

КАРИОТИП *MICROTUS SOCIALIS* И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ВИДОВ РОДА *CHIONOMYS* И ПОДРОДА *TERRICOLA*, ОБИТАЮЩИХ В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

Многие виды полевок причиняют значительный вред сельскому хозяйству, поэтому представители полевок широко исследуются во многих отношениях. Ряд вопросов, касающихся систематики, родственных отношений и особенностей эволюции кариотипа полевок, остаются спорными. Систематика полевок в Азербайджане была изучена Шидловским [1]. Эволюция этих видов расширилась после появлений кариологических исследований. Для решения этих вопросов большую роль имеет применение методов дифференциальной окраски. Несмотря на то, что кариотипы этих видов были исследованы многими авторами [2–9], но родственные связи и эволюция кариотипов полевок изучены недостаточно.

Настоящая работа посвящена изучению родственных связей и эволюции кариотипа видов общественной, снежной и кустарниковой полевок.

Материалы и методы

Кариотип общественной полевки пойман в окрестностях села Ашаги Караманлы, Нефтечалинского района 19 животных (9 самок и 10 самцов), Снеговая полёвка Роберта — *Chionomys roberti*, 5 особей (2♀; 3♂), пойманы в окрестностях Или-су, Кахского района; Европейская снеговая полёвка — *Chionomys nivalis*, 21 (10♀; 11♂), пойманы в окрестностях курорта Исти-Су, Кельбаджарского района; Гудаурская снеговая полёвка — *Chionomys qud*, 18 (7♀; 11♂), пойманы в окрестностях села Согюб, Кубинского района; Дагестанская кустарниковая полёвка — *Microtus dagestanicus*, 22 (9♀; 13♂), пойманы в окрестностях села Кузун, Кусарского района; 23. Кавказская кустарниковая полёвка — *Microtus majori*, 23 (12♀; 11♂), пойманы вблизи города Кедабек, Кедабекского района; Полёвка Шелковникова — *Microtus schelkovnikovi*, 5 (2♀; 3♂), пойманы

в Ленкоранской природной области на 17 км от Ленкорани по Лерикской дороге.

Исследование хромосом проводили на препаратах клеток костного мозга, приготовленных по модифицированной методике Форда и Хаммертона [10]. Для получения дифференциально окрашенных хромосом применялся G-метод окраски, предложенный С. И. Раджабли [11]. Для выявления структурного гетерохроматина была использована методика Самнера [12].

Результаты и обсуждение

Chionomys qud Satunin, 1909-Гудаурская снеговая полевка. В кариотипе число хромосом $2n = 54$; Основное число хромосом $NF = 58$. X-хромосома-метацентрик, У-хромосома-acroцентрик [4].

Chionomys nivalis Martins, 1842-Европейская снеговая полевка. В кариотипе число хромосом $2n = 54$; Основное число хромосом $NF = 56$. X-хромосома-метацентрик, У-хромосома-acroцентрик [4].

Chionomys roberti Thomas, 1906-Малоазийская снеговая полевка или полевка Роберта. В кариотипе число хромосом $2n = 54$; Основное число хромосом $NF = 58$. X-хромосома — метацентрик, У-хромосома-acroцентрик [4].

Microtus (Terricola) Schelkovnikovi Satunin, 1907-Полевка Шелковникова имеет диплоидное число хромосом $2n = 54$, основное число плеч $NF = 62$. X-хромосома-acroцентрик, У-хромосома -acroцентрик [5].

Microtus (Terricola) majori, Thomas 1906-Кавказская кустарниковая полевка имеет диплоидное число хромосом $2n = 54$, основное число плеч $NF = 60$. Первая и вторая пары являются субметацентриками. X-хромосома-метацентрик. X-хромосома-acroцентрик [5].

Microtus (Terricola) daghestanicus Schidlovsky, 1919-Дагестанская полевка Диплоидное

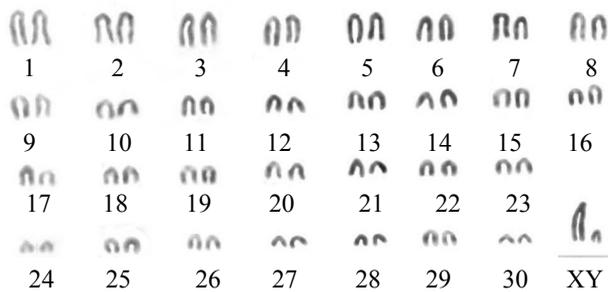


Рис. 1. Хромосом общественной полевки (*Microtus socialis*). Обычная окраска



Рис. 2. Хромосом общественной полевки (*Microtus socialis*). G-окраска

число хромосом $2n = 54$, основное число плеч $NF = 58$. X-хромосома представлена метацентриком, а Y-хромосома — мелкий акроцентрик [4, 5].

***Microtus (Sumeriomys) socialis* Pallas, 1773-Общественная полевка.** Кариотипических различий между животными из разных популяций не обнаружено. Все исследованные полевки имели $2n = 62$ и $NF = 62$. В кариотипе общественных полевок нет двуплечих хромосом: все аутосомы и половые хромосомы представлены акроцентриками, которые могут быть ранжированы в постепенно убывающие в размерах ряды (рис. 1).

Точная идентификация половых хромосом и распределение аутосом в пары оказались возможными только при использовании G-окраски (рис. 2). Для X-хромосом характерно наличие двух близко расположенных полос в средней части хромосомы, одна полоса в околоцентромерном районе и еще одна — в теломерном. У-хромосома выглядит как диффузный слабоокрашенный элемент.

Структурный гетерохроматин обнаруживается в основном в центромерной части хромосом.

Межвидовые сравнения дифференциально окрашенных хромосом показали, что кариотипическая дифференциация у *Mikrotini* может быть связана с различного рода тандемными слияниями хромосом. Эти слияния приводят к появлению в кариотипах сложно-составных структур, истинные различия между которыми далеко не всегда выявляются при обычных сравнительно-кариологических анализах. Кариотипические различия, обусловленные именно такими перестройками, демонстрируют виды подрода *Terricola*.

Исследованные виды обнаруживают резкие различия в значениях $2n$. Наиболее высокое число хромосом имеют *M. (S.) socialis*, у которых $2n = 62$, и все хромосомы набора, включая по-

ловые, представлены акроцентриками. Три вида рода *Chionomys* и три вида подрода *Terricola* рода *Microtus* имеют $2n = 54$, но различаются по числу двуплечих элементов.

Сравнение G-рисунок хромосом *Microtus socialis* и одной из видов кустарниковых полевок (*Microtus dagestanicus*) показало, что 21 аутосомная пара *Microtus socialis* имеет полностью идентичный рисунок дифференциальной окраски с хромосомами *M. dagestanicus* (рис. 1) Три пары *M. socialis* (1, 2 и 3) имеют сходный рисунок G-полос с соответствующими хромосомами *M. dagestanicus*, но последовательность распределения полос по отношению к центромере у хромосом *M. socialis* имеет интервированный характер. Для шести аутосомных пар *M. socialis* и двух пар *M. dagestanicus* гомология не установлена (рис. 1). Отличаются и X-хромосомы сравниваемых форм.

Отличие 1, 2 и 3 пар *M. socialis* от соответствующих пар *M. dagestanicus* может рассматриваться как результат произошедшего в эволюции кариотипов этих видов слияния теломерными районами двух одинаковых акроцентриков, но последующей инактивацией разных видов центромер у разных участников слияния: 7-я и 12-я пары *M. dagestanicus*, 5-я и 6-я пары *M. socialis*, также предположительно являются продуктом слияния двух хромосом (на основании сравнительного анализа *M. dagestanicus*). Таким образом, в кариотипе *M. socialis* можно предполагать наличие, по крайней мере пяти пар, образованных в результате тандемных слияний более мелких хромосом. Это указывает на эволюцию кариотипа *M. socialis* от кариотипа еще более высокохромосомной формы. Шесть хромосом *M. socialis*, которым не найдено соответствующих хромосом в кариотипе *M. dagestanicus*, могли войти как составные элементы в 1-ю и 2-ю пары последних,

сложно-составная структура которых выявлена на основании межвидовых сравнений кустарниковых полевок.

Также сравнены виды родов *Chionomys* (*Ch. roberti*, *Ch. nivalis*, *Ch. gud*) относящиеся к группе 54-хромосомных полевок, также подрода *Terricola* рода *Microtus* (*M. majori*, *M. dagestanicus*, *M. schelkovnikovi*). Между всеми этими видами отмечается внешнее сходство кариотипов. Например, аутосомные наборы *Ch. gud* и *M. dagestanicus* морфологически не отличимы. Сравнение рисунка G-окраски хромосом показало, что эти формы действительно кариотипически очень сходны. Вместе с тем между видами рода *Chionomys* и подрода *Terricola* рода *Microtus* выявлены и различия, которые не могли быть обнаружены без использования дифференциальной окраски. 2-я, 4–18-я 20-я, 21-я и 26-я пары видов рода *Chionomys*, по рисунку G-окраски, гомологичны соответствующим парам в кариотипе *M. dagestanicus*. Четко отличаются 3-я пара двух сравниваемых родов: совпадают теломерные участки хромосом, остальные участки совпадают частично. Первые пары видов рода *Chionomys* и подрода *Terricola* рода *Microtus* сходны на протяжении двух третей длины от теломерного конца. Проксимальный околоцентромерный район различается по рисунку G-полос. При сравнении кариотипов двух видов *M. majori* и *M. dagestanicus* было установлено, что первые пары аутосом у этих видов образованы в результате теломерно-центромерного слияния двух акроцентриков. Различия в морфологии хромосом этих видов объясняются функциональной активностью центромер разных акроцентриков, вступивших в слияние. Сходство в рисунке G-полос хромосом первой пары *Chionomys* и подрода *Terricola* рода *Microtus* прослеживается на уровне большего из акроцентриков, участвовавших в образовании первой пары видов подрода *Terricola*. Можно предполагать, что хромосомы первой пары *Chionomys* образованы также в результате слияния двух акроцентриков, причем один из них тот же который принимал участие в образовании первой пары у *Microtus majori*. Следует вспомнить, что аналогичным образом объясняются различия в рисунке G-полос между видами *M. majori* и *M. dagestanicus* с одной стороны *M. schelkovnikovi*, с другой. Следовательно, у всех сравниваемых видов в образовании первой пары аутосом участвовала одна и та же

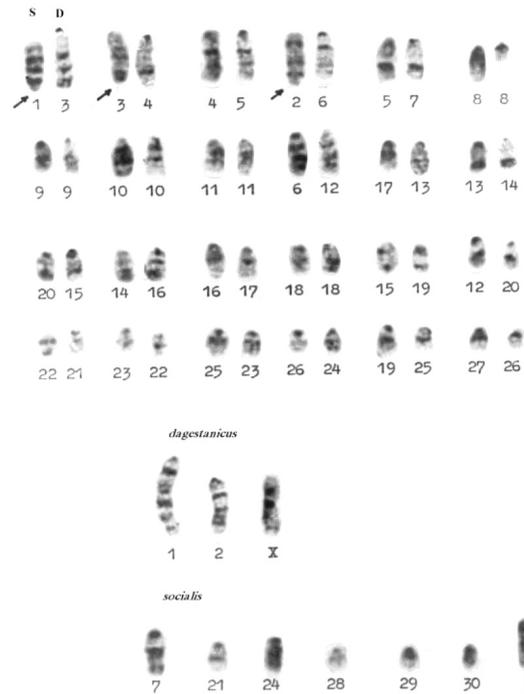


Рис. 3. Сравнение рисунка G-окраски хромосом *M. (S) socialis* и *M. dagestanicus*. В каждой паре левый элемент представляет хромосому из кариотипа *M. (S) socialis* (s) правый — из кариотипа *M. dagestanicus* (d). Цифрами обозначены номера пар в соответствии с ранжировкой хромосом внутри кариотипа вида. Внизу расположены хромосомы, несходные по рисунку G-окраски. Стрелками указаны центромеры у некоторых хромосом *M. (S) socialis*

acrocentric chromosome, fusion of which with different smaller acrocentrics gave three different chromosomes. In the 19th pair of *Chionomys* the G-band pattern has an inverted character compared to this pair of *M. majori* and *M. dagestanicus*. It is not excluded that this chromosome arose as a result of telomeric-telomeric fusion of two smaller acrocentrics, but in different forms the functional activity was preserved in different participants of the fusion. *Chionomys* species differ from the steppe voles and by the G-band pattern of the X-chromosome. Differences in the distribution of length of the X-chromosome may be explained by a large pericentromeric involution.

The results obtained by us were compared with the results of other authors [6] and *Microtus afghanus*. These authors studied the karyotype of 52-chromosome *Microtus subterraneus* from the north-eastern part of Turkey and compared it with the karyotype of *M. majori*. Results

таты, полученные нами при изучении кариотип *M. majori*, полностью совпадают с результатами исследования вышеупомянутых авторов. Различия связаны только с порядком сложения хромосом. Нами также подтверждено, что уменьшение числа хромосом у *M. subterranius* обусловлено Робертсоновской транслокацией. Кариотипы изученных нами видов *Chionomys* и видов подрода *Terricola* рода *Microtus* сравнены с кариотипами полевки *Microtus afghanus*, изученной N. Martinkova et.al., (2004). Кариотипы этих видов по G-полосам очень сходны.

Выводы

Таким образом, изученные виды *Microtus socialis* в кариотипе имеют больше хромосом ($2n = 62$). Основное число хромосом у этого вида ($NF = 62$). Все хромосомы имеют акроцентрическую форму. Виды рода *Chionomys* (*Ch. roberti*, *Ch. nivalis*, *Ch. gud*), подрода *Terricola* рода *Microtus* (*M. majori*, *M. dagestanicus*, *M. schelkovnikovi*)

относятся к группе 54-хромосомных полевков. *Ch. roberti* и *Ch. gud* имеют одинаковую структуру, только 26-я пара у них имеет метацентрическую структуру. В кариотипе *Ch. nivalis* все хромосомы имеют акроцентрическую форму. У кустарниковых полевков в кариотипе *M. dagestanicus* только 26 пара, у *M. majori* 1-я, 2-я пара, у *M. schelkovnikovi* 2-я, 4-я, 7-я и 8-я пара имеют метацентрическую форму. В видообразовании играли роль тандемные транслокации, такие как теломерно-центромерный и теломерно-теломерный слияния акроцентрической хромосомы. Хотя виды *Chionomys* и подрода *Terricola* рода *Microtus* имеют одинаковые диплоидные числа и внешне сходную структуру кариотипа, хромосомные наборы этих двух групп полевков эволюционировали от общей предковой формы с более высоким числом хромосом. Такие животные, возможно, имели в кариотипе больше акроцентрических хромосом, сходных с кариотипом современной общественной полевки — *Microtus socialis*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шидловский М. В. Определитель грызунов Закавказья. — Тбилиси, 1976. — 255 с.
2. Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. — М.: Наука, 1983. — 405 с.
3. Саблина О. В., Раджабли С. И., Мейер М. Н., Маликов В. Г., Кулиев Г. Н. О систематическом положении рода *Chionomys* (Rodentia) по кариологическим данным // Зоологический журнал. — М., 1988. — С. 472–476.
4. Gias N. Kuliev, John W. Bickham. Karyotypes of four species of rodents (Muridae: Arvicolinae) from the Azerbaijan Republic // General Notes, Texas J. Sci. — USA, 2003. — 55 (3). — P. 271–277.
5. Gias N. Kuliev, John W. Bickham. Karyological Relationships and Biodiversiti of the Pine Voles of Azerbaijan: Differentiation of Species from the Greater and Lesser Caucasus Mountains Texas Tech University. Natural Science Research Laboratori. Oggasional papers // Museum of Texas Tech University. — 2010. — № 291. — P. 1–14.
6. Mc Macolan, Maria Grazia Filippucci, Jan Zima. Genetic variation and zoogeography of pine voles of the *Microtus subterranius* / *majori* group in Europe and Asia Minor // J. Zool. Land. — 2001. — 255. — P. 31–42.
7. Natália Martínková, Petra Nová, Olga V. Sablina, Alexander S. Graphodatsky and Jan Zima. Karyotypic relationships of the Tatra vole (*Microtus tatricus*) // Folia Zool. — 2004. — 53 (3). — P. 279–284.
8. Nadachowski A. The taxonomic status of Schelkovnikovs pine vole *Microtus Schelkovnikovi* (Rodentia, Mammalia) // Acta Zoologica Cracoviensia. — 2007. — 50 A. — P. 67–72.
9. Shamilov E. N., Abdullayev A. S., Quliyev G. N., Memmedrzayeva E. T., Shamilli V. E., Azizov I. V. Intraspecific spontaneous chromosomal mutations in some Rodents distributed in Azerbaijan, their induction by ionizing radiation and correction // «Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів». — 2014. — 12, № 1. — С. 90–97.
10. Ford C. E., Hamerton J. L. A colchicines hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. — 1956. — 31. — P. 247–251.
11. Раджабли С. И., Крюкова Е. П. Сравнительный анализ дифференциальной окраски хромосом двух видов хомячков: даурского и китайского // Цитология. — 1973, 15. — С. 1527–1531.
12. Sumner A. T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. Cell. Res. — 1972. — 75. — P. 304–306.

MEMMEDRZAYEVA E. T.¹, GULIYEV G. N.¹, KERIMOVA Z. K.¹, GULIYEV A. G.¹, SHAMILOV E. N.², GASIMOVA G. E.², ABDULLAEV A. S.²

¹ Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Azerbaijan, Azerbaijan, AZ1073, Baku, A. Abbasov str., quarter 1128, passage 504, e-mail: qiyas_q@mail.ru

² Institute of Radiation Problems of National Academy of Sciences of Azerbaijan, Azerbaijan, AZ1143, Baku, B. Vahabzade str., 9, e-mail: elshanshamil@gmail.com

KARYOTYPE OF *MICROTUS SOCIALIS* AND RELATIONS OF SPECIES OF THE GENUS *CHIONOMYS* AND SUBGENUS *TERRICOLA* INHABITING IN AZERBAIJAN

Aim. There were studied relational connections of social voles (*Microtus socialis*) species of genus *Chionomys* (*Ch. roberti*, *Ch. nivalis*, *Ch. gud*) and species of subgenus *Terricola*, genus *Microtus* (*M. majori*, *M. dagestanicus*, *M. schelkovnikovi*).

Methods. There were identified common chromosomes of *Microtus socialis* and species of the genus *Chionomys* and subgenus *Terricola*. **Results.** It was established that in speciation played a role tandem translocations such as telomeric-centromeric and telomeric-telomeric fusion of acrocentric chromosomes. **Conclusions.** The studied species of the genera *Chionomys* and species of the subgenus *Terricola*, genus *Microtus* have the same diploid number and externally similar structure of the karyotype, chromosome sets of these two groups of voles have evolved from common ancestral form of a higher number of chromosomes. Such animals may have had in the karyotype more acrocentric chromosomes similar to karyotype of modern social voles — *Microtus socialis*.

Keywords: Social voles, chromosomes, karyotype, acrocentrics.