

Э. А. ГИЛЕВА

**ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У ДВУХ БЛИЗКИХ ФОРМ
СУБАРКТИЧЕСКИХ ПОЛЕВОК (СЕВЕРОСИБИРСКОЙ ПОЛЕВКИ
И ПОЛЕВКИ МИДДЕНДОРФА)**

(Представлено академиком С. С. Шварцем 27 V 1971)

Картиотип *Microtus middendorffi* был впервые описан Маттейем в 1961 г. ⁽¹⁾. Более точное и подробное цитотаксономическое исследование полевки Миддендорфа и близкой к ней северосибирской полевки (*M. hyperboreus*) провели Ляпунова и Кривошеев ⁽²⁾, высказавшие предположение о существовании у обеих форм множественных половых хромосом. Однако уже в нашем предварительном сообщении упоминалось, что изменчивость картиотипов полевки Миддендорфа и северосибирской полевки сводится лишь к полиморфизму по самой крупной аутосоме ⁽³⁾. В настоящей работе приводится уточненное описание полевки Миддендорфа и северосибирской полевки, а также результаты исследования хромосомного полиморфизма у полевки Миддендорфа в природных и лабораторных условиях.

Было проведено подробное изучение хромосомных наборов у 10 особей полевки Миддендорфа (5 самцов и 5 самок) и 14 особей северосибирской полевки (7 самцов и 7 самок) из лабораторной колонии, полученной от 5 самцов и 4 самок полевки Миддендорфа с Южного Ямала и двух пар северосибирской полевки из района среднего течения р. Адычи (приток р. Яны). Для исследования хромосомного полиморфизма было использовано еще 28 полевок Миддендорфа из лабораторной колонии и 24 — из южноямальской природной популяции. Препараты хромосом костного мозга приготавливали и обрабатывали по общепринятой методике.

На рис. 1 приведены хромосомные наборы самца полевки Миддендорфа и самки северосибирской полевки. У обеих форм диплоидное число хромосом равно 50; картиотип состоит из крупной метацентрической X-хромосомы, четко выделяющейся гетероморфной пары самых крупных аутосом, одной пары крупных субметацентрических, двух пар средних метацентрических и 40 акроцентрических и субтелоцентрических аутосом, которые мы считали одноплечими при определении числа хромосомных плеч. Y-хромосома не может быть идентифицирована на основе наших данных; судя по мейотическим конфигурациям, наблюдавшимся Маттейем ⁽¹⁾, она представляет собой относительно крупную субтелоцентрическую хромосому. Таким образом, картиотипы полевки Миддендорфа и северосибирской полевки сходны по основным признакам, что отмечалось и ранее ⁽²⁾. Однако известны случаи, когда углубленное изучение выявляло различия между хромосомными наборами, которые первоначально казались идентичными ⁽⁴⁾. Поэтому нами были измерены длины всех хромосом на 24 картиограммах полевки Миддендорфа и 21 картиограмме северосибирской полевки. Для приготовления картиограмм отбирали метафазные пластинки со сходной степенью спирализации. На основании измерений вычисляли центромерные индексы двуплечих хромосом и относительную длину каждой хромосомы (отношение ее длины к суммарной длине всех хромосом набора). Центромерные индексы соответствующих двуплечих хромосом оказались чрезвычайно близкими у сравниваемых форм (например, центромерный индекс X-хромосомы у полевки Миддендорфа равен в среднем 46,7%, а у северо-

сибирской полевки 47%). Абсолютные размеры их хромосом также сходны и закономерно уменьшаются от 4,0μ до 0,9μ в обоих случаях. Практически одинакова и средняя суммарная длина всех хромосом набора: 87μ у полевки Миддендорфа и 86μ у северосибирской полевки. По относительной длине все хромосомы были разбиты на 5 групп, и распределение хромосом изучаемых полевок по этим группам сравнивалось с помощью критерия χ^2 для самок и самцов отдельно (табл. 1). Из табл. 1 видно, что у полевки Мид-



Рис. 1. Кариограмма и соответствующая ей метафазная пластинка самца полевки Миддендорфа (а) и самки северосибирской полевки (б). Оба животных гетерозиготны по I паре аутосом

дендорфа и северосибирской полевки нет достоверных различий в распределении хромосом внутри набора по относительной длине. Следовательно, все три дополнительных критерия (центромерные индексы, абсолютная длина и распределение хромосом по относительной длине) свидетельствуют о сходстве кариотипов полевки Миддендорфа и северосибирской полевки и подтверждают высказанное Ляпуновой и Кривошеевым ⁽²⁾ и нами ⁽³⁾ предположение о видовой общности сравниваемых форм. Правомерность их объединения в один вид убедительно доказывается также тем, что они легко скрещиваются и дают полностью плодовитых гибридов ⁽³⁾.

Таблица 1

Распределение хромосом полевки Миддендорфа и северосибирской полевки по относительной длине

Пол	Объект	Среднее число хромосом в наборе, имеющих относительную длину, ‰					χ^2	Число степеней свободы	Р (вероятность того, что различия случайны)
		> 26,0	26,0 — 22,0	21,9 — 18,0	17,9 — 14,0	< 14,0			
♂	Полевка Миддендорфа	7	9	11	12	11	57,74	64	> 0,70
	Северосибирская полевка	6	8	11	17	8			
♀	Полевка Миддендорфа	7	9	11	15	8	88,39	100	> 0,80
	Северосибирская полевка	7	8	10	16	9			

Примечание. Значения получены для 17 кариограмм в случае самцов и для 26 кариограмм в случае самок.

В работе Ляпуновой и Кривошеева сообщается о наличии пары малых спутничных хромосом у обеих полевок; мы обнаружили субтелоцентрические со спутниками лишь у северосибирской полевки (рис. 1). Длина нитевидной вторичной перетяжки, соединяющей спутник с длинным плечом хромосомы, сильно варьирует в клетках одного и того же животного. Поэтому в некоторых клетках спутники четко видны лишь у одного гомолога или, в редких случаях, не видны вовсе. Подобная интраиндивидуальная изменчивость длины вторичной перетяжки в малой субтелоцентрической

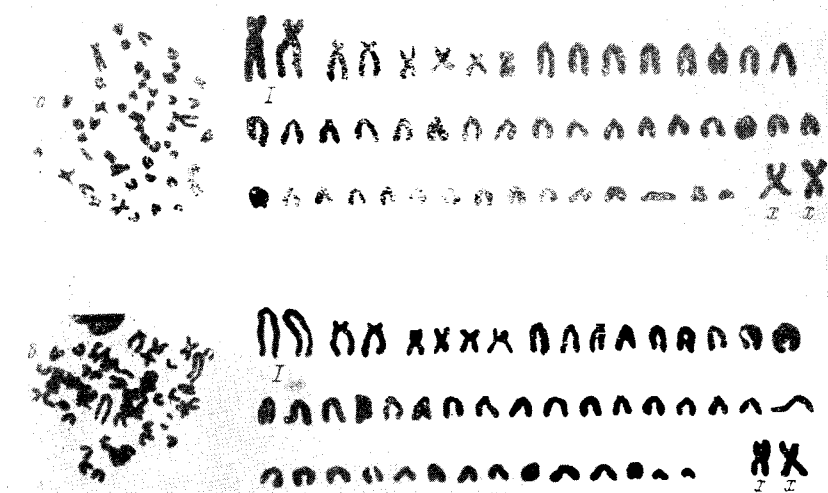


Рис. 2. Кариограмма и соответствующая ей метафазная пластинка самки полевки Миддендорфа: а — обе аутосомы I пары субметацентрические, б — акроцентрические

хромосоме наблюдалась у экономки (⁵); аналогичное явление хорошо известно и для акроцентрических хромосом человека (⁶). Тем не менее, у всех 14 изученных особей северосибирской полевки спутничные субтелоцентрические хромосомы были обнаружены в большинстве клеток, в то время как у 10 полевок Миддендорфа они не наблюдались ни разу (в среднем просматривали по 15 метафазных пластинок от каждого животного). Это различие нельзя считать межвидовым, но оно, вероятно, свидетельствует о начале дивергенции хромосомных наборов полевки Миддендорфа и северосибирской полевки.

Как указывалось выше, наши исследования не подтверждают существования у полевки Миддендорфа и северосибирской полевки множественных половых хромосом. Число хромосомных плеч у обеих полевок варьирует (57—59 у самцов, 58—60 у самок) вследствие полиморфизма самой крупной хромосомы. Она встречается в двух альтернативных формах — акроцентрической и субметацентрической, очевидно, в результате перичентрической инверсии. И среди самок, и среди самцов наблюдаются все три возможных типа гомозигот и гетерозигот по этой аутосоме. Их кариотипы представлены на рис. 1 и 2. При наличии же системы половых хромосом, предложенной Ляпуновой и Кривошеевым, было бы исключено, например, появление самок с кариотипом, приведенным на рис. 1б.

Поскольку гетероморфная аутосома легко идентифицируется даже на препаратах, полученных в полевых условиях, полевка Миддендорфа и северосибирская полевка могут служить объектами для исследования хромосомного полиморфизма в природных популяциях. Изучение частоты гомозиготных и гетерозиготных по инверсионной аутосоме особей полевки Миддендорфа было начато близ фактории Хадыта на Южном Ямале. При

сборе материала учитывалась возможная разнокачественность разных генераций полевок по относительной частоте структурных гомо- и гетерозигот. Подобная разнокачественность полевок разных генераций по ряду морфофизиологических показателей была показана для многих грызунов (⁷). Поэтому мы использовали полевок лишь одной, осенней, генерации. В июне — июле 1970 г. были отловлены 24 перезимовавшие полевки Миддендорфа (12 самцов и 12 самок), из костного мозга которых готовили

Таблица 2

Число гомозиготных и гетерозиготных по гетероморфной хромосоме полевок Миддендорфа из природной популяции и лабораторной колонии

Место отбора материала	Число полевок		
	гомозиготных по акроцентрической хромосоме	гетерозиготных	гомозиготных по субметацентрической хромосоме
Природная популяция	1(3)	15(11)	8(10)
Лабораторная колония	9(11)	23(19)	6(8)

Примечание. В скобках приведены величины, вычисленные по уравнению Харди-Вайнберга.

препараты хромосом. Для сравнения было взято 38 двух-трехмесячных полевок из лабораторной колонии, родившихся в августе — сентябре 1970 г. В табл. 2 приводится число особей, гомо- и гетерозиготных по инверсионной хромосоме, а также соответствующие величины, вычисленные по уравнению Харди-Вайнберга. Объем материала недостаточно велик, однако из табл. 2 видно, что наблюдается некоторое повышение частоты гетерозигот по сравнению с ожидаемой по Харди-Вайнбергу, особенно в природной популяции. Гомозиготы по акроцентрической хромосоме там почти отсутствуют. Можно предполагать, что в природных условиях происходит отбор в пользу гетерозигот, тем более, что среди виварных животных доля гомозигот по акроцентрической хромосоме была гораздо выше, а преобладание гетерозиготных особей не так значительно. Но для решения вопроса о селективном значении инверсионного полиморфизма у полевок Миддендорфа требуется более обширный материал из природных популяций. У черной крысы, система внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма которой изучена более подробно по сравнению с другими млекопитающими, преимущества структурных гетерозигот, по-видимому, нет (⁸).

Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР
Свердловск

Поступило
5 V 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. Matthey, K. Zimmermann, Rev. suisse Zool., 68, 63 (1961). ² Е. А. Ляпунова, В. Г. Кривошеев, Млекопитающие. Эволюция, кариология, фаунистика, систематика, Новосибирск, 1969, стр. 146. ³ А. В. Покровский, В. Г. Кривошеев, Э. А. Гилева, Экология, № 1, 103 (1970). ⁴ M. J. D. White, Ann. Rev. Genetics, 3, Palo Alto, Calif., 75 (1969). ⁵ K. Fredga, U. Bergström, Hereditas, 66, 145 (1970). ⁶ К. Н. Гринберг, Основы цитогенетики человека, М., 97 (1969). ⁷ С. С. Шварц, В. Г. Ищенко и др., Журн. общ. биол., 25, № 6, 417 (1964). ⁸ T. H. Yosida, K. Tsuchiya, K. Moriwaki, Chromosoma, 33, № 1, 30 (1971).