

О ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ ПЛОСКОГОРНОЙ ПОЛЕВКИ ШИДЛОВСКОГО— *MICROTUS SCHIDLOVSKII*, ARGYROPULO 1933 (RODENTIA, CRICETIDAE) ИЗ ЗАПАДНОЙ АРМЕНИИ

М. Р. АХВЕРДЯН*, Н. Н. ВОРОНЦОВ**, Е. А. ЛЯПУНОВА**

*Институт зоологии АН РА, Ереван, **Институт биологии развития АН СССР, Москва

Представлены результаты кариологического анализа плоскогорной полевки Шидловского— *Microtus schidlovskii* Argyropulo и обсуждается вопрос о ее видовой самостоятельности. Хотя группа «socialis» характеризуется хромосомной однородностью (у всех представителей из различных точек географического ареала известно только $2n-NF=62$), тем не менее в популяции *M. schidlovskii* обнаружены две особи с $2n-NF=60$. Отмечается, что в группе «socialis» темпы морфологической эволюции опережают хромосомную. На основании полученных результатов делается вывод о том, что *M. schidlovskii* относится к «socialis», а не «guentheri» и является самостоятельным видом.

Անալիզարժեք ներկայացված են բարձրաշարժային Շիդլովսկու, արգյուպուլոյի *Microtus schidlovskii* Argyropulo կարիոտիպիկական վերլուծութիւնի արդիւնքները և քննարկուած է նրա տեսակային ինքնուրուշիւթիւնի հարցը: Չնայած «socialis» խումբը բնութագրված է քրոմոսոմային միաստարրութիւնով (ընդամենը ներկայացուցիչների մաս ախտահարական արեւելի տարրեր կետերից, հայտնի է միայն 2 · NF=62), այնուամենայնիւ «socialis» պոպուլյացիայում հայտնաբերվել են երկու տեսակային 2 · NF=60 կարիոտիպով: Նշվում է, որ «socialis» խմբում նեարեանական էվոլյուցիայի արագութիւնը գերազանցում է քրոմոսոմայինին: Ստացված արդիւնքների հիման վրա ենթադրութիւն է արվում այն մասին, որ *M. schidlovskii* պատկանում է «socialis» այլ ոչ թէ «guentheri» խմբին և հանդիսանում է ինքնուրուշ տեսակ:

The results of the karyological analyses of tableland voles of Schidlovskii *Microtus schidlovskii* Argyropulo, 1933 have being given and the question of its species independence is being discusse]. Although the group «socialis» is characterized with chromosomes homogenous (the whole individuals from different points of geographic area have only $2n-NF=62$), nevertheless two individuals with $2n-NF=60$ have found in the population *M. schidlovskii*. It is noted that the rates of morphological evolution passes ahead chromosomal in the «socialis» group. Based on the receiving results the following conclusion is done— *M. schidlovskii* is the independent species.

Полевки плоскогорная—хромосомы

Номеяклатурные замечания

Споры вокруг таксономического статуса плоскогорной полевки *Microtus schidlovskii* Argyropulo, 1933 возникли еще в начале 30-х годов, и до последнего времени среди систематиков не было единого мнения относительно ее видовой принадлежности и самостоятельности. Впервые плоскогорная полевка была обнаружена на территории

Армении в 1916 г. экспедицией Зельской опытной станции. Небольшое число животных было отловлено из Налбандской котловины и условно принято за *Microtus guentheri* Danford et Alston. В 1933 г. Арсиропуло [4] описал ее как *M. colchicus schidlovskii* Argyropulo. Однако в связи с тем, что термин "*colchicus*" был *nomen proprium* (кустарниковые полевки группы *Pitymys* была описана в 1914 г. как *Microtus (Arbustorum) rubellianus colchicus* Schidlovskii, Арсиропуло отказался от этого наименования и исправил его в 1935 г. [1] на *M. schidlovskii*, а в 1941 г. редуцировал ее к виду *Microtus socialis* alius [2]. Так как морфологический анализ показал более тесное сходство *M. schidlovskii* с малоазийской полевкой *M. guentheri*, чем с *M. socialis*, то впоследствии Шидловский [13] высказал мнение о том, что в этом районе на Налбандской и Ленизнаканской котловинах расположена часть ареала полевки из группы "*guentheri*" с неясными взаимосвязями между рассматриваемыми видами. Даль [9] также считал плоскогорную полевку Шидловского подвидом *M. guentheri* и отмечал ее приуроченность к степям и луговым степям Малой Азии и Закавказья, тогда как Громов [7] относит *M. schidlovskii* как подвид к *M. socialis*, но допускал, что она близка к самостоятельному виду *M. guentheri*. У Огнева [11] плоскогорная полевка фигурировала как *M. socialis schidlovskii*. На основании сравнительного изучения поведения *M. socialis* и *M. guentheri* (= *M. schidlovskii*) в лабораторных условиях Айрумян и др. [3] выделяли плоскогорную полевку в самостоятельный вид. Таким образом, различные авторы считают *M. schidlovskii* либо мелкой формой *M. guentheri*, либо подвидом *M. socialis*, либо самостоятельным видом, родственником мелким *socialis* Сирии и Ливана [8].

В предшествующих исследованиях были подробно описаны ареалы *M. guentheri*, *M. socialis* и *M. schidlovskii* [6, 9, 11, 13, 15, 23, 24]. Следует отметить лишь то, что *M. s. binominatus*, подвид аллопатрический *M. schidlovskii*, в Армении обитает на высотах 601—1400 м над ур. м. (восток и юго-восток), тогда как *M. schidlovskii* — на высотах 1400—1700 м над ур. м. (Западная Армения) [9]. *M. schidlovskii* представляет собой горный изолят, обособление которого было связано с подъемом Армянского нагорья в четвертичном периоде при сохранении ксерофитных группировок на отдельных его участках [6].

Данных по кариологии общественных полевок мало. В 50-х годах Маттеи описал кариотипы *M. guentheri* и *M. irani* — 2n=54 [20, 21]. Позднее была сделана дифференциальная окраска хромосом *M. guentheri* [15]. Громов и Палаков [8] на основании устного сообщения Г. Г. Фейгина приводят данные кариотипа *M. paradoxus* — 2n=62. Такое же диплоидное число известно для *M. s. nikolaevi* и *M. s. parvus* [10], *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* [4]. Несмотря на кариологическое сходство, закавказские *M. socialis* существенно отличаются друг от друга по морфологическим, экологическим и этологическим признакам, на закономерность которых указывали многие исследователи [3, 5, 8, 9, 11, 13]. При общем сходстве в окраске тела с другими формами *M. socialis*, *M. schidlovskii* характеризуются более темным

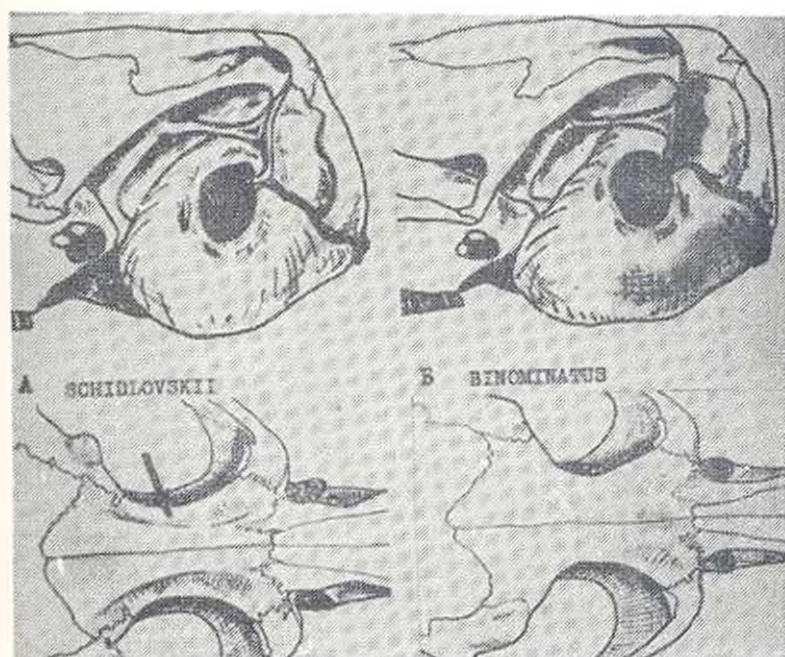


Рис. 1. Черепные отделы двух форм общественных полевок Закавказья. А. *M. s. schidlovskii*—мелкие слуховые барабаны и наличие межслухового гребня (стрелка); Б. *M. s. binominatus*—крупные слуховые барабаны и отсутствие межслухового гребня.

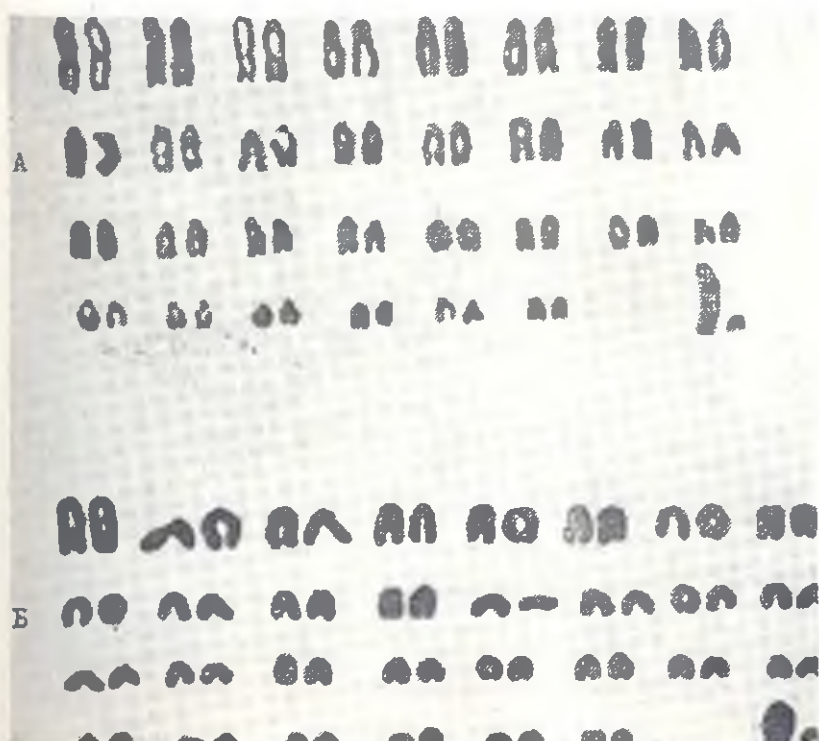


Рис. 2. Карิโอциты гамет общественных полевок ($2n = NF = 62$). А. *M. s. binominatus* (№ 21395, окрестности с. Нарывакар, севернее г. Берда 12 км); Б. *M. s. schidlovskii* (№ 21398, окрестности с. Мастера, севернее г. Талина, 6 км). Все животные из Армении.

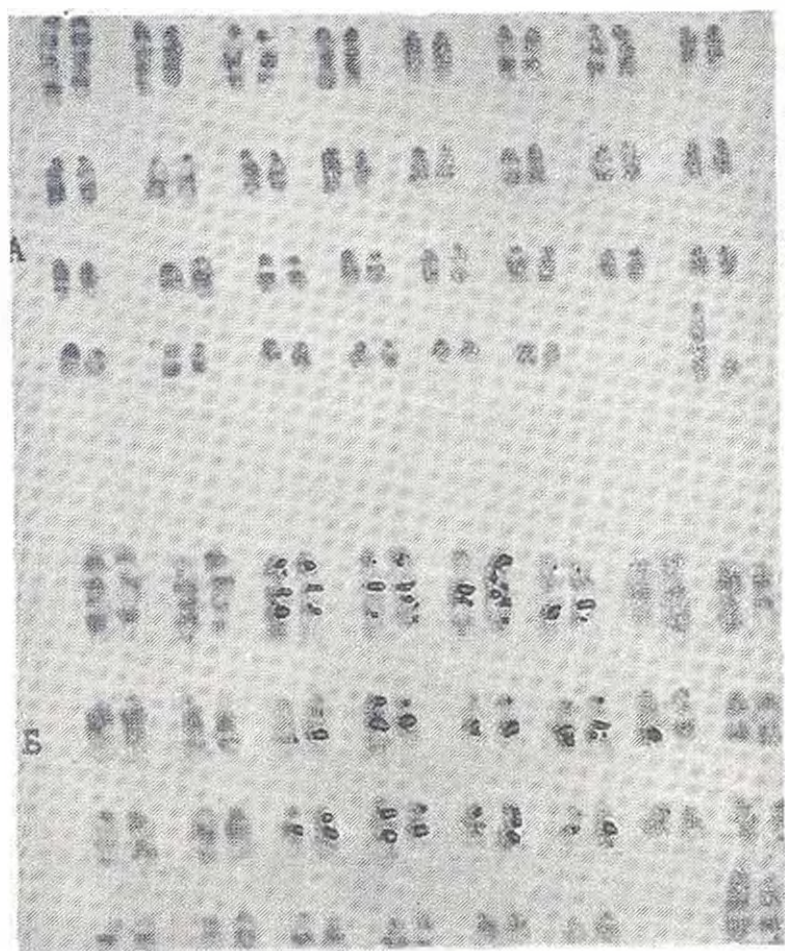


Рис. 3. G-окраска кариотипов общественных полвок: А) *A. M. schidlooski* (№ 2139), ♂, окрестности с. Мадара; Б) *A. M. s. bi-nomialis* (№ 21421), ♂, окрестности с. Нарциски. Все животные из Армении.

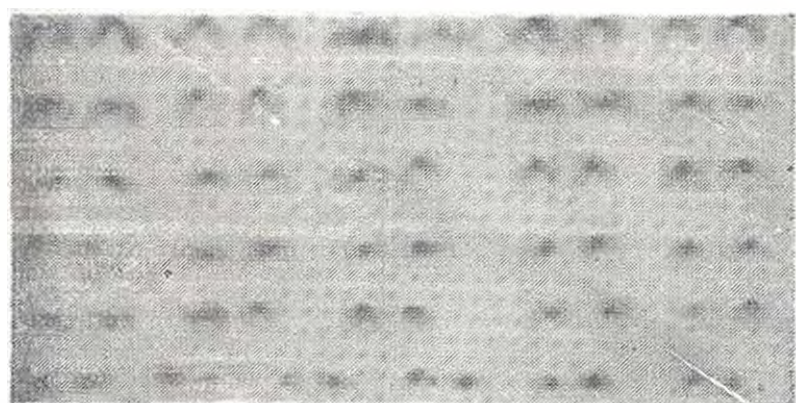


Рис. 4. С-окраска кариотипа общественной полвки из окрестности с. Мерик (№ 22733), ♀, Гялян, Азербайджан; $2n = 2N = 62$. У общественных полвок из других точек зрения не обнаружено отличий в локализации блоков С-гетерохроматина. Половые хромосомы не выделены.



Рис. 5. Тотальный препарат СК из сперматоцитов *M. schelloni* с $2n = NF = 60$ (№ 23158, ♂, окрестности с. Маастара, севернее г. Галина 6 км, Армения). А. Обилие под 29 СК—бивалентов и дисъюнкции хромосом X и Y—хромосомы (увел. 1,2 тыс.). Б. Дисъюнктивный положение хромосомы (фрагмент, увел. 10 тыс.).

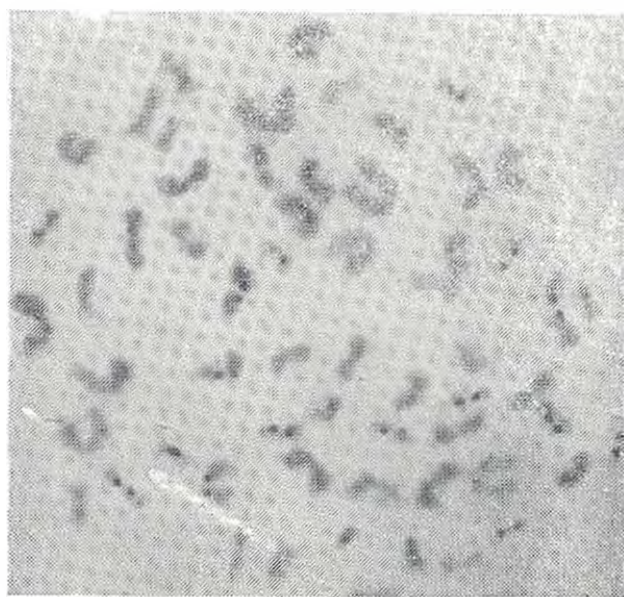


Рис. 6. Ag-NOR's-окраска хромосом самца *M. schidlovskii* ($2n=NF=60$) из окрестностей с. Мастара, Армения. Нами не обнаружено существенных различий в локализации и количестве ядрышковых организмов от общественных полевок с $2n=NF=62$ из других точек ареала. Половые хромосомы не выделены.

мехом. Существенны черепные отличия. Наиболее четкие признаки — мелкие слуховые барабаны у *M. schidlovskii* и более широкое межглазничное пространство у *M. s. binominatus* (рис. 1, А, Б). В строении жевательной поверхности верхних и нижних коренных зубов между *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* существенных отличий нет.

Экологические различия между *M. s. binominatus* и *M. schidlovskii* заключаются в том, что у первых большие сложные норы, в которых бывает до 10 гнездовых камер, до 44 наружных отверстий [9]. У *M. schidlovskii* норы проще. Обнаружены различия в продолжительности беременности, в размере помета, в длительности продуктивного периода и возрасте самок, приступающих к размножению [5, 9]. Экологические различия между *M. s. binominatus* и *M. schidlovskii* и их вертикальная приуроченность напоминают ситуацию с разными формами *M. guentheri*: в Греции этот вид живет в глубоких долинах, а в Ливане достигает высоты 2100 м [20, 23].

Материал и методика. Материалом служили плоскогорная полевка Шидловского *Microtus schidlovskii*, Аргуньско-1933 и закавказская общественная полевка *M. socialis binominatus* Ellerman, 1941. Материал собран во время летних и осенних полевых сезонов 1984—1987 гг. в составе экспедиционных отрядов Института биологии развития им. П. К. Кольцова АН СССР и Института зоологии АН Армении. Изучено 52 животных из 7 точек (таблица). Хромосомные пре-

Точки отлова животных, число исследованных особей и число хромосом для *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus*

Вид (подвид)	Точки отлова	Количество ♂	Количество ♀	Итого живот- ных
<i>Microtus schidlovskii</i> 2n = NF = 62 2n = NF = 60	Армения, окрестности с. Мастара (севернее г. Ташина 6 км)	7	5	12*
	Армения, окрестности с. Нор Кянк (с-з г. Артика 4 км)	8	5	13
<i>M. socialis binominatus</i> 2n = NF = 62	Армения, окрестности с. Паравакар (севернее г. Бердз 12 км)	6	3	9
	Армения, окрестности с. Вохчаберз (ю-в г. Еревана 6 км)	—	1	1
	Армения, окрестности с. Багратшен (южнее г. Агрум 6 км)	5	4	11
	Азербайджан, окрестности с. Азрик, Галмш	1	2	3
	Азербайджан, поселок с. Дашам 4 км	1	—	1

* Среди 12 животных *M. schidlovskii* две полевки имели кариотип 2n = NF = 60.

параты подготовлены по стандартной методике из клеток костного мозга [17], сделаны дифференциальная окраска хромосом—G, C, Ag-NOR⁺ [18, 25, 26]. У двух особей *M. schidlovskii* исследованы мейотические хромосомы (синхтонемные комплексы) с применением электронного микроскопа [16].

В этой статье мы не приводим обсуждения результатов гибридизации *M. schidlovskii* × *M. s. binominatus* и анализа СК стерильных самок первого поколения и считаем целесообразным опубликовать их в следующей работе. Однако эти результаты учтены при формировании выводов данной статьи.

Экспериментальная часть. Описание кариотипов и дифференциальная окраска хромосом.

Диплоидное число у *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* одинаково и равно 62. Все хромосомы в наборе представлены акроцентриками, образующими плавно убывающий по величине ряд (рис. 2). Половые хромосомы трудно выделить, но по результатам анализа СК X-хромосома—крупный акроцентрик, примерно второй по величине в наборе, Y-хромосома—одна из мелких акроцентрических хромосом.

Дифференциальная окраска не позволила установить отличий между кариотипами двух форм. G-окраска в целом показала идентичность хромосом *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* по рисунку полюс (рис. 3). Блоки прицентромерного гетерохроматина (C-окраска) присущи всем хромосомам набора, в том числе и половым хромосомам (рис. 4). Число ядрышковых организаторов (Ag-NOR's-окраска) довольно велико у обеих форм и равно 18—20. Они всегда локализованы в прицентромерной области хромосом.

При анализе хромосомных наборов *M. schidlovskii* у двух особей из окрестностей с. Мастара (в 6 км севернее г. Талина), мы обнаружили кариотипы с диплоидным числом меньшим, чем 62. Анализ митотических препаратов хромосом этих животных показал, что в подавляющем большинстве случаев метафазные пластинки имели 60 хромосом. Но оставались сомнения, связанные с технической стороной метода (возможные потери хромосом) и с тем, что для группы «*socialis*» не известен полиморфизм, связанный с уменьшением или увеличением числа хромосом. Поэтому обнаруженный факт был подвергнут тщательной проверке. Были приготовлены препараты мейотических хромосом одного из таких животных. Изучение СК подтвердило существование в природе 60-хромосомных особей—в пахитене мейоза было обнаружено 29 бивалентов и обособленно расположенные гетерохромосомы (рис. 5).

Была проведена дифференциальная окраска хромосом 60-хромосомных животных. К сожалению, небольшое число исследованных метафазных пластинок и невысокое качество большинства G-окрашенных препаратов не позволили тщательным образом сравнить кариотипы 60- и 62-хромосомных *M. schidlovskii* и установить, какая хромосомная пара подверглась транслокации. C-окраска не выявила существенных отличий от 62-хромосомной формы. Ag-NOR's-окраска показала, что около 20 хромосом набора в прицентромерной области имеют ядрышковые организаторы (рис. 6).

Обсуждение. Изучение процесса дифференцировки в группе общественных полевок Закавказья на примере *M. schidlovskii* и *M. s.*

binominatus позволило получить ответы на некоторые вопросы, связанные с эволюцией этой группы, в том числе вплотную подойти к определению таксономического статуса *M. schidlovskii*. Как уже отмечалось, между исследуемыми формами «*socialis*» существуют значительные морфологические различия. В то же время результаты кариологического анализа показали идентичность хромосомных наборов *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus*. Таким образом, в данном случае темпы морфологической эволюции значительно опережают хромосомную. По-видимому, немаловажную роль в морфологической дифференцировке *M. schidlovskii* сыграла ее длительная географическая изоляция, сказавшаяся на экологической, этологической и генетической обособленности вида. Трудно заключить, каким образом происходило видообразование, но ясно, что географическая изоляция прервала поток генов между изолированными популяциями и обусловила генетическую дивергенцию, произошедшую задолго до морфологических изменений.

Анализ хромосомных наборов позволил также сделать заключение, что *M. schidlovskii* принадлежит к группе «*socialis*», ($2n = NF = 62$), а не «*guentheri*» ($2n = 54$, $NF = 56$) [15, 21], как склонны были считать некоторые исследователи [9, 13], выявил 60-хромосомные особи, существование которых в природе было доказано во многом благодаря изучению СК мейотических хромосом и применению электронного микроскопа. Можно предположить, что появление 60-хромосомных *M. schidlovskii* из 62-хромосомных (карнотипы у обеих форм представлены только акроцентрическими хромосомами) произошло путем тандемных слияний хромосом без существенных потерь хромосомного материала. Известны три типа тандемных слияний: теломерные, центромерные и центромерно-теломерные [12, 19]. Во всех случаях происходит инактивация одной из центромер, что и определяет морфологию вновь образованной хромосомы. В случае с *M. schidlovskii*, по всей видимости, произошло центромерно-теломерное слияние двух пар аутозом.

Группа «*socialis*» характеризуется хромосомной однородностью. Одинаковое диплоидное число и морфология хромосом — $2n = NF = 62$ — присущи всем изученным ныне формам, за редким исключением отдельных особей *M. schidlovskii* с $2n = NF = 60$. Нельзя исключить, что среди плоскогорных полевых Шидловского 60-хромосомные экземпляры встречаются постоянно, однако существование «чистых» 60-хромосомных популяций этого вида представляется маловероятным.

Несмотря на хромосомную однородность, в группе «*socialis*» существуют четкие морфологические отличия между формами, а *M. paradoxus* и *M. schidlovskii* считаются самостоятельными видами [3, 10]. Полученные нами результаты не оставляют сомнений в видовой самостоятельности последней. Для таксономической оценки других форм полевых этой группы требуется тщательный гибридологический и кариологический анализ и возможно, что в дальнейшем они также получат видовой статус.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аргиропуло А. И. Тр. Азерб. микроб. ин-та, 5, 1, 1935.
2. Аргиропуло А. И. В кн.: Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., Определитель грызунов Фауна СССР. Млекопитающие, 1—241, М.—Л., 1941.
3. Айрумян К. А., Папанян С. Б., Матевосян Л. А. В кн.: Групповое поведение животных, II Всесоюзн. конфер. по поведению животных, 9—11, М., 1976.
4. Айрумян К. А., Ахвердян М. Р., Воронцов Н. И., Иванский С. Б. Тез. докл. IV съезда Всесоюзн. териол. общ., 1, 42—44, М., 1986а.
5. Айрумян К. А., Папанян С. Б., Матевосян Л. А., Айвазян С. А. Зоол. сборник, 20, 5—31, Ереван, 1986.
6. Верещасин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны, 1—703, М.—Л., 1959.
7. Громов И. М. В кн.: Громов И. М. и др. Млекопитающие фауны СССР, 1, 1—639, М.—Л., 1963.
8. Громов И. М., Поляков Н. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae), 3, 8, 1—504, Л., 1977.
9. Даль С. К. Животный мир Армянской ССР, 1, 1—415, Ереван, 1954.
10. Зыков А. Е., Загородник И. В. Вестн. зоологии, 5, 46—52, 1988.
11. Ознев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, 7, 1—706, М.—Л., 1950.
12. Раджабли С. И., Грифодатский А. С. В кн.: Цитогенетика гибридов, мутации и эволюция кариотипа, 232—248, Новосибирск, 1977.
13. Шидловский М. В. Определитель грызунов Закавказья, 1—12, Тбилиси, 1962.
14. Argyropulo A. Zicht. Säugetierkunde, 8, 3, 1933.
15. Belcheva P. G., Peshev Ts. H., Peshev D. Ts. Genetica, 52, 53, 45—48, 1980.
16. Dresser M. E., Moses M. J. Chromosoma, 76, 1—22, 1980.
17. Ford C. E., Hamerton J. L. Stain Technol., 31, 247—251, 1956.
18. Goodpasture C., Bloom S. E. Chromosoma, 53, 37—50, 1975.
19. Hsu T. C., Pathak S., Chen T. R. Cytogenet. and Cell Genet., 13, 41—49, 1975.
20. Lewis R., Lewis J. H. J. Zool., 153, 45—70, 1967.
21. Matthey R. Rev. Suisse Zool., 60, 225—283, 1953.
22. Matthey R. Rev. Suisse Zool., 64, 39—71, 1957.
23. Niehammer J., Krapp F. Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden. Acad. Verlag., 2, 1, 1—649, 1982.
24. Osborn D. J. J. Mammology, 43, 515—529, 1962.
25. Seabright M. Lancet, 2, 971—972, 1971.
26. Sumner A. T. Exp. Cell Res., 75, 304—306, 1972.

Поступило 5.I 1991 г.