ISSN 0044-5134

• АКАДЕМИЯ НАУК СССР •

Зоологический журнал

том LXI
вып. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1982

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1982, том LXI, вып. 6

УДК 599.323.4 : 591.158.1

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ФОРМ В ГРУППЕ ПАМИРСКОЙ (*MICROTUS JULDASCHI*) И АРЧЕВОЙ (*M. CARRUTHERSI*) ПОЛЕВОК И ДАННЫЕ ОБ ИХ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ

Э. А. ГИЛЕВА, В. Н. БОЛЬШАКОВ, Н. Ф. ЧЕРНОУСОВА, В. П. МАМИНА

У памирской и арчевой полевок из пяти популяций Памиро-Алая и Тянь-Шаня диплоидное число хромосом равно 54. Памирские полевки из окрестностей пос. Чечекты и с оз. Каракуль имеют одинаковую морфологию хромосом. Три формы арчевых *M. carruthersi* и *M. juldaschi* из двух популяций отличаются друг от друга 3—4 перицентрическими инверсиями. Судя по характеру *C*- и *G*-окрашивания хромосом, а также по результатам лабораторных скрещиваний, полевки Памиро-Алая, независимо от того, относят ли их традиционно к *M. juldaschi* или *M. carruthersi*, образуют единую группу, в то время как *M. carruthersi* Западного Тянь-Шаня занимает обособленное положение. Требуется пересмотр границ видов *M. juldaschi* и *M. carruthersi*.

Памирская и арчевая полевки, обитающие в горах Памиро-Алая и Тянь-Шаня, представляют собой сложную в систематическом отношении группу. После того как на основе новых данных по изменчивости краниологических признаков, окраске меха, особенностей биологии и, главное, гибридологических исследований обе эти формы были объединены в один вид с двумя подвидами (Большаков и др., 1969), некоторые зоологи высказали сомнения в правомерности такого объединения. В двух последних таксономических сводках эта группа описана по-разному: Громов и Поляков (1977) рассматривают ее как единый вид *Microtus* (*Neodon*) *juldaschi* Severtzov, 1879, а Соколов (1977) — как два самостоятельных вида, *M. juldaschi* Severtzov, 1879 и *M. carruthersi* Thomas, 1909.

Эти разногласия объясняются прежде всего тем, что рассмотрение разных систем признаков приводит к различным оценкам степени дивергенции одних и тех же форм полевок: существенные различия в морфологии хромосом между некоторыми из них не сопровождаются заметной морфологической дифференциацией и, по крайней мере, в одном случае — репродуктивной изоляцией (Ляпунова, Фишер, 1969; Гилева, Покровский, 1970; Покровский и др., 1973; Большаков и др., 1975). Не способствуют устранению разногласий и приведенные в сводке Громова и Полякова ошибочные данные о местах происхождения животных, использованных нами для гибридизации (Большаков и др., 1969).

Несомненно, систематика полевок группы *juldaschi* — *carruthersi* требует дальнейшего изучения с привлечением новых методов и увеличением числа исследуемых популяций. Однако проблема выходит за рамки чисто таксономической: эта группа представляет собой благодарный материал для анализа начальных этапов эволюционной дивергенции, в частности, соотношения между хромосомной дифференциацией и становлением репродуктивной изоляции. В последнее время большую популярность приобрела концепция хромосомного видообразования, в основе которой лежат представления о структурных перестройках хромосом как

первичном изолирующем механизме (White, 1969). Согласно этой концепции, причина бесплодия гибридов между парапатрическими хромосомными формами — формирование гамет с хромосомным дисбалансом в результате нарушений мейотической сегрегации. Однако доказательных примеров действия этого механизма в природе крайне мало. Среди млекопитающих примером такого рода может служить лишь домовая мышь, обитающая в некоторых районах Швейцарских Альп и Апеннинского п-ова. Фенотипически сходные мыши из небольших парапатрических популяций различаются значительным числом хромосомных перестроек, и гибриды между ними имеют пониженную плодовитость (вплоть до полной стерильности), связанную именно с формированием анеуплоидных гамет (Capanna, 1980; Redi et al., 1979). Подобные детальные исследования не были до сих пор проведены на других группах млекопитающих. Обычно авторы ограничиваются констатацией той или иной степени внутри- и межвидовой хромосомной дифференциации, подробно не анализируя репродуктивную способность гибридов и, что особенно важно в свете гипотезы о хромосомном видообразовании, причины их бесплодия (если оно имеет место). Между тем вполне вероятно, что репродуктивная изоляция разнохромосомных форм может быть вызвана иными, чем различия в структуре хромосом, причинами. Следует признать, что концепция хромосомного видообразования, занимающая видное место в современных эволюционных представлениях, пока не имеет серьезного фактического подтверждения. Случай памирской и арчевой полевок представляет в этой связи несомненный интерес.

В настоящей статье описаны результаты цитогенетического изучения (с применением двух методов дифференциального окрашивания) памирской и арчевой полевок из пяти популяций, дана предварительная оценка степени репродуктивной изоляции между некоторыми из них.

Географическое положение изученных популяций указано на схематической карте (рис. 1). Исследованные животные происходили из лабораторных колоний, полученных в виварии Института экологии растений и животных Уральского научного центра Академии наук СССР в период с 1967 по 1980 гг. Цитогенетические характеристики были изучены в основном для животных второго-пятого поколений виварного разведения. Кроме того, были кариотипированы пять самок и три самца арчевой полевки от природной популяций Таласского Алатау. В табл. 1 указаны число изученных в цитогенетическом отношении животных из лабораторных колоний и число основателей каждой колонии.

Таблица 1

Число изученных в цитогенетическом отношении памирских и арчевых полевок из лабораторных колоний

Условный номер популяции	Популяционная принадлежность	Число основателей лабораторной колонии		Число исследованных животных					
				обычная окраска		*C*-окраска		*G*-окраска	
		самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
I	Арчевая полевка, Таласский Алатау (заповедник Аксу-Джабаглы)	6	5	4	4	1	6	2	2
II	Арчевая полевка, Гиссарский хребет (Майхуринское ущелье)	8	8	2	2	—	—	—	—
III	Арчевая полевка, Туркестанский хребет (Шахристанский перевал)	3	3	23	21	1	6	3	2
IV	Памирская полевка, Восточный Памир (окрестности пос. Чечекты)	4	4	4	2	—	—	—	—
V	Памирская полевка, Восточный Памир (окрестности оз. Каракуль)	4	4	44	52	3	10	5	2

Число и морфология хромосом памирской полевки из окрестностей пос. Чечекты и арчевой полевки с Гиссарского хребта (районы описания видов) были подробно рассмотрены нами ранее (Гилева, Покровский, 1970). К сожалению, нам не удалось повторно отловить зверьков в этих районах для дифференциальной окраски хромосом. Препараты хромосом готовили из костного мозга общепринятым способом. *C*-окраску индуцировали по методу Самнера (Sumner, 1972), *G*-окраску — по модифицированной методике Сибрайт (Seabright, 1971) или Раджабли и Крюковой (1973).

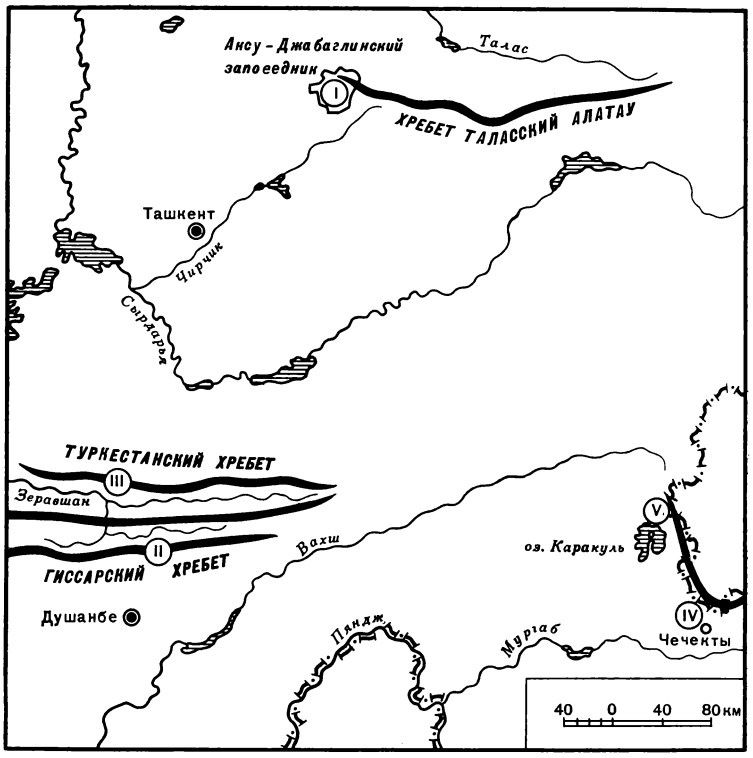


Рис. 1. Географическое положение исследованных популяций (I—V) памирской и арчевой полевок (пояснения в тексте)

У 100 гибридных самцов первого поколения, полученных от скрещивания животных с Таласского Алатау, Туркестанского хребта и окрестностей оз. Каракуль, и самцов исходных форм было проверено наличие сперматозоидов в эпидидимисе. У 37 гибридных самцов и 35 самцов трех исходных форм были исследованы гистологические особенности семенников. Среди гибридных самцов, использованных для этого раздела работы, 77 были кариотипированы.

На рис. 2—4 представлены наборы хромосом пяти форм памирской и арчевой полевок. Все они имеют в диплоидном наборе 54 хромосомы, однако различаются по морфологии и рисунку дифференциального окрашивания некоторых хромосом. Стремясь облегчить сравнение кариотипов разных форм, мы сохранили единую нумерацию хромосомных пар, взяв за основу кариотип таласской полевки (популяция I); поэтому номер хромосомной пары не всегда соответствует ее положению на кариограмме.

I. У таласской арчевой полевки все хромосомы акроцентрические ($NF=54$); *X*-хромосома — второй по величине элемент набора, *Y*-хромосома — небольшой акроцентрик (рис. 2). Лишь при слабой спирализации самая малая пара аутосом выглядит как субтелоцентрическая. Во всех хромосомах в той или иной степени выражены прицентромерные блоки *C*-гетерохроматина; в семи парах аутосом они заметно крупнее, чем в остальных хромосомах. *Y*-хромосома интенсивно окрашивается *C*-мето-

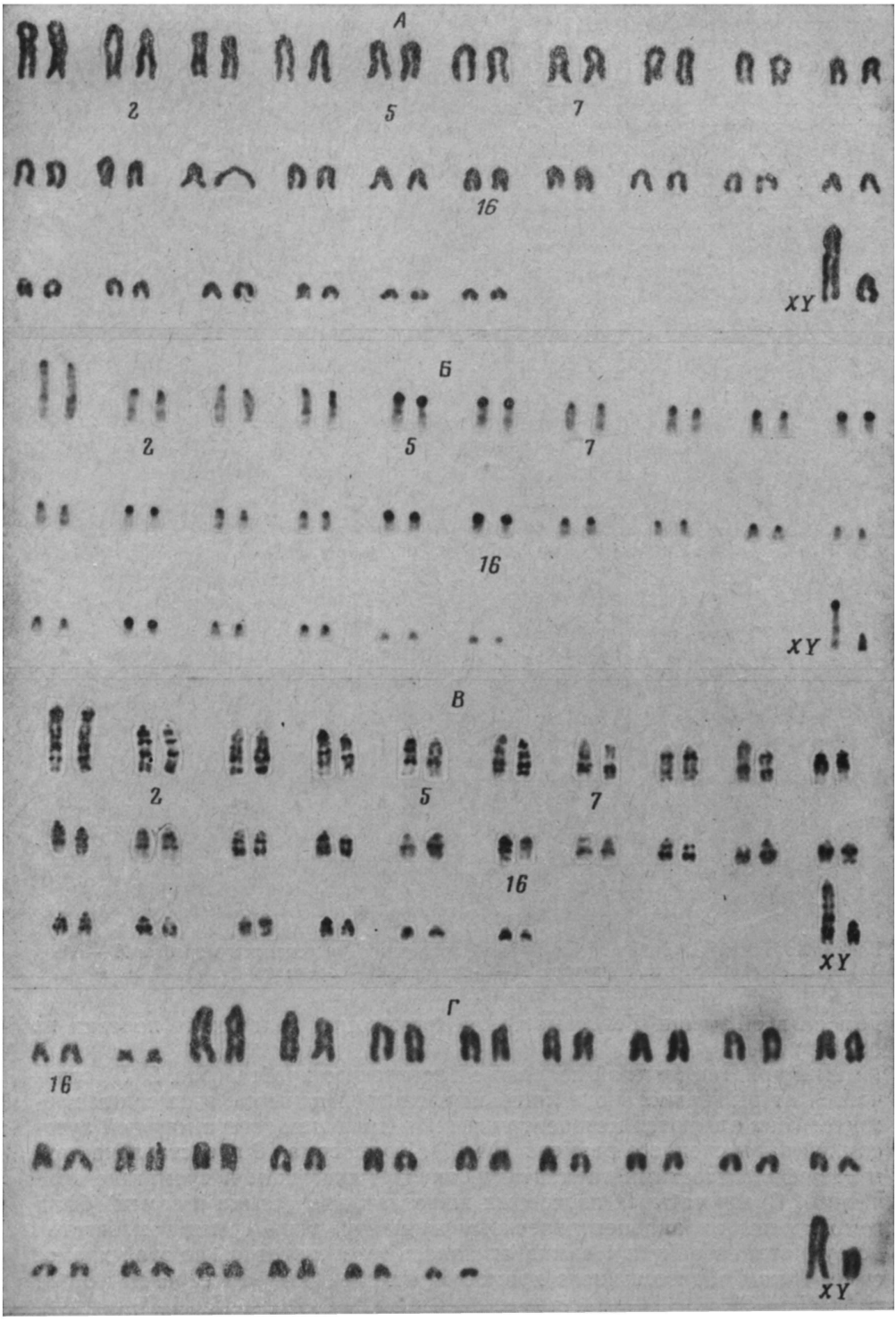


Рис. 2. Хромосомный набор самцов арчевой полевки: *А—В* — с Таласского Алатау (*А*— обычная окраска, *Б—С*-окраска, *В—G*-окраска), *Г* — с Гиссарского хребта (животное гетерозиготно по хромосоме 16)

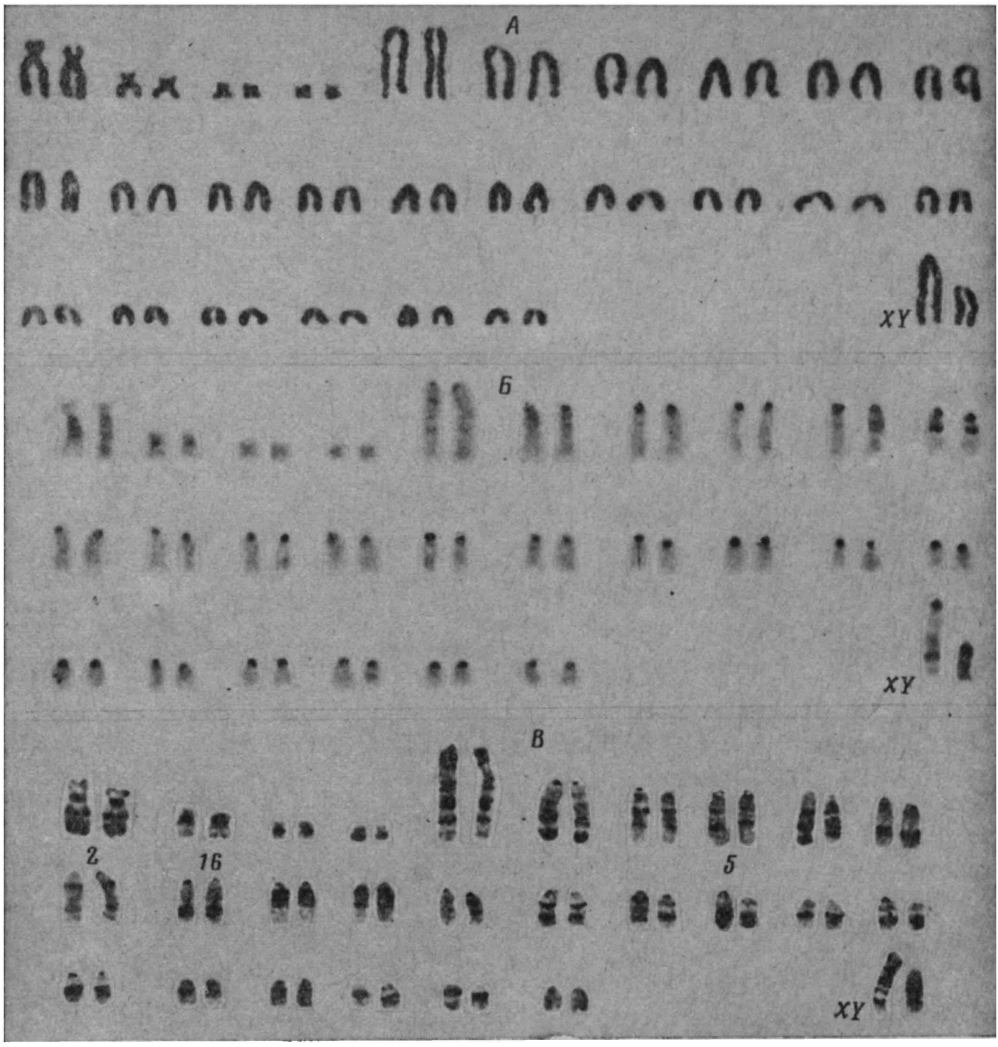


Рис. 3. Хромосомный набор самца арчевой полевки с Туркестанского хребта: *А* — обычная окраска, *Б*—*С*-окраска, *В*—*G*-окраска

дом по всей длине. Гетероморфизм хромосом у таласской полевки не обнаружен.

II. Кариотип арчевой полевки с Гиссарского хребта (рис. 2, *Г*) отличается от вышеописанного лишь морфологией пары самых мелких хромосом (они являются метацентриками) и наличием гетероморфной аутосомной пары среднего размера (№ 16). Хромосома 16 представлена двумя морфологическими вариантами, акроцентрическим и субметацентрическим. Среди четырех изученных животных два (самка и самец) были гомозиготны по акроцентрическому варианту, один самец гомозиготен по субметацентрику и 1 самка оказалась гетерозиготной по этой хромосоме. Таким образом, число хромосомных плеч *NF* у гиссарской формы равно 56—58.

III. У арчевой полевки с Туркестанского хребта (рис. 3) большинство хромосом также акроцентрические. Однако, в отличие от двух предыдущих форм, в ее кариотипе присутствуют две пары малых метацентриков и пара крупных субметацентриков. *X*- и *Y*-хромосомы акроцентрические. Сравнение рисунка *G*-окрашивания показывает, что крупный субметацентрик (хромосома 2) отличается от соответствующей аутосомы талас-

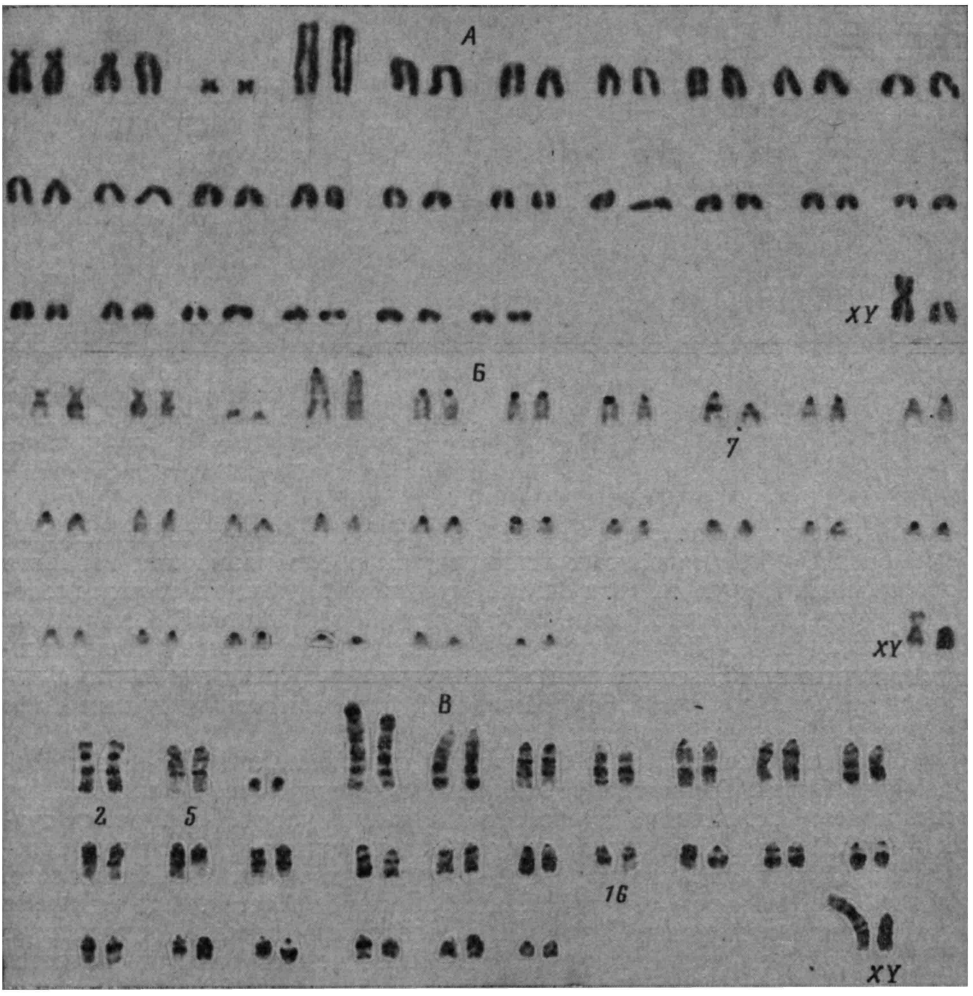
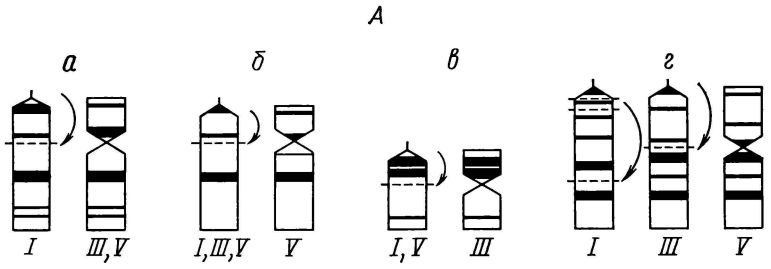


Рис. 4. Хромосомные наборы самцов памирской полевки из окрестностей оз. Каракуль: *А* — обычная окраска (животное гетерозиготно по хромосоме 5), *Б*—*С*-окраска (животное гомозиготно по хромосоме 5 и гетерозиготно по *С*-гетерохроматиновому блоку в хромосоме 7); *В*—*G*-окраска (животное гетерозиготно по хромосоме 5)

ской полевки перицентрической инверсией (рис. 5, *А*). У туркестанской арчевой полевки обнаружен полиморфизм одной из средних аутосом того же типа, как в случае хромосомы 16 гиссарской формы. Поскольку хромосомы гиссарской полевки не были окрашены *G*-методом, гомологичность полиморфных хромосом у этих двух форм нельзя считать бесспорной. Однако, судя по размеру, гетероморфная хромосома туркестанской полевки также может рассматриваться как хромосома 16. Как видно из рис. 5, *А*, причиной ее гетероморфизма тоже является перицентрическая инверсия. Среди 44 животных 31 было гомозиготно по субметацентрическому варианту хромосомы 16 и 13 полевок гетерозиготны по этой хромосоме. Следовательно, число хромосомных плеч у арчевой полевки с Туркестанского хребта равно 60—62.

Туркестанская полевка отличается от таласской отсутствием относительно крупных *С*-гетерохроматиновых блоков в семи парах аутосом и наличием интерстициальных сегментов С-гетерохроматина в *X*-хромосоме и аутосомах 2 и 7. Следует подчеркнуть, что интерстициальные *С*-блоки в хромосоме 2 обычно окрашены заметно менее интенсивно, чем прицентромерный гетерохроматин и *С*-блок в хромосоме 7. Размер гетеро-



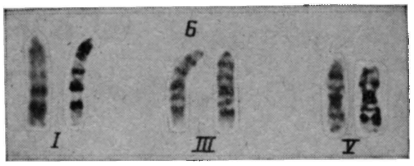


Рис. 5. Схематическое изображение хромосомных перестроек у памирской и арчевой полевок (*А*; направление перестроек указано условно) и характер *G*-окрашивания *X*-хромосомы (*Б*): *I* — таласская популяция, *III* — туркестанская, *V* — каракульская; *а* — хромосома 2, *б* — 5, *в* — 16, *г* — *X*-хромосома

хроматинового блока в хромосоме 7 оказался изменчивым. По визуальной оценке у исследованных животных было два размерных варианта этого блока. У двух полевок он был одинаково крупным в обоих гомологах, а у четырех животных *C*-блок в одной из хромосом 7-й пары был заметно крупнее, чем в другой. Соответственно изменялась и общая длина хромосомы 7. На окрашенных *C*-методом препаратах видно, что *C*-положительная *Y*-хромосома туркестанской формы несколько длиннее, чем у таласской арчевой полевки.

G-исчерченность хромосом таласской и туркестанской форм в основном одинакова. Единственное различие, обнаруженное нами, касается *X*-хромосомы. Как видно из рис. 5, в дистальной части *X*-хромосомы туркестанской арчевой полевки между двумя широкими позитивными полосами присутствует еще одна, более тонкая, но достаточно четкая полоса, которой нет в *X*-хромосоме полевки с Таласского Алатау. В то же время в проксимальном районе *X*-хромосомы таласской формы на одну тонкую полосу больше, чем у туркестанской. Возможно, это различие является результатом сдвига (shift) соответствующего хромосомного сегмента.

IV, V. Морфология хромосом у памирских полевок из обеих исследованных популяций была одинакова (рис. 4). Помимо акроцентрических хромосом, составляющих большинство элементов набора, у памирской полевки имеется пара мелких метацентрических и две пары субметацентрических аутосом, одна из которых (хромосома 2) идентична по рисунку *C*- и *G*-окрашивания субметацентрической хромосоме 2 туркестанской формы. Другая двуплечая хромосома (№ 5) обнаруживает гетероморфизм: она может быть представлена не только субметацентрическим, но и акроцентрическим вариантом. Характер *G*-окрашивания показывает, что этот гетероморфизм — результат перицентрической инверсии. В кариотипах таласской и туркестанской арчевых полевок этой гетероморфной аутосоме соответствует акроцентрический элемент (рис. 5, *А*).

Среди шести полевок из лабораторной колонии, происходившей от чечектинских животных, две были гомозиготны по субметацентрическому варианту хромосомы 5, одна гомозиготна по ее акроцентрической форме и три гетерозиготны. В связи с этим было исследовано также 96 животных из лабораторной колонии каракульской полевки. 58 полевок были гомозиготны по субметацентрику, 7— гомозиготны по акроцентрику и 31— гетерозиготна.

X-хромосома памирской полевки представляет собой метацентрик, который, судя по рисунку *G*-окрашивания, отличается от *X*-хромосомы

туркестанской формы перицентрической инверсией (рис. 5). *Y*-хромосома акроцентрическая.

Итак, число хромосомных плеч у самок памирской полевки варьирует от 60 до 62, а у самцов от 59 до 61.

Характер *C*-окрашивания хромосом каракульской полевки идентичен описанному для арчевой полевки с Туркестанского хребта. У нее также обнаружен гетероморфизм *C*-блока в хромосоме 7. Среди 13 исследованных полевок у двух оба блока были крупными, у 5 в обоих гомологах наблюдались тонкие интерстициальные *C*-полосы, а у 6 животных 7-я пара аутосом была гетероморфна по этому признаку. *Y*-хромосома памирской полевки, как и у двух других изученных в этом отношении форм, полностью состоит из *C*-гетерохроматина и по размеру не отличается от *Y*-хромосомы полевки с Туркестанского хребта.

Каких-либо различий в рисунке *G*-исчерченности хромосом, в том числе и *X*-хромосомы, у памирской полевки и арчевой полевки с Туркестанского хребта выявить не удалось (за исключением, конечно, последствий перицентрических инверсий).

Таким образом, по грубой морфологии хромосом таласская, туркестанская и памирская полевки отличаются друг от друга в примерно равной степени — 3—4 перицентрическими инверсиями (по-видимому, изменения формы самых малых аутосом набора объясняются хромосомными перестройками этого же типа). Гиссарская форма занимает промежуточное положение между таласской и туркестанской, отличаясь от обеих двумя хромосомными перестройками.

Применение дифференциальной окраски позволило уточнить взаимоотношения между полевками из таласской, туркестанской и каракульской популяций. По локализации *C*-гетерохроматина арчевая полевка с Таласского Алатау заметно отличается от туркестанской и каракульской формы: у нее имеются крупные прицентромерные блоки в семи парах аутосом, в то время как у полевок из двух других популяций прицентромерный *C*-гетерохроматин во всех хромосомах представлен малыми сегментами. Кроме того, между сравниваемыми формами существуют различия альтернативного характера: в двух парах аутосом и *X*-хромосоме полевок из шахристанской и каракульской популяций имеются интерстициальные блоки гетерохроматина, а у таласской формы таких блоков нет ни в одной из хромосом набора. Близость шахристанской и каракульской форм подтверждается и наличием у них идентичной внутрипопуляционной изменчивости величины интерстициального гетерохроматинового блока в одной из аутосом.

Как известно, рисунок *G*-окрашивания весьма консервативен в пределах семейств и даже отрядов (Ford, 1978), поэтому неудивительно, что у таласской, туркестанской и каракульской форм *G*-исчерченность аутосом одинакова. У всех трех форм при применении *G*-метода *Y*-хромосома дифференцируется плохо. Однако, как было указано выше, таласская полевка отличается от двух остальных по характеру *G*-окрашивания *X*-хромосомы. Принимая во внимание, что высокая степень консерватизма *G*-исчерченности была показана в первую очередь именно для *X*-хромосомы млекопитающих (Pathak, Stock, 1974), обнаруженному различию следует придавать особое значение.

Суммируя все цитогенетические данные, можно заключить, что арчевая полевка с Таласского Алатау занимает наиболее обособленное положение среди всех исследованных форм.

Рассмотрим теперь результаты предварительных исследований степени репродуктивной изоляции между арчевыми полевками из таласской и туркестанской популяций и памирской полевкой с оз. Каракуль. Исходя из правила Холдена (Haldane, 1922), согласно которому в гибридном потомстве бесплодным оказывается в первую очередь гетерогаметный пол, мы оценивали фертильность самцов, полученных от скрещивания

Таблица 2

Характеристика репродуктивного состояния самцов трех форм полевок группы juldaschi — carruthersi и самцов F_1 от скрещивания между этими формами

Родители*	Число гетероморфных пар аутосом	Число самцов, у которых сперматогенез шел до стадии				Число самцов, у которых в эпидидимисе подвижные сперматозоиды		
		сперматогоний	сперматоцитов	сперматид	сперматозоидов	отсутствовали	были редки	наблюдались в большом количестве***
Оба — таласской формы (I)	—	—	—	—	4	—	—	—
Оба — туркестанской формы (III)	1	—	—	—	6	—	—	3
Оба — каракульской формы (V)	1	—	—	—	25	—	—	7
♀ I×♂ III	3—4	—	—	—	7	—	2	—
♀ III×♂ I	—	5	3	4	—	16	—	—
♀ I×♂ V	—	—	—	—	—	6	7	1
♀ V×♂ I	2—3	—	1	—	—	30	1	1
♀ III×♂ V	2—3**	—	—	—	10	—	—	10
♀ V×♂ III	—	—	—	—	7	—	—	16

* I, III, V—популяции (см. табл. 1 и рис. 1)

** В этом варианте возможно появление гибридных животных лишь с 1 гетероморфной парой аутосом, но среди 23 кариотипированных самцов мы не обнаружили ни одного такого зверька.

*** Для некоторых самцов этого варианта была получена оценка количества сперматозоидов в эпидидимисе. Оно составляло от 70 000 до 150 000 клеток на 1 мм³.

между тремя вышеуказанными формами, двумя методами: путем визуальной оценки обилия подвижных спермиев в эпидидимисе и с помощью изучения гистологических препаратов семенников. Результаты представлены в табл. 2.

Как видно из таблицы, арчевая полевка с Туркестанского хребта и памирская полевка с оз. Каракуль скрещиваются между собой без видимых нарушений сперматогенеза у гибридных самцов. В семенных канальцах гибридов присутствуют все типы герминативных клеток примерно в тех же соотношениях, что у родительских форм, и в придатке наблюдается обычное для фертильных самцов количество спермиев (десятки — сотни тысяч на 1 мм³). У самцов же, родившихся от скрещивания туркестанской или каракульской форм с таласской арчевой полевкой, фертильность нарушена. Из 12 самцов, полученных от скрещивания самок туркестанской полевки с самцами таласской, у 5 процесс сперматогенеза шел лишь до стадии сперматогоний, а у остальных — до сперматоцитов и сперматид. Сперматозоиды во всех случаях отсутствовали как в семенниках, так и в придатках. В семенниках самцов, рожденных от реципрокного скрещивания этих же форм, присутствовали все типы клеток, но многие сперматогонии дегенерировали, а на периферии семенника канальцы не содержали сперматозоидов, и сперматиды были там крайне редки. В эпидидимисах наблюдалось значительное количество мертвых сперматозоидов и единичные подвижные спермии.

Данные по гистологии семенников позволяют заключить, что нарушение фертильности гибридных самцов не связано со структурными различиями хромосом родительских форм, которые могли бы привести к несбалансированной мейотической сегрегации. Об этом свидетельствует, прежде всего, тот факт, что у многих гибридных самцов, полученных от скрещивания таласской полевки с двумя остальными формами, сперматогенез прекращался еще до начала мейоза. Кроме того, степень нарушения сперматогенеза у гибридов не зависит от уровня их структурной гетерозиготности. Дело в том, что из-за полиморфизма двух аутосом у родительских форм гибридные самцы в каждом из вариантов скрещиваний

имели варьирующее число гетероморфных хромосомных пар (3—4 в результате скрещивания таласской формы с туркестанской и 2—3 в двух остальных типах скрещиваний; гетероморфизм *X*-хромосомы в этом случае не учитывается, так как самцы по ней гемизиготны). Однако никакой зависимости между степенью нарушения сперматогенеза у гибридов и числом или размером гетероморфных аутосом в их кариотипе установить не удается. По-видимому, нарушения гаметогенеза у этих животных связаны с их физиологической неполноценностью, обусловленной генным дисбалансом, и пока нет оснований считать, что хромосомные перестройки являются первичным фактором, вызывающим репродуктивную изоляцию таласской полевки. Для окончательного вывода по этому поводу требуется более подробный анализ фертильности гибридных самцов и самок в разных вариантах скрещиваний.

Полученные данные позволяют сделать ряд выводов таксономического и эволюционно-цитогенетического характера.

1. Для полевок группы *juldaschi — carruthersi* характерна высокая степень межпопуляционной хромосомной дифференциации, которой в некоторых случаях сопутствует репродуктивная изоляция при лабораторных скрещиваниях.

2. Пять изученных форм полевок, обитающих в горах Памиро-Алая, независимо от того, относят ли их традиционно к памирским или арчевым, образуют единую группу, несмотря на различия в морфологии хромосом. Они чрезвычайно близки по характеру *C*- и *G*-окрашивания хромосом и при лабораторных скрещиваниях не обнаруживают репродуктивной изоляции (напомним, что полная скрещиваемость гиссарской арчевой и чечектинской памирской полевок, различающихся четырьмя перицентрическими инверсиями, была показана нами ранее). В то же время для арчевой полевки Западного Тянь-Шаня характерна значительная обособленность от памиро-алайских форм по всем изученным показателям.

3. Степень репродуктивной изоляции между отдельными формами группы *juldaschi — carruthersi* коррелирует с различиями в характере *G*- и *C*-окрашивания, но не с дифференциацией грубой морфологии хромосом.

4. В исследованной группе различия по 3—4 хромосомным перестройкам типа перицентрических инверсий не влекут за собой с неизбежностью нарушений скрещиваемости и не препятствуют сохранению видового единства. В тех случаях, когда репродуктивная изоляция хромосомных форм все же имеет место, ее причины оказываются иными, чем предполагает гипотеза хромосомного видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н., Обидина В. А., Гилева Э. А., 1975. О сходстве изолированных популяций арчевой полевки (Rodentia, Microtinae).— Докл. АН СССР, *221*, 6, 1451—1453.

Большаков В. Н., Россолимо О. Л., Покровский А. В., 1969. Систематический статус памиро-алайских горных полевок группы *Microtus juldaschi* (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. ж., *49*, 8, 1229—1239.

Гилева Э. А., Покровский А. В., 1970. Особенности кариотипов и хромосомный полиморфизм у памиро-алайских горных полевок группы *Microtus juldaschi* (Cricetidae).— Зоол. ж. *49*, 8, 1229—1239.

Громов И. М., Поляков И. Я., 1977. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae), *3*, 8. Л.: Наука, 1—504.

Ляпунова Е. А., Фишер Т. Б., 1969. Хромосомные наборы и систематическое положение *Phajomys juldaschi* Sev. и *Ph. carruthersi* Th.— В кн.: Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Тезисы II Всес. совещ. по млекопитающим. Новосибирск, 131—133.

Покровский А. В., Гилева Э. А., Ищенко В. Г., Михалев М. В., 1973. Экспериментальные исследования памирской и арчевой полевок и их гибридов.— В кн.: Экспери-

ментальные исследования проблемы вида. Тр. Ин-та экол. раст. и животн., 86, 19—40
Раджабли С. И., Крюкова Е. П., 1973. Сравнительный анализ дифференциальной окраски хромосом двух видов хомячков: даурского и китайского.— Цитология, *15*, 12, 1527—1531.
Соколов В. Е., 1977. Систематика млекопитающих.— М.: Высшая школа, 1—494.
Capanna E., 1980. Chromosomal rearrangement and speciation in progress in *Mus musculus*.— Folia zool., *29*, 1, 43—57.
Ford E. H. R., 1978. Evolutionary conservation of gene linkage.— Nature, 274, 5667, 112.
Haldane J. B. S., 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals.— J. Genet., *12*, 2, 101—109.
Pathak S., Stock A. D., 1974. The *X* chromosomes of mammals: karyological homology as revealed by banding techniques.— Genetics, *78*, 2, 703—714.
Redi C. A., Beltrami L., Capanna E., Ferri E., Noack G., Winking H., 1979. New data on the karyotype variability of mouse.— Ric. sci. ed. educ. perm., suppl. 6, 188—189.
Seabright M., 1972. The use of proteolytic enzymes for the mapping of structural rearrangements in the chromosomes of man.— Chromosoma, *36*, 2, 204—210.
Sumner A. T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin.— Exptl. Cell Res., *75*, 1, 304—306.
White M. J. D., 1969. Chromosomal rearrangements and speciation in animals.— Ann. Rev. Genet., *3*, 75—98.

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

Поступила в редакцию 26 ноября 1981 г.

CYTOGENETICAL DIFFERENTIATION OF FORMS IN THE GROUP OF PAMIR (*MICROTUS JULDASCHI*) AND CARRUTHER'S (*M.CARRUTHERSI*) VOLES (MAMMALIA, MICROTINAE)

E. A. GILEVA, V. N. BOLSHAKOV, N. F. CHERNOUSOVA, V. P. MAMINA

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Scientific Center of the USSR Academy of Sciences (Sverdlovsk)

Summary

In the Pamir (*Microtus juldaschi* Severtzov, 1879) and Carruther's (*M. carruthersi* Thomas, 1909) voles from five populations of Pamiro-Alai and Tien-Shan, $2n=54$. The Pamir voles caught near the village Chechekty and Lake Karakul are characterized by a similar morphology of chromosomes. Three forms of Carruther's and Pamir voles from two populations differ from each other by 3—4 pericentric inversions. By the character of C- and G-banding as well as by the results of laboratory crosses, the voles of Pamiro-Alai, whether they belong to *M. juldaschi* or *M. carruthersi*, form a single group, whereas the Carruther's voles of the Western Tien-Shan occupy a separate position. The boundaries between the species *M. juldaschi* and *M. carruthersi* are to be reconsidered.