан (пески Сары-Ишикотрау) – 1 ♂, 2 ♀♀; 15 – 2 ♂♂, 2 ♀♀ – Северная Африка (особи, родившиеся в Московском зоопарке).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекперов Х.М., Ерофеева С.Н., 1981. Сравнительный анализ морфологических различий двух популяций краснохвостых песчанок из Азербайджана // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М.: С. 29–31.
- Алиев М.Н., 1969. Возбудитель чумы и условия его существования в Восточном Закавказье // Автореферат докт. дисс. Баку. С. 1–36.
- Ахундов М.Г., Бабеншиев В.П., Бочарников О.Н. и др., 1960. Характеристика течения эпизоотий чумы в Азербайджане в 1953–1958 гг., опыт работы с ними и перспективы ликвидации природного очага // Тр. Армянск. противочумн. ст. Ереван. 1. С. 79–101.
- Верещагин И.К., 1959. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: Наука. С. 1–703.
- Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., 1969. Сравнительная кариология высших песчанок (роды *Meriones* и *Rhombomys*, Gerbillinae, Rodentia) // Млекопитающие (эволюция, кариология, систематика, фаунистика). Новосибирск, 117–120. – 1970. Материалы по сравнительной кариологии песчанок // Цитология. Т. 12. С. 152–157.
- Геология СССР, 1972 / Ред. А.В. Сидоренко. М.: Недра. Т. 47. С. 1–518.
- Гептнер В.Г., 1940. Фауна песчанок Ирана и зоогеографические особенности малоазиатско-ирано-афганских стран // Нов. мем. Моск. о-ва испыт. природы. Вып. 20. С. 1–72. – 1948. О систематических взаимоотношениях некоторых африканских форм песчанок (Gerbillidae, Mammalia, Glires) с азиатскими // Докл. АН СССР. Т. 63, № 3, С. 329–332.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К., 1963. Млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 1–638.
- Гумилев Л.Н., 1980. История колебаний Каспия за 2000 лет (с IV в. до н.э. по XVI в. н.э.) // Колебания увлажненности Арало-Каспийского региона в голоцене. М.: Наука. С. 32–47.
- Даль С.К., Голубев П.Д., Лобанова Т.И., Джумухадзе И.М., 1977. К вопросу о путях заселения краснохвостыми песчанками Восточного Закавказья // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М. С. 78–81.
- Копкин Б.П., 1981. Специфическое изменение кариотипа в клетках, резистентных к колхицину // Генетика. Т. 17. № 2. С. 308–312.
- Коробицына К.В., Картавцева И.В., 1984. Некоторые проблемы эволюции кариотипа песчанок подсемейства Gerbillinae Alston, 1979 (Rodentia, Cricetidae) // Эволюционные исслед. Макроэволюция. Владивосток: ДВО АН СССР, 113–139. – 1988. Изменчивость и эволюция кариотипа песчанок (Rodentia, Cricetidae, Gerbillinae). Сообщ. 1. Хромосомная изменчивость полуденной песчанки // Зоол. журн. Т. 67, вып. 12. С. 1889–1899. – 1988а. Цитогенетические аномалии синантропных популяций домовых мышей // Тр. Всес. совещ. по грызунам. Грызуны. Свердловск: Уральск. отд. АН СССР. Т. 3. С. 103–104.
- Левина А.А., 1960. К вопросу о латентной чуме краснохвостых и больших песчанок Туркмении. Сообщ. 1. Характеристика течения латентного инфекционного процесса // Вопр. очаговости и эпизоотии чумы в Туркмении. Ашхабад. С. 241–258.
- Мамед-заде У.А., Михайлова Р.С., Петросян Э.А., 1959. Сезонные изменения чувствительности к чуме краснохвостой песчанки Азербайджана и их связь с некоторыми эколого-физиологическими особенностями этого грызуна // Природн. очаговость и эпидемиология особо опасных инфекционных заболеваний. Саратов. С. 387–398.
- Мамедов Э.Д., 1980. Изменение климата среднеазиатских пустынь в голоцене // Колебания увлажненности Арало-Каспийского региона в голоцене. М.: Наука. 170–175. – 1982. Плувиалы и ариды позднелиоценовой и голоценовой истории пустынь СССР и сопредельных стран // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука. С. 5–270.
- Мамедов Э.Д., Трофимов Г.Н., 1986. Голоценовые pluвиальные озера пустынь Закаспия // Бюлл. комиссии по изуч. четвертичн. периода. М.: Наука. Т. 55. С. 102–106.
- Павлинов И.Я., 1982. Видовые названия песчанок группы *libycus* – *erythrounus* – *shawicaudatus* (Rodentia, Gerbillinae, Meriones) // Зоол. журн. Т. 51, вып. 11. С. 1766–1768.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л., 1987. Систематика млекопитающих СССР: МГУ. С. 1–284.
- Петров В.С., Шмутер М.Ф., Ильинская В.Л., 1960. Эколого-эпизоотологическое районирование Среднеазиатского пустынного очага чумы // Конф. по вопр. зоогеогр. суши: Тезисы докл. Алма-Ата. С. 103–105.
- Плетнева Н.А., 1957. К вопросу течения чумного процесса у краснохвостых песчанок // Тр. Туркменск. противочумн. станция. Ашхабад. Т. 1. С. 49–52.
- Погосянц Е.Е., 1981. Новое в цитогенетике рака // Генетика. Т. 17, № 12. С. 2087–2104.
- Талыбеков А.Н., Исаева Э.В., 1981. О некоторых особенностях распространения эпизоотий чумы на Апшеронском полуострове в 1976–1978 гг. // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. Тезисы докл. II Всес. совещ. по экол. и мед. значению песчанок – важнейших грызунов аридной зоны. Алма-Ата – М. С. 296–297.
- Хесин Р.Б., 1985. Непостоянство генома. М.: Наука. С. 1–472.
- Эйгелис Ю.К., 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления очагов чумы. Саратовск. ун-т. С. 1–262.

- Эйгелис Ю.К., Лобанова Т.И., Ахундов М.Г., 1974. Ареал и зональность распределения краснохвостой песчанки (*Meriones erythourus* Gray) в Азербайджане // Териология. Новосибирск: Наука (Сибирск. отд.). Т. 2. С. 177–185.
- Якименко Л.В., Коробицына К.В., 1988. Редкий вариант хромосомы I у домашней мыши: наличие двух дополнительных гетерохроматиновых сегментов // Генетика. Т. 24. № 2. С. 376–378.
- Baltazard M., 1959. Nouvelles donnees sur la transmission in terhumaine de la peste // Bull. Acad. Med. V. 143. P. 517–522.
- Benazzou T., Viegas-Pequignot E., Petter F., Dutrollaux B., 1982. Phylogenie chromosomique de quatre especes de *Meriones* (Rongeur, Gerbillidae) // Ann. de Genetique. V. 25. № 1. P. 19–24.
- Biedler J.L., Spengler B.A., 1976. A novel chromosome abnormality in human neuroblastome and antifolate-resistant Chinese hamster cell lines in culture // J. Nat. Cancer. Inst. V. 57. P. 683–687.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S., 1951. Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London. P. 1–810.
- Matthey R., 1953. Les chromosomes des Muridae // Rev. Suisse de Zool. V. 60. P. 225–283.
- Petter F., 1961. Repartition geographique et ecologie des rongeurs desertiques (du Sahara occidentale a L'Iran oriental) // Mammalia. V. 25. P. 1–222.
- Seabright M., 1971. A rapid banding technique for human chromosomes // Lancet. V. 11. № 7731. P. 971–972.
- Sumner A.T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exptl. Cell. Res. V. 75. P. 304–306.
- Traut W., Winking H., 1983. Characterization of a new type of heterochromatin in the mouse // Hereditas. V. 98. № 1. P. 1–157.
- Traut W., Winking H., Adolph S., 1984. An extra segment in chromosome I of wild *Mus musculus*: a C-band positive homogeneously staining region // Cytogenet. and Cell Genet. V. 38. P. 290–297.
- Дальневосточный научно-исследовательский
биолого-почвенный институт РАН,
Владивосток
- Поступила в редакцию
26 сентября 1991 г.

K.V. KOROBITSINA, I.V. KARTAVTSEVA

VARIABILITY AND EVOLUTION OF KARYOTYPE IN GERBILS
(RODENTIA, CRICETIDAE, GERBILLINAE).
2. HETEROCHROMATIN AND ITS INTRASPECIFIC AND INTRAPOPULATION VARIATIONS
IN RED-TAILED LIBYAN JIRD *MERIONES LIBYCUS*

Institute of Biology and Pedology, Russian Academy of Sciences, Vladivostok

Summary

Intraspecific and intrapopulation polymorphism of the 13th heterochromatin chromosome in red-tailed libyan jird was studied, using differential staining. Five types of heterochromatin are described. Combinations of these types produce ten variants of the chromosome. In each subspecies its own specific variant is fixed, *M.l. caucasicus* found to be an exclusion since infra- and interpopulation polymorphism was revealed in this species. Probable routes of the species dispersion are discussed taking into account the pattern of geographic distribution of variants of the 13 chromosome. Hypothesis is suggested maintaining interconnection between contacts of the species with local infections and evolution of heterochromatin structure of its karyotype.