

А. И. КОЗЛОВСКИЙ

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИЯ СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫХ ПОДВИДОВ КОПЫТНЫХ ЛЕММИНГОВ

(Представлено академиком Д. К. Беляевым 28 VIII 1974)

По наиболее распространенным таксономическим представлениям копытный или ошейниковый лемминг *Dicrostonyx torquatus* Pall. рассматривается как политический вид с циркумполярным ареалом, причем на территории Евразии обычно признают существование 4 подвидов (1), а в Северной Америке их насчитывают до 12 (2). Однако недавно опубликованные сообщения о диплоидных числах 5 североамериканских подвидов копытных леммингов (3) и номинального подвида с Полярного Урала (4) свидетельствуют о значительной внутривидовой кариологической дифференциации. Эти в известной степени довольно неожиданные факты стимулируют дальнейшее кариологическое обследование других подвидов *D. torquatus*. Ниже приводятся описания хромосомных наборов материкового и островного подвидов, обитающих в Магаданской области, а также частично затрагиваются вопросы систематики и зоогеографии копытных леммингов. Исследованы: *D. t. chionopaes* G. Allen из Чаунского района (1 самец, 5 самок) и *D. t. vinogradovi* Ognev с о. Врангеля (1 самец, 1 самка). Препараты метафазных хромосом получены из костного мозга.

Dicrostonyx torquatus vinogradovi

В диплоидном наборе 28 хромосом, $N.F.=54$. Хромосомы представлены тремя морфологическими типами: мета-, субмета- и субтелоцентрические (рис. 1). Из 6 пар метацентрических аутосом у первых 2 пар размеры и положение центромер почти совпадают, поэтому их гомологи достоверно не идентифицируются. Среди хромосом этого морфологического типа заметно выделяется 3-я пара, будучи значительно меньше предыдущих и намного крупнее последующих пар. Метацентрические аутосомы 4-й и 5-й пар примерно одинаковы как по размерам, так и по положению центромер. Аутосомы 6-й метацентрической пары крайне мелки и часто выглядят сильно конденсированными образованиями (рис. 1а) с неясным положением центромеры. Однако на некоторых пластинках, обычно со слабо спирализованными хромосомами, удается не только определить их морфологический тип, но и рассмотреть спутники (рис. 1б).

Группа субметацентрических хромосом также представлена в наборе 6 парами. Первые 4 пары имеют довольно сходные размеры и очень незначительно отличаются друг от друга положением центромер. Весьма своеобразна 5-я пара субметацентрических аутосом, по существу представляющая собой переходный тип от субмета- к субтелоцентрическим хромосомам (среднее соотношение плеч 2,88). Последняя пара хромосом этого морфологического типа по размерам намного уступает предыдущим парам.

Пара субтелоцентрических аутосом, единственная в кариотипе, выявляется просто. Гетерохромосомы парные, субметацентрические: X от длинны гаплоидного набора в среднем составляет 7,84%, а Y 4%.

Популяция копытных леммингов из Чаунского района оказалась полиморфной. В диплоидных наборах у 6 исследованных особей содержалось от 57 до 60 хромосом. Полиморфизм обусловлен вариабельностью числа микрохромосом и детально будет обсужден в специальном сообщении. Здесь же приводится только описание каротиона самки с наименьшим диплоидным числом, равным 57, зафиксированным в рассматриваемой популяции (рис. 2).

В диплоидном наборе самки постоянно присутствуют 9 метацентрических хромосом, из них первые 4 обычно крупнее последующих и могут быть сгруппированы в пары. Остальные метацентрические хромосомы сходной морфологии, очень мелкие и рассматриваются нами как микрохромосомы. Наиболее примечательна в кариотипе группа из 48 субтело- и телоцентрических хромосом самых разнообразных размеров. В составе ее, по-видимому, находятся и половые хромосомы, но обычными методами кариологического анализа они не выявляются. Число больших плеч хромосом в диплоидном наборе данной самки, с учетом метацентрических микрохромосом, равно 66.

Итак, хромосомные наборы у северо-восточных подвидов копытных леммингов оказались столь несхожими, что при сравнении не удалось выделить хотя бы какие-то сближающие их признаки, как этого следовало ожидать, учитывая географическое положение рассматриваемых форм. Опуская менее существенные кариологические различия между подвидами, обратим внимание лишь на самые главные: крайне разные диплоидные числа (28; 57—60) и N.F. (54; 66—72), иные морфологические составы и соотношения типов хромосом, входящих в наборы.

Напротив, после анализа хромосомных наборов северо-восточных подвидов и копытных леммингов из других мест ареала (^{3, 4}) появилась возможность для некоторых обобщений. Прежде всего, у обоих материковых палеарктических подвидов (*D. t. chionopaes*, *D. t. torquatus*) наблюдается явное сходство кариотипов, в которых преобладают самые разные по величине субтело- и телоцентрические хромосомы при весьма небольшом числе довольно мелких метацентрических. В популяциях этих подвидов отмечен хромосомный полиморфизм. Их хромосомные наборы построены по единому плану, однако отнюдь не идентичны; различия весьма существенные, но не столь разительные, как между северо-восточными подвидами. Наиболее важными и обращающими на себя внимание у данных подвидов являются различия в диплоидных числах (45—51; 57—60), а также в форме половых хромосом.

Сопоставление хромосомных наборов копытных леммингов острова Врангеля и Северной Америки (³) приводит к мысли о их генетической близости, основанной на единой структуре кариотипа, сходном N.F., несмотря на довольно разные диплоидные числа. Следует отметить, что лемминги о. Врангеля имеют самое низкое диплоидное число, зафиксированное до сих пор в роде *Dicrostonyx*, в то время как у кариологически обследованных подвидов *D. torquatus* из Северной Америки в диплоидных наборах от 30 до 44 хромосом при N.F., варьирующем от 50 до 55 (^{3, 5}). Из североамериканских подвидов к копытному леммингу о. Врангеля, как нам кажется, генетически наиболее близок *D. t. nelsoni* ($2n=30$) с полуострова Стьюарда.

Из 16 подвидов *D. torquatus*, выделяемых на территории Голарктики, для половины подвидов известны описания хромосомных наборов или, по крайней мере, диплоидные числа. У обследованных подвидов можно отметить 2 типа хромосомных наборов: «азиатский тип» представляется более древним, а возможно даже исходным и известен пока лишь у пары материковых палеарктических подвидов (*D. t. chionopaes*, *D. t. torquatus*); «североамериканский тип» характерен для 5 неарктических подвидов (³)

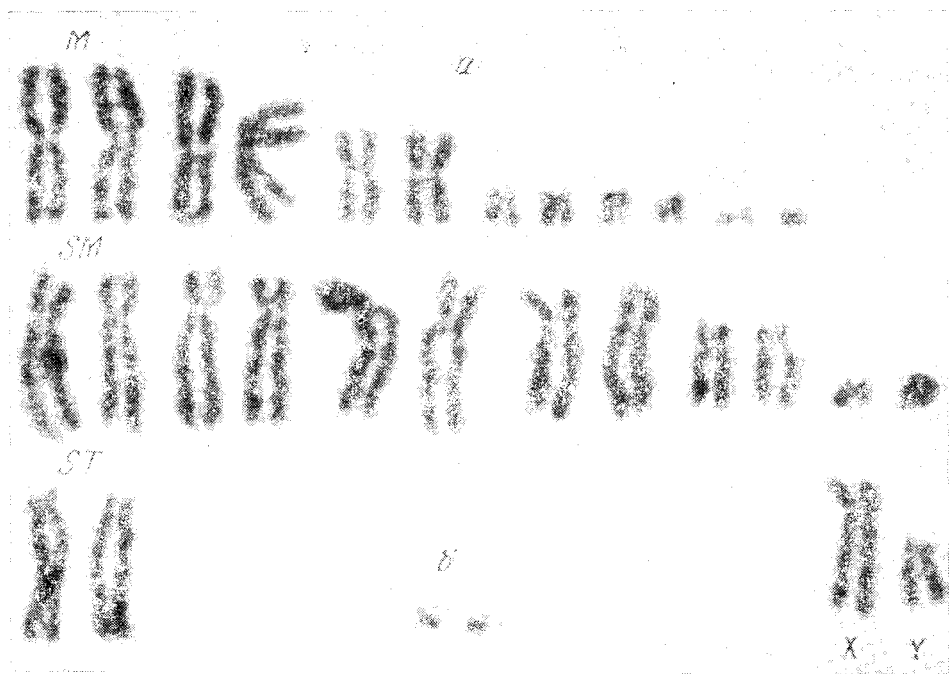


Рис. 1. Кариотип (а) самца *Dicrostonyx torquatus vinogradovi* с острова Врангеля; б — 6-я пара метацентрических аутосом с другой метафазной пластинки, где их форма видна лучше

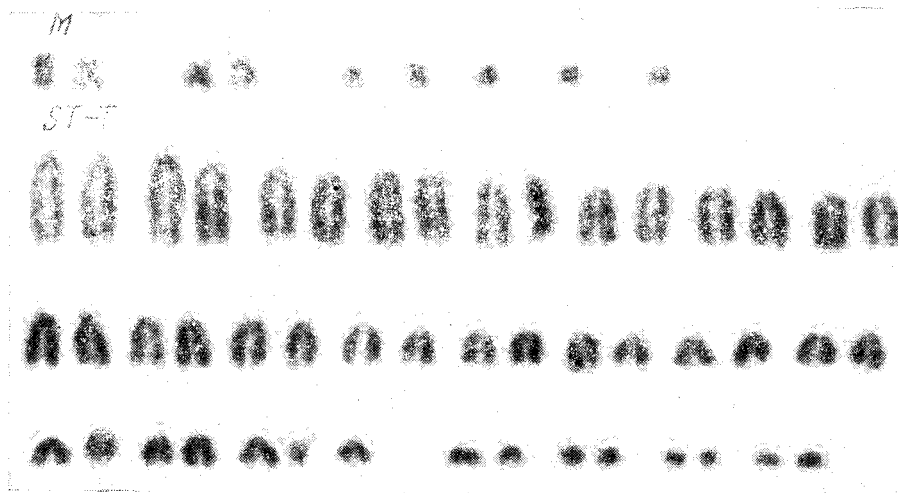


Рис. 2. Кариотип самки *Dicrostonyx torquatus chionoraes* из полиморфной популяции Чаунского района Магаданской обл.

и копытного лемминга с о. Врангеля. Следует подчеркнуть, что северо-восточные подвиды копытных леммингов по хромосомным наборам представляют крайние варианты выделяемых типов.

Анализируя хромосомные наборы «азиатского типа», можно лишь косвенно предположить, что весомые кариологические различия, наблюдаемые у палеарктических материковых подвидов, являются не только индикаторами происходящей дифференциации, но и одновременно служат механизмами, обеспечивающими генетическую изоляцию этих форм друг от друга в природе, на стыке ареалов.

Обстоятельные наблюдения над неарктическими копытными леммингами показали, что гибридизация между *D. t. stevensoni* и 4 другими подвидами с «североамериканским типом» хромосомного набора (*exsul, nelsoni, rubricatus, richadsoni*) не идет дальше первого поколения (²). В связи с этим вполне убедительными выглядят заключения (³) о том, что неарктические подвиды следует считать группой близких, но репродуктивно изолированных, самостоятельных видов в составе надвида *D. torquatus*.

Что же представляют собой, с точки зрения систематика, хромосомные типы копытных леммингов? На этот вопрос пока вряд ли можно ответить однозначно. Если бы речь шла об определении систематического статуса только северо-восточных форм, то, учитывая совершенно различные карิโอטיפы, хорошо выраженные отличия в окраске, а также в некоторых краниометрических признаках (⁴), их можно было бы, не опасаясь допустить ошибку, признать самостоятельными видами, причем генетически очень далекими. Обсуждаемая же ситуация весьма сложна, и, оперируя фактическими данными, можно лишь предполагать, что хромосомные типы соответствуют двум очень рано обособившимся от общего ствола ответвлениям копытных леммингов, одно из которых впоследствии дало ряд форм (видов) в азиатской части ареала, а другое — на американском континенте. Обитание на о. Врангеля копытного лемминга с «североамериканским типом» хромосомного набора является, очевидно, следствием миграции предковых форм данной популяции с территории Северной Америки, происшедшей в один из периодов существования Берингийского моста суши.

Лемминги с хромосомными наборами, соединяющими в себе черты обоих хромосомных типов, не обнаружены. Дальнейшие исследования карิโอטיפов у других подвидов *D. torquatus* с применением ряда биохимических методик, наряду с работами по краниологии и гибридизации, по-видимому, внесут ясность в систематику и зоогеографию видов рода *Dicrostonyx*.

Автор благодарен А. А. Меженному и Ф. Б. Чернявскому за предоставление леммингов с о. Врангеля.

Институт биологических проблем Севера
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Магадан

Поступило
28 VIII 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. М. Громов, Грызуны, В кн. Млекопитающие фауны СССР, т. 1, М.—Л., 1963.
² E. R. Hall, K. R. Kelson, The Mammals of North America, v. 2, N. Y., 1959. ³ R. L. Rausch, V. R. Rausch, Zs. Säugetierkunde, B. 37, 6, 372 (1972). ⁴ Э. А. Гилева, ДАН, т. 213, № 4, 952 (1973). ⁵ R. Matthey, Rev. suisse de zoologie, v. 62, 5, 163 (1954).
⁶ Ф. Б. Чернявский, Журн. общ. биол., т. 13, 4, 437 (1972).