АКАЛЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТИКИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

ЧЕРНОУСОВА Нина Федоровна

AHAJUS HOHYJALIJOHHON WEMEHYMBOCTU HOJEBOK TPYHHIN MICROTUS JULDASCHI-CARRUTHERSF

(03.00.16 - экология)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук Работа выполнена в даборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животних Уральского научного центра АН СССР.

Научные руководители:

член-корреспондент АН СССР, доктор биологических наук, профессор В.Н.БОЛЬШАКОВ,

нандидат биологических наук, старший научный сотрудник Э.А. IVII EBA

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук В.Н.ОРЛОВ, доктор биологических наук В.С.СМИРНОВ.

Ведущая организация - Киргизский государственный университет

Защита состоится " « « 1982 г. в ІЗ часов на заседании специализированного Совета К 002.05.01 по присуждению ученой степени кандидата наук в Институте экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР

8 mapta, 202).

миться в библиотеке Институ-УНЦ АН СССР.

anheur 1982 r.

O.M. C. CO SO)

ОБЦАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблеми. В настоящее время в связи с возросшим воздействием человека на окружающую природу всё большее значение приобретает познание закономерностей эволющии. Изучение процессов микроэволюции, которые легче наблюдать из-за их большей соизмеримости с деятельностью человека, должно помочь понять закономерности и механизмы процесса зволюции. Для этого необходимо накопить множество данных по реально осуществляемым в природе микроэволюционным собитиям, т.к. решать вопросы микроэволюции можно, лишь детально изучая конкретные группы животных. Особый интерес с этой точки эрения представляют животные горных районов, где вследствие значительной изоляции и разнообразных условий микроэволюци— онные изменения могут происходить особенно интенсивно. Сочетание комплекса методов при изучании дает возможность наиболее полно оценить характер внутри— и межвидовой дивертенции.

Цель и задачи работы. Выявить с помощью комплекса методов направление и степень популяционной изменчивости на примере горных полевок группы Microtus juldaschi-carruthersi
из трех географически отдаленных районов, изучив их кариотипы, морфологические, морфофизиологические и физиологические
признаки, а также характер роста тела, черепа и его частей
у этих животных. Одновременно была поставлена задача вынить
адаптационные особенности газообмена и показателей крови у
истинно горных животных на высоте и при спуске и разведении
их на равнине.

Научная новизна и значение работы. Впервые с помощью комплекса методов изучена внутри- и межпопуляционная измен-чивость горных полевок группы Microtus juldashi-carruthersi;

получение результати могут быть применены для оценки степения дивергенции и уточнения систематики полевок этой группы, таксономический ранг форм которых является спорным. Также проведено сравнение показателей крови и газообмена у животных на разных высотах и при разведении на равнине. Эти исследования дают возможность выявить некоторые особенности физиологии горных животных, позволяющие им активно функционировать на большой высоте, т.к. изучение механизмов адаптации животных и человека к горным условиям имеет важное практическое значение в связи с продолжающимся освоением горных районов.

<u>Публикации результатов исследования.</u> По теме диссертащии опубликовано печатных работ, находятся в печати.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлени: на региональном совещании Уральского и Башкирского отделений Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им.Н.И.Вавилова, Уфа,1979; на отчетных сессиях зоологических лабораторий Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск,1978,1980; на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск,1980,1981; на П Всесоюзной школе-семинаре по экологии горных млекопитающих, Свердловск,1981; на Ш съезде Всесоюзного териологического общества, Москва,1982.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 109 страницах машинописного текста и состоит из введения, 5 глав, ваключения, выводов и списка литератури, включающего 157 сточников, из них 53 на иностранных языках. Работа иллютрирована 14 рисунками и 14 таблицами.

СОЛЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность, определени цели и задачи исследования.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОЛИКИ

Работа проводилась в 1978-81 гг. на полевках группы містотия juldaschi-carruthersi, обитающих в горах Памиро-Алая и Тянь-Шаня, из трех районов; м.juldaschi (Severtzov, 1879) из окрестностей оз.Каракуль (Восточний Памир), м.сагruthersi (Thomas,1909) с Туркестанского хребта (Пахристанского перевала) и с гор Таласского Алатау из ваповедника АксуДжабаглы (перевал Кии-Каинды).

Часть работи – изучение каристипов, возрастной ввменчевости длини тела и черена и изучение морфологических и морфофизиологических признаков – была выполнена на животных лабораторных колоний, завезенных в разные годы из указанных трех районов и разводившихся в течение нескольких лет (ряда поколений) в стандартных условиях вивария.

Для анализа кариотипов препараты кромосом готовали из костного мозга общепринятым способом. С-окраску препаратов индупировали по методу Самнера (Summer, 1972).

Изучение возрастной изменчивости длини тела, черепа и его частей было проведено на 957 имвотных. Череп измерялся по общепринятой методике (Бобринский и др., 1965). Для анамеза весь материал был разбит на ІЗ возрастных групп: о первого месяща до года с интервалом І месящ, а все инвотные старше одного года объединены в одну возрастную группу – ІЗ. Кроме того, у всех полевок этих возрастных групп измерялась длина тела.

Для апроксимации кривых роста было использовано уравнение Берталанфи, примененное И.Е.Бененсоном к данному случаю без известных размеров в момент рождения.

Скорость роста оценивалась по этим апроксимированным кривым. Абсолютная скорость роста определялась как изменение признака за один месяц, а для оценки удельной скорости роста эта разница относилась к предыдущему месяцу в процентах. Для оценки величины черепа в одномесячном возрасте относительно достигаемых им максимальных размеров, вычислялось отношение

Кроме того, вычислялся индекс степени цефализации как отношение кондилобазальной длины к объему мозговой капсулы, умноженное на 100%.

Для морфофизиологических исследований взяты трехмесячные животные виварных колоний, рожденные в один сезон.

Непосредственно в природе проведено исследование ряда физиологических показателей у полевок с Таласского Алатау киргизской и арчевой в моле-августе 1980 г. и у памирской полевки из окрестностей оз.Каракуль в августе 1981 г. Исследовались следующие параметри: уровень потребления кислорода (02) в мл/г.час и показатели крови: число эритропитов и лейкопитов в I мм³ крови и число ретикулоцитов на 1000 эритропитов. Эти показатели изучались непосредственно в поле для арчевых полевок с Таласского Алатау в двух точках: на висобе 3000 м в.у.м. (перевал Кши-Каинди) — в месте отлова и на висоте 2000 м в.у.м. через неделю адаптации с момента их спуска с высоты 3000 м. На высоте 2000 м проводился отлов и обследование киргизских полевок. Памирские полевки с оз.Каракуль отлавливались и изучались на висоте 3914 м. Уровень

потребления 0₂ определяли в камере Калабухова (1951) /в которую для поглощения влаги помещали селикатель/ при температурах 15, 20, 23 и 25°C. Для подсчета показателей крови использовали обичные методы определения форменных элементов крони (Кост. 1975).

Исследованные в природе арчевые полевки были привезены в виварий института и часть из них обследована после двухмесячной адаптации к условиям равнини. Затем было получено первое (F_1) и второе (F_2) поколение от этих животных и проведено сравнение в F_1 по возрастам: в возрасте 1,2,3 месяца,—и сравнение воех изучавшихся физиологических показателей у арчевых полевок F_1 и F_2 и природных животных $(F_1 - X, XI, XII-1980 г., <math>F_2 - 30.Y-31.YI-1981$ г.).

У каракульских и туркестанских полевок (виварных колоний) определяли синтетическую активность костного мозга по включению тимидина в ДНК кроветворных клеток (Лайт, 1963; Коваль, 1977).

Чтобы оценить степень значимости различий между самками и самцами по физиологическим показателям, во всех случаях применяли t-критерий Стыхдента, а для оравнения видов использовали однофекторный дисперсионный анализ (Плохинский, 1961; Рокитский, 1961).

Chara II. CPARHEHUE KAPMOTMIND HOLLEROK IPVIIILI MICROTUS JULDASCHI-CARRUTHERSI

Хромосоми являются основными носителями наследотвенной информации и поэтому представляют первостепенный интерес для понимания эволиционных проблем. Сравнение внутри и межендовой изменчивости кариотипов позволяет проследить, как в раз-

них по систематическому положению группах хромосомные различия связаны с изменениями других признаков.

Как было установлено Э.А.Гилевой с соавт. (1977), диплоидное число хромосом у всех полевок этой группы равнялось 54, но они различались морфологией хромосом. В кариотипе памирской полевки из окрестностей озера Каракуль три пары аутосом (четыре больших субметацентрика и два малых метапентрика) и X-хромосома (большой метацентрик) являются двуплечими, все остальные хромосомы - акроцентрические (NF=58).

Туркестанская арчевая полевка имеет в каристипе четыре пары двуплечих хромосом: одна пара — большие субметацентрики, одна пара — оредние субметацентрики и две пары — малые метацентрики, остальные аутосомы акроцентрические. У этой формы полевок был обнаружен полиморфизм по одной из аутосом среднего размера. Из 44 изученных животных (23 самки и 21 самец) 31 было гомовиготно по субметацентрическому варианту, остальные 13 были гетеровиготны. Судя по результатам анализа С— и с—окрашенных хромосом (Гилева и др., 1982), этот полиморфизм является следствием перицентрической инверсии. Х и У-хромосомы у туркестанских полевок — акроцентрики большого и ореднего размеров, соответственно.

У таласских арчевых полевок (заповедник Аксу-Джабаглы) все хромосомы набора (кроме самой малой пары аутосом, которые являются субтелоцентриками) акроцентрические. Х-хромосома — вторая по величине хромасома — большой акроцентрик, У — акроцентрик средних размеров.

Таким образом, по морфологии кромосом для полевок группи м.juldaschi-carruthersi карактерна значительная степень межнонуляционной дифференциации, обусловленная хромосомными перестройками типа перицентрических инверсий. Формы различаются 3-4 перицентрическими инверсиями (Гилева и др., 1982).

Для более тщательного описания равнообразия хромосом мы применили метод С-окрашивания хромосом полевок из окрестностей оз.Каракуль, с Туркестанского хреста и Таласского Алатау, т.к. ранее рядом расот было показано, что отличия между кариотипами видов могут быть в значительной степени обусловлены различиями в количестве и локализации структурного гетерохроматина.

У арчевой полевки с Таласского Алатау все аутосоми, кроме 2-х пар самых малых хромосом набора, имеют прицетромерный гетерохроматин, причем семь пар аутосом имеют (по визуальной оценке) несколько более крупные блоки прицентромерного гетерохроматина, чем остальные хромосомы набора. У
Х-хромосомы блок прицентромерного гетерохроматина среднего
размера, У-хромосомы полностыю гетерохроматиновая, по величине она несколько меньше половины Х-хромосомы.

У туркестанской формы полевок прицентромерный гетерохроматин отсутствует только у одной пары малых метацентриков, все остальные хромосомы имеют блоки прицентромерного гетерохроматина. От таласской формы полевок кариотип туркестанских полевок отличается отсутствием хромосом с крупными блоками и признаками альтернативного характера: в кариотипе туркестанских полевок пара средних акроцентриков имеет инпа блоков по величине. У двух из шести изученных животных оба блока были одинаково крупного размера, а у четырех они заметно различались по величине. Интерстициальный блок гетерохроматина с промежуточным характером окрашивания (он окрашен менее интенсивно, чем центромерный гетерохроматин, но более интенсивно, чем эухроматин) обнаружен у пары крупных субметацентриков, в проксимальной части длинного плеча. Х-хромосома также имеет интерстициальный блок гетерохроматина, но интенсивность его окраски такая же как у центромерного гетерохроматина. У-хромосома полностью гетерохроматиновая, но в отличие от У-хромосоми таласской форми она более крупного размера: больше половины длины Х-хромосомы. Интенсивность окрашивания У-хромосомы по длине неравномерна.

Памирские полевки из окрестностей оз .Каракуль имеют такой же карактер С-окрашивания, как и полевки туркестанской фотмы. Отличие заключается лишь в отсутотвии прицентромерного гетерохроматина у пары больших субметацентриков. У пары средних акроцентриков интерстициальные блоки гетерохроматина также различаются по величине. Из 13 изученных животных у нвух обнаружено два крупных блока, у пяти животных у обоих томологов блоки одинакового небольшого размера, а у шести эта пара кромосом была гетероморфной - блоки явно различались по величине, воледствие чего одна из хромосом пари была короче второй. Х-кромосома каракульской полевки имеет интерстициальный блок гетерохроматина в длинном плече примерно на таком же расстояние от теломеры, как и у туркестанской форми. У-хромосома - полностью гетерохроматиновая, равномерно окрашенная по длине и равная по величине длинному плечу Х-хромосомы.

Сравнение различий, полученных нами для С-окрашенных кромосом этих двух групп, с известными из литературы межви-довыми отличаями в структурном гетерохроматине у других гризунов (Pathack et al.,1973; Mascarello et al.,1974,1976; Baverstock et al.,1976 и др.), позволяет сделать заключение, что отличия между таласскими полевками, с одной стороны, а туркестанскими и каракульскими, с другой, по количе-

ству и по распределению структурного гетерохроматина, вполне сопоставими с видовыми различиями по этому признаку. Данние по гибридизации (Большаков и др., 1982) также свидетельствуют в пользу видового обособления тажасских полевок.

Глава III. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВОЗРАСТНОЙ ИЗМЕН-ЧИВОСТИ ЛЛИНЫ ТЕЛА, ЧЕРЕЛА И ЕГО ЧАСТЕЙ

Сравнение морфологических признаков и особенностей роста трех изучаемых форм полевок позволяет узнать, как эти формы с известной степенью хромосомных различий соотносятся между собой по росту и развитию. Особенности роста животного складываются под действием двух факторов: с одной стороны – это влияние внешней среды, а с другой – наследственные особенности организма. В наших исследованиях первый фактор бых исключен, т.к. животные на протяжении ряда поколений содержались в стандартных условиях вивария. Поэтому появление каких-либо существенных различий в характере роста, очевидно, будет связано с наследственными особенностями полевок.

Как показали результати анализа виварных животных с точно датированным возрастом, рассматриваемые три форми полевок по характеру и скорости роста тела и черепа и их максимальным размерам, так же как и по морфологии хромосом (Сокрашенных), разделяются на две группы: с одной сторони, каракульскую и туркестанскую, у которых эти показатели практически не различаются или различаются очень незначительно, ж,
с другой стороны, таласскую, которая имеет существенные отличия от них в скорости роста и размерах (табл.1, 2).

Экологическая пластичность животных, как очитает Кратохвил (1977), связана со степенью пефализации. Величина её у взрослых таласских полевок (старме 6 мес.) равнялась 55,19,

Таблица І

Показатели, характеризущие рост тела, черепа и его частей

				•					
Показа-		;	абсолютная	удельная	абсолютная	удельная	удельна	удельная скорость роста	OCTE
Telle	© opma	4	ckopocre pocre L2-L1	ckopocra pocra r ₂ -11 100%	CKOPOCTE POCTA L 3-L2	ckopocre pocre L ₃ -L ₂ 100 %	1001-1-4-1	L5-L4 100%	16-15.100%
LIMHS	н	0,43	6,34	6,88	4,13	4,19	2,62	1,67	1,06
Tella	03 KD	0,48	4,60 I2,47	4,7I I7,46	8, 6, 9 8, 98	2,80 7,58	1,69 3,62	1,04 1,78	0,63 0,90
KOHUK- KOGR-	⊣ ∾	0,4I 0,37	0,0	3,56 83,58	0,53	2,15 1,98	1,39 1,34	0.0	0,58
плина	က	I,23	3,45	17,44	0,94	4,05	1,08	0,33	
E	Н	0,56	0,43	3,65	0,25	2,05	1,12	0,63	
ширина черепа	02 F	0,46	0,24 0.8I	2,06	0,16 0,28	1,34	0,83	0,49	
i di	Н	0,30	0,41	2,77	0,30	1,97	I,48	I,02	0,82
JIMIO BOL	~	0,2I	0,26	I,80	0,22	I,49	I,20	66.0	0,72
части	က	I,08	2,12	17,78	0,72	5,13	I,63	0,53	

 ${\bf L_n}$ — значение признака в месяц ${\bf n}$ I — каракульская форма, 2 — туркестанская форма, 3 — таласская форма.

Продолжение таблицы І

j			<i>bo</i>	1											
	OCTA	T T.	16 5.100%				0,1	0,79	0,39	0,84			0,79	0,74	0,35
	удельная скорость роста	II.	124 -1008	0,4I	0,8I	0,2I	1,29	1,06	н, 19	6I . I	0,74	0,18	1,06	0,88	0,78
	удельная	L,-L	L3 100%	6,0	1,23	0,64	1,54	1,21	2,4I	1,38	68.0	0,74	I,55	1,10	18,1
	удельная	ckopocte pocta	12-L2 100%	2,2I	2,32	3,06	2,10	1,56	6,26	2,12	1,27	3,02	2,21	1,39	4,23
	абсолютная	pocra	1-5-L2	1Z*0	0,22	0,28	0,16	11.0	0,44	0,12	0,07	1,59	0,3I	8.0	0,56
-	удельная	ckopocts	$\frac{r_2-r_1}{r_1}$. 100%	5,03	4,06	I6,54	2,70	1,67	17,56	2,54	1,4	13,74	3,I3	1,70	10.47
	абсолютная	cropocts pocts	L2-L1	0,46	0,37	1,30	0,0		1,05	0,14		6,35		2,0	
	:	×		0,80	0,5	1,53	8,0	0,17	88,0	o,26	o,23	I,38	6,3	8,0	0,80
		.BM	Φop	Н	8	က	н	8	က	H	8	ო	н	8	8
		Показа- тели		Длина	MOSTO	Tactr		HIB-	CTOME	Links	ro pa-	Deneral		Bar	en partie

Таблица 2 Значение величин признаков (длини тела и размеров черепа)

Показа- тели	L	1 , MB	4		LJ , L	ADM.	L ₁ ·100%			
	I	2	3	I	2	3	I	2	3	
Длина тела Конди-	92,18	97,58	71,4	II0,4	109,7	96,96	8 3, 53	88,92	73,64	
лоба- зальная диид	23,83	23,52	19,78	2 6,18	25, 76	24,53	91,00	91,30	81,23	
дереца Пирина	II,78	II,66	10,68	12,79	12,33	II,92	92,10	94,57	89,60	
Длина лицевой части	14,78	14,46	II,92	I6,33	I5,8 9	15,13	90,34	91,00	78, 78	
Длина мозго— вой части	9,03	9,10	7,86	9,87	9,99	9,62	91,49	91,09	8 I,70	
Длина диа- стемн	7, 4 I	7,18	5,98	8 ,4 I	8,00	7,86	88,II	89, 75	76,08	
них корен- го ряда верхне-	5,52	5,44	4,62	6,16	5,85	5,485	89,6I	92,99	84,23	
Скуло- вая ширина	14,06	14,II	12,03	I5,6 4	I5,4 4	14,30	89,90	9I,39	84,12	
Меж- глаз- ничная ширина	3,90	3,79	3,52	3,91	3, 80	3,74	100	100	94,12	
Висота черепа	9,08	8 ,9 9	8,08	9,33	9,26	8,75	97,32	97,08	92,34	

 ⁻ значение величины признака в первый месяц;
 - максимальное значение признака.

Остальные обозначения те же, что и в таблице І.

у туркестанских 53,34, у каракульских 48,64. Таким образом, из трех изученных форм наибольшую степень цефаливации мы обнаружили у каракульских полевок. Она существенно (p<0,0I) больше, чем у туркестанских и таласских. Большая степень цефаливации свидетельствует о внесоком уровне этологическо-экологических проявлений, которые позволяют виду вышить в экстремальных условиях (Kratochvil et al.,1977).

Все отмеченние нами различия наследственно закреплени, так как выявлени на животных, разводившихся в стандартных условиях вивария в течение нескольких поколений. Большим числом работ было показано, что межвидовые различия кранио-метрических привнаков близких видов гризунов могут бить относительно невелики (Большаков, 1978; Мейер, 1978; Чернявский, 1980; Williams, Genoways, 1978, 1979 и др.). Установленные отличия этих признаков между таласокой, с одной сторони, и каракульской и туркестанскими полевками, с другой, вполне с ними сопоставими.

ІЛАВА ІУ. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРЕХ ФОРМ ПОЛЕВОК

Метод морфофизиологических индикаторов дает возможность оценить физиологические особенности животных по комплексу косвенных признаков. Этот метод позволяет уловить такие отличия, которые другими опособами уловить трудно (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968), разумное применение его совместно с другими методами позволяет судить о некоторых физиологических особенностях животных.

мы сравнили каракульскую, туркестанскую и таласскую форму по весу органов (сердца, печени, почки и надпочечника) и их индексам, а также по весу тела.

По результатам как дисперсионного, так и канонического анализа весовых признаков, таласская форма значительно отличается от более сходных между собой туркестанской и каракульской форм. Характер полученных различий по весовым признакам между формами вполне согласуется с разницами в линейных размерах тела и черепа между этими же формами. То есть увеличение линейных размеров у туркестанских и каракульской форм сопровождалось и пропорщиональным увеличением веса тела и ряда органов (Черноусова, Леонова, 1981). Дисперсионный анализ индексов органов внявил, что все три формы различаются между собой. Расстояние Махаланобиса между формами для индексов, по сравнению с расстоянием Махаланобиса для весовых признаков уменьшилось. Это говорит о том, что различия между группами по комплексу индексов меньне, чем по комплексу весовых значений интерьерных показателей. Если сравнить туркестанских и каракульских полевок, которые по ряду рассмотренных выше признаков очень олизки между собой, по индексу печени и сердца (как органов, связанных с энергетикой организма), то мн видим, что у каракульских полевок индексн печени и сердца значительно меньше (Р<0,005) и равняются 52.9 и 5.I4⁰/оо, соответственно, тогда как у туркестанских $64.5 \times 5.85^{\circ}/00$. У таласских полевок индекси печени $(59.3^{\circ}/00)$ и серица $(5.24^{\circ}/00)$ постоверно не отличаются от каракульских, хотя все же несколько больше. По сравнению же с туркестанскими полевками у таласских индекс печени и сердца меньше, причем по индексу сердца различия високо достовер-Hu.

Таким образом, различия, полученные нами по абсолютным значениям веса тела и органов для трех форм полевок группы M.juldaschi-carruthersi, хорошо согласуются с результатами жромосомного анализа, возрастной изменчивости и морфометрическими признаками тела и черепа. Таласская форма значительно удалена от сходных между собой каракульской и туркестанской. Своеобразие различий по индексам связано, видимо, с определенной морфофизиологической спецификой форм, которая часто даже не зависит от видовой принадлежности, а отражает непосредственные морфофизиологические адаптации животных, которые давно приспособились к условиям высокогорья, и адаптация каждой формы пла своим путем.

ГЛАВА У. ОСОБЕННОСТИ ГАЗООБМЕНА И ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ У ГОРНЫХ ПОЛЕВОК НА РАЗНОЙ ВЫСОТЕ

Изменение кислородной емкости крови и уровня обмена веществ тесно связаны с поддержанием энергетического баланса и должны одними из первых реагировать на такой фактор внешней среды, как низкое парциальное давление кислорода. Именно поэтому интересно изучить особенности газообмена и показателей крови у рассматриваемой нами группы горных полевок. Мы выбрали две, наиболее различающиеся по всем остальных привнакам, формы: таласскую и каракульскую и, кроме того, сравнили их с животными, обитающими на меньшей высоте.

Показатели крови. У всех исследованных животных число эритроцитов было достаточно высоким и равнялось II-I2 млн. Мн не внявили ни половых различий в числе эритроцитов, ни изменения их числа при спуске арчевых полевок с высоты 3000 м на высоту 2000 м, ни разницы в числе эритроцитов между киргизскими и арчевыми полевками и памирскими с озера Каракуль. У пяти самцов арчевых полевок, обследованных после двухмесячной адаптации к высоте Свердловска не произопло

изменений в числе эритроцитов, оно равнялось в среднем II,8 млн. У потомков арчевых полевок первого и второго поколения, выращенных в виварии, мы также не обнаружили заметного изменения числа эритроцитов. Если сравнить наши результати с известными из литературы для ряда видов серых полевок с равнины, то можно видеть, что число эритроцитов у них значительно ниже: M.socialis - 5,82 млн., M.arvalis - 4,86 млн., м.transcaspicus - 5,35 млн. (Рогатко, 1977).

Все животные с Таласского Алатау не различались по числу ретикулоцитов, что свидетельствует о равной у них скорости эритропоэза, в то время как у каракульских полевок число ретикулоцитов было в 2 раза выше.

Дополнительно к подсчету форменных элементов в крови у туркестанских и каракульских полевок (виварных колоний) изучалась система гемопоэза: синтетическая активность кроветворного аппарата. Содержание миелокариоцитов в бедренной кости у туркестанских и каракульских форм было примерно одинаковым и равнялось: $21,93 \cdot 10^6$ у туркестанских и $20,35 \cdot 10^6$ у каракульских, в то время как у линейных лабораторных белых мышей (CBA) оно составляло I4.2·10⁶. При исследовании синтетических процессов найдено, что включение меченного тимидина на миллион клеток костного мозга выше у туркестанских полевок - 3.15 ± 0.51 распадов в секунду, чем у каракульских – 1.85 ± 0.01 распадов в секунду при 3,62±0,20 распадов в секунду у СВА, т.е. синтетические процесси относительно общего количества клеток ицут с наименьшей активностью у каракульских животных, но и у туркестанских полевок они несколько ниже по сравнению с равнинным видом - белые мыши (СВА). Таким образом, горные животные имеют больший плацдарм кроветворения и, следовательно, большую экологическую пластичность.

Потребление кислорода. При сравнении уровня потребления 02 во всех температурных точках не было обнаружено достоверных различий между всеми сравниваемыми группами полевок с Таласского Алатау, т.е. уровень потребления 02 у арчевых полевок фактически не изменялся с высотой и не различался достоверно между киргизскими полевками и арчевыми полевками, как на высоте 3000 м, так и на высоте 2000 м. Уровень потребления 0, у каракульских полевок, живущих на высоте 3914 м, оказался при всех температурах в 1,3-1,6 раза выше, чем у животных Таласского Алатау на всех вноотах (таол.3). Арчевые полевки первого и второго поколения виварной колонии в возрасте три месяца имели практически одинаковый уровень газообмена, который не отличался от уровня газообмена их родителей на равнине и при 15,20 и 23⁰С был лишь несколько выше, чем уровень потребления 02 у арчевых полевок в горах (табл.3).

Таким образом, анализируя все наши данные о физиологических реакциях горных животных, мы видим, что механизмом
приспособления к низкому парциальному давлению кислорода в
горах у изученных видов было устойчивое повышение числа эритроцитов по сравнению с близкими равнинными видами. Уровень
потребления кислорода оказался вноским только у памирских
полевок, а у киргизских и арчевых был ниже или практически
не отличался от равнинных животных сравнимых размеров. Как
можно судить по результатам эксперимента на арчевых полевках
с Таласского Алатау, показатели крови не изменяются при спуске и разведении животных на равнине, а уровень газообмена
повышается. Кроме того, хотя разница в висотах обитания между киргизскими и арчевыми полевками, с одной стороны, и ар-

Tacomma 3

Уровень потребления кислорода у полевок при разной температуре

()	1	. 1	ł	1	1		1	1	
	3	41	15	91	თ	თ	8	Ħ	12
25 ⁰ C	C. %	17,73	26,33	18,02	15,13	18,87	17,63	12, 45	17,04
2	ď	0,56	0,75	0,59	0,56	0,62	0,55	0, 36	0,71
	Z	3,16	2,84	3,28	3,69	3, 3I	3,11	2,88	4,16
	6,42	18,86	23,94	23,35	18,02	I9, 53	IE,3I	8, 36	0,65 13,22 4,47 0,78 17,45 4,16 0,71 17,04
ಜ್ಯಾಂ	P	0,53	0,55	0,70	0,68	0,67	0,55	0,30	0,78
	M	2,80	2,30	2,99	3,75	3,46	3,36	3, 6I	4,47
	W %12	24,90	27,29	60'6I	0,62 14,71	16,18	10,94	10,44	13,22
20°C	9	0,75	0,68	0,58		0,68	0,42	0,42	0,65
	Σ	3,03	2,49	3,04	4,19	4,17	3,86	4,02	9,01 4,89
	C, %	15,34	10,35	16,26	15,70	13,02	11,04	8,26	10,e
I5°C	ઈ	0,63	76,0	0,65	0,93	0,69	0,55	0, 43	5,59 0,50
	X	4,12	3,60	4,02	5,92	5,34	5,02	5, 2I	5,59
Показа-	Сравни- ваемые группы	кир гизские полевки	3000 M B.y.M.	2000 M B.y.M.	I Mec.	P1 2 Mec.	3 мес.	F2	памирские полевки
	Change	ваемие группы киргиз полев		BKN	er on	eri	пэрс	gi	E H

- животные первого и второго поколения виварной колонии.

чевыми и памирскими, с другой, приблизительно одинакова, но только у памирских полевок выработались отличные от двух других видов механизмы приспособления к недостатку кислорода: более высокий уровень потребления кислорода и скорость эритроповза, т.е. каракульские полевки по таким важным жизненным показателям как уровень газообмена и скорость кроветворения существенно отличаются от арчевых с Таласского Алатау.

SAKI D Y E H N E

Проведенний нами комплексний анализ полевок группы містотив juldaschi-carruthersi из трех географически удаленных районов: памирской из окрестностей оз.Каракуль и арчевой с Туркестанского хребта и Таласского Алатау, — выявил различную отепень дивергенции этих форм по ряду признаков.

Для полевок этой группы характерна высокая степень межпопуляционной хромосомной дафференциации, которой в некоторых олучаях сопутствует репродуктивная изоляция, как обнаружено при лабораторных скрещиваниях (Большаков и др.,1982).
Независимо от того, относят ли их традиционно к арчевым или
памирским, все формы по грубой морфологии хромосом (три,изученные нами, плюс две, изученные ранее) отличаются примерно
в равной степени, различаясь 3-4 перицентрическими инверсиями. По характеру С-окрашивания хромосом картина иная: каракульские и туркестанские полевки имеют почти одинаковое количество и распределение структурного гетерохроматина, а полевки с Таласского Алатау отличаются от тех и других по количеству и распределению С-гетерохроматина. Причем степень
репродуктивной изоляции между отдельными формами м.juldas-

chi-carruthersi коррелирует с различиями в карактере С-окрашивания, но не с дифференциацией грубой морфологии хромосом.

Результати, полученные при изучении весових (вес тела, сердца, печени, почки и надпочечника) и линейных (длини тела и размеров черепа) признаков, показывают, что характер дивертенции рассматриваемых нами форм по этим признакам полностью совпадает с характером различий, установленных при изучении морфологии С-окрашенных хромосом. Исследование особенностей роста каракульских, туркестанских и теласских полевок выявило те же закономерности: по характеру и скорости роста, размерам в месячном возрасте и максимальным размерам туркестанские и каракульские полевки не различаются или почти не различаются, а теласская форма по всем этим показателям существенно от них отличается. Морфофизиологические различия между формами выражены слабее и связаны они, по-видимому, со специфической морфофизиологической реакцией этих трех форм.

Ранее было предположено, что "на направление формообразовательного процесса сказываются прежде всего условия существования, а изолящия действует как фактор сохранения и концентрации возникающих изменений, т.е. ведущую роль в формообразовании имеют специфические условия обитания" (Цалкин, 1944, цит. по Шварцу, 1959). Отличия, обнаруженные нами между каракульскими и таласскими полевками по таким важным физиологическим функциям, как уровень потребления 02 и скорость эритроповза, позволяют предположить, что существенно различающиеся условия мест обитания животных, сказавшиеся в первую очередь на физиологических процессах, привели затем к морфологическим изменениям.

Результаты исследования газообмена и показателей крови у изучавшихся нами горных видов позволили, кроме того, заметить, что механизмом приспособления и недостатку 0_2 у них явилось значительное увеличение числа эритропитов по сравнению с равненными видами этого рода. Каракульская форма, обитакщая на самой большой внооте, имела дополнительные механизмы адаптации: примерно в полтора раза больший уровень потребления 0_2 и в два раза большую скорость эритропоэза. Как показано на таласских полевках, значения показателей крови у горных видов являются наследуемными и не изменяются с изменением высоты (при спуске на равнину) и через два поколения разведения на равнине.

Таким образом, рассматриваемые нами формы полевок находятся на различных стадиях дивергенции: наиболее обособленное положение занимают полевки с Таласского Алатау (Северо-Западний Тянь-Шань), существенно отличаясь по воем изученным понавателям от памиро-алайских форм. В связи со сложностью взаимоотношений в этой группе, полевки м.juldaschiсактитьстві заслуживают дальнейшего всестороннего изучения по воему ареалу в природе и эксперименте.

выводы

- I. Комплеконый агализ с применением различных методов позволяет наилучшим образом выявить характер и степень дивергенции различных форм, что особенно важно при изучении групп животных неясного или спорного таксономического ранга.
- 2. Характер различий С-окрашенных хромосом и степень репродуктивной изоляции изученных нами полевок группы містеtus juldaschi-carruthersi не коррелируют с тем, относят их
 традиционно к памирским или арчевым. Арчевые полевки с Туркестанского хребта и памирские из окрестностей оз.Каракуль

очень сходни, а арчевие с Таласского Алатау существенно отличаются по количеству и распределению структурного гетерохроматина от тех и других, в то время как по морфологии хромосом эти три формы различаются примерно в равной степени, отличаясь 3-4 перицентрическими инверсиями.

Степень репродуктивной изоляции между отдельными формами M.juldaschi-carruthersi коррелирует с различием в карактере С-окрашивания.

- 3. Сравнение морфологических и морфофизиологических признакрв (интерьерных показателей, длини тела, размеров черепа), а также изучение особенностей роста тела и черепа каракульских, туркестанских и таласских полевок выявляет такой же характер дивергенции этих форм, как и характер С-окрашенных хромосом.
- 4. Уровень газообмена и скорость вритроповза свидетельствуют о достаточно глубоких физиологических различиях таласских и каракульских полевок, что отражает их длительное
 существование в сильно различающихся по физико-географическим
 и климатическим условиям районах. Основным физиологическим
 механизмом адаптации к недостатку кислорода в горах у изученных грызунов рода містотив явилось устойчивое (не изменяющееся при спуске на равнину и в ряду поколений при разведении
 на равнине) увеличение числа эритроцитов. У наиболее высокогорной каракульской полевки дополнительно произошло увеличение скорости эритроповза и уровня потребления кислорода.
- 5. Сравнение полёвок группы M.juldaschi-carruthersi по комплексу признаков (характеру С-окрашенных хромосом, морфо-логическим, морфофизиологическим и физиологическим признакам) свидетельствует о различной степени дивергенции изученных форм: для арчевой полевки Северо-Западного Тянь-Шаня харак-

терна значительная обособленность от памиро-алайских форм по всем изученным показателям.

6. На примере изученной группы видно, что в ходе микрозволющионного процесса морфологические, морфофизиологические и физиологические изменения тесно связаны друг с другом, но степень их выраженности у близких форм может быть различной. Это говорит о необходимости комплексного подхода для правильной оценки реально существующих в природе микрозволюционных событий.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

- І. Черноусова Н.Ф. Хромосомний полиморфизм у арчевой полевки с Туркестанского хребта. – Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 69.
- 2. Черноусова Н.Ф. Изменчивость С-гетерохроматина у арчевой полевки. – В кн.: Вопроси генетики и селекции на Урале и Зауралье. Свердловск, 1979. с. 30-32.
- 3. Черноусова Н.Ф. Изменчивость С-тетерохроматина у полевок группы Microtus (Phaiomys) juldaschi-carruthersi.- В кн.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980, с. 110-112.
- 4. Черноусова Н.Ф., Леонова Г.П. Анализ различий трех форм горных полевок при длительном разведении в виварии. Экология, 1981, № 4, с.96—100.
- 5. Черноусова Н.Ф., Гаванская О.Н., Васильев А.П. Сравнение показателей крови и газообмена у горных полевок с разных высот.— В кн.: Териология на Урала. Свердловск, 1981, с. 99-101.

Hly-