ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОБЛЕМЫ ВИДА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 86 Труды Института экологии растений и животных 1973

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОБЛЕМЫ ВИДА

СВЕРДЛОВСК

УДК 576.16

Экспериментальные исследования проблемы вида. Сб. статей. Свердловск, 1973.

В сборнике обобщены материалы многолетних исследований группы авторов, сделана попытка комплексного решения проблемы вида. Статьи посвящены вопросам межвидовой и внутривидовой дифференциации у рыб и млекопитающих, приводятся методы изучения этой дифференциации.

Несмотря на принципиальную несхожесть объектов исследования (рыбы и млекопитающие), все материалы прекрасно сливаются в единую группу благодаря всесторонности подхода к решению общей проблемы — проблемы вида, одной из узловых проблем биологии. Этому во многом способствовало использование новейших методик экспериментальной экологии — кариоанализа, иммунологии, электрофореза и ставшей уже классической гибридизации.

Книга представляет несомненную ценность для всех интересующихся проблемой вида.

Табл. 29. Илл. 16. Библ. 223 назв.

Ответственный редактор Н. Н. Данилов

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 86 Труды Института экологии растений и животных 1973

С. С. ШВАРЦ

ПРОБЛЕМА ВИДА И НОВЫЕ МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ

Вид — основное биологическое понятие, реальная единица структуры природы, реальная единица таксономической системы, с достаточной для современного естествознания объективностью отражающей филогенетические взаимосвязи животных и растений. Теория вида могла возникнуть лишь на основе материалистического взгляда на природу (Ч. Дарвин); она развивалась преимущественно на основе морфологии, эмбриологии и зоогеографии — господствующих биологических наук второй половины XIX — первой половины XX вв. Итог этих исследований — хорошо известный биологический критерий вида, основанный на представлении о его генетической замкнутости (в противоположность любым внутривидовым формам). Симптоматично, что этот вывод сформулирован задолго до того, как генетический эксперимент взят на вооружение систематикой.

Систематики классического направления сумели правильно понять истинные причины зоогеографических и морфологических различий между видом и внутривидовыми формами. Однако нерешенных вопросов оставалось много, споры вокруг проблемы вида не утихали, они продолжаются и до сих пор. Естественно поэтому, что возможность использования новых методов, новых подходов к теории и практике таксономии и, в частности, к проблеме вида была встречена систематиками с энтузиазмом. В сущности «новые» подходы к решению таксономических проблем не являются новыми. Значение исследования биохимической специфики организмов для систематики отмечалось А. В. Благовещенским еще в двадцатых годах (Blagoveschensky, 1929), а В. Л. Комаров (1944) писал: «В основе всех, даже чисто морфологических признаков, на основе которых мы классифицируем растения и устанавливаем виды, лежат биохимические различия». Однако для реализации этих глубоких положений необходимо было освоение и внедрение в исследовательскую практику доступных для систематика методических приемов. Наиболее важными из них оказались хроматография, электрофорез тканевых белков и группа имму-

нологических тестов. Примерно в это же время получили распространение и кариологические исследования, а также методы, позволяющие с большей степенью объективности описывать наблюдаемые между сравниваемыми формами различия (колориметрия окраски, аллометрические уравнения и т. п.) или с большей степенью точности, на основе современной математической техники, оценивать масштаб обнаруженных различий (дискриминантный анализ, нумерическая таксономия).

Значение «новых методов» трудно, разумеется, переоценить, так как они позволяют при построении таксономической системы использовать такие признаки животных, которые были недоступны в прошлом. У некоторых биологов, к сожалению довольно многих, это породило убеждение, что «новые методы» могут работать по принципу «волшебной палочки», безошибочно решая главный биологический вопрос «вид — не вид».

Чтобы оценить истинное значение новых методов для решения принципиальных вопросов эволюционного учения и систематики, нам казалось целесообразным включить их в комплексные исследования, позволяющие подойти к проблеме вида с позиций экспериментатора. В течение многих лет нами проводилось сравнительное экспериментально-экологическое изучение серии близких форм: *Microtus oeconomus oeconomus* Pall.— *M. o. chahlovi* Scalon; *M. gregalis gregalis* Pall.— *M. g. major* Ogn; *M. juldaschi juldaschi* Sev. — *M. j. carruthersi* Thomas; *M. middendorffi middendorffi* Poljakov — *M. m. hyperboreus* Vinorg.; *M. arvalis transuralensis* Serebr. — *M. transcaspicus* Satunin.

Видно, что попарному сравнению подверглись внутривидовые формы разных рангов и близкие виды. Обследовались также *Lagurus lagurus, Lemmus obensis, Cletrionomis frater, Cl. rufocanus, Alticola roylei, A. strelzovi* и смежные популяции *M. arvalis, M. oeconomus*. Результаты этих исследований нашли отражение в большой серии публикаций (Копеин, 1958; Шварц и др., 1960; Овчинникова, 1966, 1968; Михалев, 1970; Сюзюмова, 1969; Жуков, 1967; Большаков и др., 1969; Покровский и др., 1970; Покровский, 1969, 1971; Гилева, Покровский, 1970; Ищенко, 1966, и др.) и в ряде статей настоящего сборника.

Общий итог сравнительного изучения перечисленных форм приводится в прилагаемой таблице, которая ясно показывает, что решение вопроса «вид или не вид» возможно лишь на основе комплексного исследования животных. Обратим внимание хотя бы на следующие факты. Кариологические различия и некоторые особенности распространения вполне могли бы послужить основанием для выделения *juldaschi* и *carrutersi* в самостоятельные виды. Но изучение других свойств этих форм (в том числе и гибридизационные опыты) свидетельствует о ее безусловной ошибочности. Оказалось ошибочным и представление о видовой самостоятельности *middendorffi* и *hyperboreus*.

Морфологические и морфофизиологические различия между *M. g. gregalis и M. g. major* вполне соизмеримы с отличиями между любыми близкими (и даже не очень близкими) видами *Microtus*, но комплекс других показателей свидетельствует об их видовой общности. При сравнении *M. o. oeconomus* и *M. o. chahlovi*, с одной стороны, и *M. g. gregalis* и *M. g. major* — с другой, оказалось, что степень их морфофизиологической дифференциации не соответствует суммарным показателям электрофоретической дистанции между сравниваемыми подвидами. К аналогичным выводам приводит и сравнение изученных форм на основе иммунологического критерия.

Среди новых методов особое значение имеют иммунологические тесты. Анализ громадного фактического материала, собранного исследователями разных школ, приводит к мысли об иммунобиологическом единстве вида. Об этом свидетельствует и представленное в настоящем сборнике исследование Л. М. Сюзюмовой. На фоне четких межпопуляционных различий видовая специфичность на гетеротрансплантат подтверждается всеми экспериментами. Любой подвид, любая форма, любая популяция вида отличает «свой» вид от «чужого». Единство вида на тканевом уровне, видовая специфичность тканей, объединяет все уровни внутривидовой дифференциации. Это подтверждается как характером проявления тканевой несовместимости на гетеротрансплантат (вне зависимости от внутривидовых различий доноров), так и видовой специфичностью гуморальных изменений.

Однако наблюдения Л. М. Сюзюмовой и ее ученика В. В. Жукова очень ясно показали, что как на внутривидовом, так и на надвидовом уровнях иммунологическая дистанция, отражающая биохимическую специфику организмов, не соответствует степени морфофизиологических различий сравниваемых форм.

Это значит, что биохимические особенности животных определяются не только адаптацией разных форм к разным условиям среды, но и генетическими различиями, непосредственно не связанными с приспособительными особенностями популяций, подвидов, видов. Легче всего было бы приписать эти различия действию нейтральных мутаций, которые в условиях даже не очень жесткой изоляции неизбежно должны были бы накапливаться в сравниваемых формах в разном количестве и в разном качестве [1]. Разнообразные исследования показывают, однако, что нейтральных мутаций в строгом смысле слова нет.

Даже в тех случаях, когда мутация ведет к изменению химически пассивной части белковой молекулы и не оказывает на ее функционирование существенного влияния, она не может быть

[1] Эта точка зрения имеет приверженцев. Симптоматично, однако, что она приводит большинство исследователей к антидарвиновским, а по существу к антиэволюционистским выводам, отраженным в термине «Non Darvinian Evolution». Критика этих представлений дана недавно Ричмондом (Richmond, 1970).

Сравнительная характеристика близких

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности
Смежные популяции *Microtus arvalis и M. oeconomus*	Нет	Нет	Нет
Microtus oeconomus oeconomus —M. o. chahlovi	Незначительные различия в размерах и пропорциях тела. Бросающиеся в глаза отличия по длине хвоста определяются разной морфогенетической реакцией на изменение температуры. Различия в окраске незначительны, но статистически достоверны (колориметрия), детерминированы полигенно	*M. o. oeconomus*— лесостепная форма, *M. o. chahlovi* — субарктическая. Несмотря на это, различий в сезонной цикличности жизнедеятельности нет. Основные циркадные ритмы совпадают, но период генеративного покоя у *M. o. chahlovi* больше, а период повышения плодовитости наступает раньше. В природе *M. o. chahlovi* крупнее, отличается большей плодовитостью, более длительным периодом максимальной скорости роста молодняка	Общее направление морфофизиологических различий указывает на более экономный тип обмена веществ *M. o. chahlovi*. Эти особенности выражены в значительно меньшей степени, чем у типичных субарктических грызунов (лемминги, полевка Миддендорфа). В экспериментальных условиях *M. o. oeconomus* отличается более крупными семенниками и меньшими надпочечниками
Microtus gregalis gregalis — M. g. major	Морфофизиологические различия соизмеримы с различиями между видами (отличия в размерах, пропорциях тела и черепа, окраске). По ряду признаков имеется хиатус. Резкие различия в характере аллометрического роста частей черепа указывают на очень существенную морфологическую дивергенцию	*M. g. gregalis* — лесостепная форма, *M. g. major* — субарктическая. Различия в биологии размножения, скорости роста и развития молодняка, сезонной динамике скорости роста, реакции на изменение температуры и др.	Морфофизиологические особенности *M. g. major* указывают на более экономичный тип обмена веществ

форм грызунов по комплексу показателей

Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Кариологические различия	Результаты гибридизационных опытов
Отличия несущественны	Достоверные существенные различия по средним показателям. Иммунологические различия между отдельными особями соизмеримы с отличиями между подвидами	Нет	Абсолютная фертильность гибридов
Отличия незначительно превышают отличия между смежными популяциями одного подвида	Не превышает обычных межпопуляционных отличий	Нет	То же
Суммарный показатель электрофоретической дистанции меньше, чем у близких видов, но больше, чем у других обследованных внутривидовых форм	Не изучена	Нет	Абсолютная фертильность исходных форм и гибридов

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности
Microtus middendorffi middendorffi — *M. m. hyperboreus*. (Всеми авторами считаются самостоятельными видами.)	Морфологические различия незначительны. Среди *M. m. hyperboreus* отмечен полиморфизм по окраске; часто встречаются меланисты	Субарктические полевки. *M. m. hyperboreus* тяготеют к горным районам, *M. m. middendorffi* в горах не встречается	Существенных различий нет
Microtus juldaschi juldaschi — *M. j. caruthersi*. (Многими авторами рассматриваются в качестве самостоятельных видов.)	Различия по окраске незначительны, но статистически достоверны (колориметрия). Нередко отмечавшиеся различия в пропорциях тела и черепа являются следствием различий в размерах тела. Аллометрические кривые частей тела и черепа и внутренних органов различаются на уровне «средних» подвидов, изменения аллометрических показателей при гибридизации не происходит. По ряду признаков наблюдаются существенные различия в кривых распределения	Существенных экологических различий в природе не отмечено, они не наблюдались и при содержании животных в неволе	Существенных различий нет
Microtus arvalis — *M. transcaspicus*	Существенные различия в размерах, пропорциях тела и окраске	*M. arvalis* характеризуется широким распространением; достигает максимальной численности в лесостепных районах. *M. transcaspicus* встречается преимущественно в речных долинах пустынной и полупустынной зон. Плодовитость *caspicus* ниже, чем у *M. arvalis*, скорость роста молодняка значительно выше, но рост заканчивается в более молодом возрасте	Морфофизиологические различия многочисленны. Одно из наиболее существенных — исключительно крупные размеры надпочечника *M. transcaspicus*

Окончание таблицы.

Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Кариологические различия	Результаты гибридизационных опытов
Электрофоретические различия на уровне обычных подвидовых	Не изучена	Кариотипы идентичны (NF самцов 57—59, самок 58—60). Для обеих форм характерен полиформизм наиболее крупной аутосомы	Абсолютная фертильность исходных форм и гибридов
Различия на уровне обычных подвидов	То же	Для обеих форм характерен внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм. Кариотипические различия по ряду показателей (морфология Х-хромосомы и трех пар аутосом) настолько существенны, что могли бы послужить основанием для признания видовой самостоятельности сравниваемых форм	То же
Различия на уровне видов	»	$2n$ обеих форм=54	Половая аттракция исходных форм нарушена, жизнеспособность гибридов ослаблена, гибриды стерильны

признана нейтральной, так как замещающая аминокислота должна присутствовать в клетке в том же количестве, что и замещенная, а ее синтез и транспорт должны требовать одинаковых затрат энергии (Richmond, 1970). В противном случае неизбежно нарушение взаимной конформации белков и нарушение энергетического баланса организма [2]. Поэтому представление о «нейтральных мутациях» как о самостоятельном факторе эволюционного преобразования организмов не выдерживает критики. Эта точка зрения кажется нам глубоко обоснованной. На основе комплексного морфофизиологического изучения большого числа форм в разных условиях среды мы пришли к выводу, что степень приспособленности любого организма определяется не только его эколого-физиологическим совершенством, но и энергетической стоимостью тех физиологических, биохимических и морфогенетических реакций, которые обеспечивают его жизнеспособность [3] (Шварц, 1968). Эта система взглядов позволяет объяснить возникновение генетических различий между морфофизиологически неотличимыми популяциями на основе теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена и развивающего эту теорию принципа оптимального фенотипа (Шварц, op. cit.).

Длительное существование вида в определенной среде приводит к столь полному сбалансированию его биологических особенностей с условиями среды, что любые отклонения от нормы отсекаются отбором. Если две популяции находятся в одинаковых условиях среды (точнее, настолько близких, что стабилизирующий отбор оказывается выгоднее ведущего), то отбор будет работать в направлении поддержания и стабилизации оптимального фенотипа. Но так как генетическая структура популяций изначально различна (результат генетико-автоматических процессов) и различия постепенно усиливаются вследствие случайного мутирования, то отбор на стабилизацию оптимального фенотипа с неизбежностью должен привести к реанжировке генотипов для того, чтобы нейтрализовать действие новых мутаций. Это приводит к возникновению генетических различий между популяциями, обладающими большим морфофизиологическим сходством: степень генетических различий не совпадает со степенью различий морфофизиологических.

Нам кажется, что полученные данные и их анализ проливают свет на природу так называемых видов-близнецов. Грубо говоря,

---

[2] Существуют и более специальные доказательства крайней сомнительности существования нейтральных мутаций. Одно из наиболее интересных заключается в следующем. Случайные инверсии могли бы перенести нейтральную аллель в другое генное окружение (gene arrengements). Точные наблюдения показали, что в действительности этого не происходит в течение миллионов лет (Prakash, Lewontin, 1968). Отсюда следует вывод, что естественный отбор не остается безразличным к «нейтральным» мутациям и поддерживает генную аранжировку на оптимальном уровне.

[3] Заслуживает внимания принципиальное совпадение выводов исследований, проведенных на морфофизиологическом и молекулярном уровнях.

виды-двойники — это виды, которые с помощью привычных морфологических методов не поддаются диагностике. Э. Майр пишет: «Виды-двойники можно определить как морфологически сходные или идентичные, но репродуктивно изолированные природные популяции» (Майр, 1968, стр. 42). В тех случаях, когда за одинаковой внешностью скрываются существенные эколого-физиологические или внутренние анатомические отличия, виды-двойники ничем принципиально от обычных видов не отличаются, так как естественный отбор одинаково успешно работает на любом уровне организации, а генетическая охрана физиологической специфики вида столь же необходима, что и охрана специфики морфологической. Однако в ряде случаев морфофизиологические различия между видами-двойниками не превышают средних различий между популяциями, видовая общность которых не подлежит сомнению. В этом случае происхождение их превращается в проблему первостепенной важности.

В настоящее время теории происхождения видов-двойников не существует, хотя этого вопроса касаются многие исследователи. Э. Майр (Майр, 1968) пишет: «Видообразование среди видов-двойников ничем не отличается от видообразования у других видов». Н. В. Тимофеев-Ресовский и другие (1969) связывают возникновение видов-двойников с симпатрическим видообразованием на основе случайной перестройки кариотипа первоначально немногих особей популяции. Авторы приводят гипотетические примеры, призванные показать, что возникающая при этом возможность выделения вида-двойника в пределах предковой популяции — «ситуация маловероятная, но не исключаемая» (стр. 294). Нельзя категорически отрицать, что помимо магистрального пути эволюции — возникновения новых видов в процессе прогрессивного освоения новых экологических ниш, прогрессивной приспособляемости под влиянием естественного отбора — могут существовать и иные пути видообразования, в том числе и на основе случайного возникновения генетической изоляции части особей единой популяции. Однако нам представляется, что возникновение видов-близнецов естественно объясняется хорошо обоснованными теоретическими представлениями, в частности, на основе теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена.

Любая, хотя бы частично изолированная, популяция генетически специфична. Для объяснения этой специфики, как мы пытались показать, нет надобности прибегать к сомнительной гипотезе нейтральных мутаций. Она превосходно объясняется на основе теории стабилизирующего отбора и развивающего эту теорию принципа оптимального фенотипа (Шварц, 1968) и подкрепляется результатами исследований, показывающих, что степень иммунологической и морфофизиологической дивергенции не совпадает. Теоретически допустимо, что возникающие под влиянием стабилизирующего отбора отличия между популяциями приведут к формированию генотипа, настолько отличного от гено-

типов других популяций вида, что возникнет генетическая изоляция. Этот процесс, несомненно, медленный и тормозится неизбежной межпопуляционной гибридизацией. Поэтому истинные виды-двойники, отличия между которыми не превышают обычных межпопуляционных отличий, вероятно, встречаются очень редко; но в тех случаях, когда отделяющаяся популяция приобретает слегка выходящие за средние величины эколого-физиологические особенности, процесс межпопуляционной гибридизации должен быть ослаблен и возникающая генетическая изоляция резко ускоряет процесс видообразования.

Таким образом, возникновение видов-близнецов естественно объясняется на основе теории стабилизирующего отбора. Нам кажется, что к близким представлениям подошел и Э. Майр. В другом месте уже цитированной книги он связывает возникновение видов-двойников с «селективным преимуществом сохранения неизменности фенотипа» (Майр, 1968, стр. 60), с «высокой селективной ценностью стандартизации фенотипа» (стр. 183). К сожалению, эта более глубокая по сравнению с цитированным категорическим высказыванием того же автора мысль далее не развивается. Поэтому остается неясным, как Э. Майр согласует ее с утверждением о том, что «видообразование среди видов-двойников ничем не отличается от видообразования у других видов». Как мы пытались показать, эти различия существенны: «обычное» видообразование происходит на основе ведущей формы естественного отбора, «двойниковое» — на основе его стабилизирующей формы. Однако в обоих случаях движущей силой видообразования является главный фактор эволюционного процесса — естественный отбор. Проведенные исследования показали, что «средние» иммунологические различия между популяциями не превышают различий между крайними вариантами одной популяции. Учитывая, что иммунологическая дистанция отражает степень биохимических различий между сравниваемыми организмами, которая в свою очередь отражает степень генетических различий (наследственная информация реализуется в процессе биосинтеза белка), законно полагать, что иммунологическое единство вида исключает возможность возникновения хиатуса между любыми внутривидовыми формами. Давно подмеченный систематиками-практиками формальный критерий вида (хиатус) отражает, таким образом, его биологическую сущность — генетическое единство, проявляющееся в характере внутрипопуляционной изменчивости биохимических признаков.

Иммунологические исследования дают интересный материал также для анализа вопроса о равноценности видов в пределах разных таксонов.

Вполне ли сопоставимы виды млекопитающих, рыб, цветковых растений, бактерий? С общебиологической точки зрения, безусловно, сопоставимы, так как в пределах каждой из этих групп вид представляет собой относительно замкнутую генети-

ческую систему, характеризующуюся морфофизиологической определенностью. Однако любой зоолог знает, что морфологические различия между видами млекопитающих и птиц неизмеримо меньше, чем между многими внутривидовыми формами рыб. Эти различия определяются разным диапазоном внутривидовой изменчивости. Лишь многовековой опыт и интуиция позволяют систематикам избегать ошибок, вытекающих из принципиальных различий в характере внутривидовой изменчивости в пределах разных таксонов. Приведенный в этом сборнике материал позволяет надеяться, что иммунологические исследования подводят под интуицию систематиков объективную основу. Проиллюстрируем это положение путем сопоставления исследований по млекопитающим (Л. М. Сюзюмовой) и рыбам (Л. А. Добринской). Многочисленные эксперименты (Gotronei, Perri, 1946; Vojtiskova, 1960), а также теоретические соображения указывают на теснейшую и безусловно причинную зависимость между тканевой совместимостью и способностью организмов давать при скрещивании плодовитое потомство. Поэтому наиболее глубокие биохимические отличия между внутривидовыми формами могут быть обнаружены в тех группах, в которых межвидовая гибридизация распространена шире. В этом отношении различие между млекопитающими и рыбами значительно. Межвидовая гибридизация среди рыб встречается чаще, чем между млекопитающими. Поэтому отдельные популяции рыб, оставаясь в рамках вида, могут «позволить себе роскошь» дивергировать на биохимическом уровне: иммунологическая дистанция некоторых превышает видовую норму.

Работа Л. А. Добринской (статья в настоящем сборнике) показывает,что совместимость тканей рыб разных видов может быть более высокой, чем между особями из разных популяций одного вида. Результат поистине парадоксальный, но он находит себе объяснение в следующей системе взглядов, которую мы (в самой общей форме) уже имели возможность аргументировать (Шварц, 1969).

Вид морфофизиологически уникален, характеризуется определенными взаимоотношениями со средой и сохраняет биологическую специфику во всех своих проявлениях. Поэтому он занимает уникальное положение в экологических системах любых рангов: от отдельных биогеоценозов до биосферы в целом. Об этом, в частности, очень ясно свидетельствуют многие наблюдения, которым мы придаем значение experimentum crucis. Замена одной формы вида на другую не приводит к существенным биоценотическим последствиям. Если новая форма успевает пройти первый период акклиматизации, то биогеоценоз не заметит подмены. Об этом свидетельствуют многочисленные промышленные опыты по реакклиматизации промысловых видов. Замена же одного вида другим неизбежно вызывает изменения характера биоценотических взаимоотношений.

Отсюда следует, что видовыми признаками организма в строгом смысле слова следует считать именно те, которые определяют его биологическую уникальность. Как правило, дифференциация отдельных популяций на тканевом уровне изменяет характер связи организма со средой, нарушает видовую целостность; поэтому биохимические различия, которые наиболее чутко улавливаются иммунологическими реакциями, между видами оказываются более существенными, чем между внутривидовыми формами. Этим объясняется хорошее соответствие между генетической совместимостью сравниваемых форм и их иммунологической дистанцией. Вместе с тем исследования показывают, что между иммунологической дистанцией, отражающей генетические различия между организмами, и степенью их морфофизиологической дивергенции прямой зависимости нет.

Это находит себе естественное объяснение в различной генетической стоимости разных признаков (Bremermann, 1967). Количество генетической информации разных анатомических структур и физиологических процессов различно. Поэтому теоретически допустимо, что в отдельных случаях внутривидовая дифференциация, не нарушающая морфологическую специфику вида, потребует бо́льшего изменения генетической информации, чем дифференциация видового ранга. В этих случаях иммунологическая дистанция между видами может быть меньшей, чем между внутривидовыми формами [4]. По причинам, на которых мы останавливались, подобная ситуация должна быть редкой и среди рыб наблюдаться чаще, чем у высших позвоночных.

Тем не менее можно было надеяться, что применение еще более тонких методов исследования позволит констатировать принципиально сходные явления и у млекопитающих. Заманчиво было провести непосредственное сравнительное изучение структуры генома двух экологически резко дифференцированных подвидов одного вида и самостоятельного вида того же рода. Наш выбор остановился на арктическом (Ямал) и лесостепном (Южное Зауралье) подвидах полевки-экономки, которые сравнивались с обыкновенной полевкой.

[4] Эта же мысль может быть выражена иначе. Иммунологические различия устанавливают лишь степень генетических различий, а не их качество. Они фиксируют степень биохимических различий (первичные отпечатки гена), в первую очередь различия в белковом составе. Однако изменения набора биологически активных белков могут в процессе эпигенеза привести к изменению признака, коренным образом изменяющего отношение организма к среде со всеми вытекающими отсюда последствиями, а в другом случае — аналогичные с иммунологической точки зрения изменения будут иметь лишь незначительные морфофизиологические последствия. Поэтому иммунологическая дистанция между двумя существенно дифференцированными формами может оказаться равной иммунологической дистанции между неотличимыми популяциями, а в некоторых группах та степень морфофизиологической дифференциации, которой вековой опыт зоологов придает «видовой ранг», может быть осуществлена на основе менее существенных генетических различий, чем те, которые характеризуют среднюю иммунологическую дистанцию между популяциями одного вида.

Проведен анализ ДНК *M. o. oeconomus*, *M. o. chahlovi* и *M. arvalis*.

Материал для исследования (фиксированная этанолом печень) передан в межфакультетскую лабораторию биоорганической химии МГУ. Определение нуклеотидного состава ДНК, частот встречаемости пиримидиновых изоплит и «геноспектров» проведено сотрудниками лаборатории Г. П. Мирошниченко, К. М. Вальсхо-Роман и Н. Б. Петровым. Использованные для этой цели методы описаны ранее (Антонов, Белозерский, 1972).

Найдено, что ДНК всех трех форм полевок имеют практически одинаковый нуклеотидный состав (42—43 мол. % ГЦ). Это не удивительно, поскольку состав ДНК млекопитающих в целом варьирует в очень узких пределах (Антонов, 1972). Анализ степени сблоченности пиримидиновых нуклеотидов в ДНК (β) показал, что по этому признаку ДНК *M. o. oeconomus* и *M. arvalis* неотличимы ($\Delta\beta=0{,}03$), но обе эти формы заметно отличаются от *M. o. chahlovi* ($\Delta\beta=0{,}23$ и $0{,}26$, соответственно). Основные различия отмечены во фракции монопиримидиновых фрагментов. Сходные результаты получены при сопоставлении «геноспектров» ДНК изученных форм. Статистически достоверные различия (использован критерий Фишера) были найдены как при сопоставлении «геноспектров» *M. o. oeconomus* и *M. arvalis* (7,5), так и обеих этих форм с *M. o. chahlovi* (19,7 и 27,0). Результаты эти предварительны, поскольку в опытах использовано по одному препарату ДНК каждой изученной формы полевок.

Тем не менее полученные данные позволяют предполагать, что генный материал *M. o. oeconomus* более сходен с ДНК *M. arvalis*, чем с ДНК *M. o. chahlovi*. Наибольшие различия обнаружены при сопоставлении первичных структур ДНК *M. arvalis* и *M. o. chahlovi*. Степень генетических различий между двумя подвидами оказалась большей, чем между видами: закодированные в ДНК морфологические особенности арктической полевки-экономки потребовали больших изменений на уровне генома, чем отличия между исходной (лесостепной) формой *M. oeconomus* и *M. arvalis* (генетическая стоимость подвидовых отличий оказалась большей, чем отличий видовых). Иммунологические исследования и их анализ показывают, что этот результат мог быть теоретически предсказан и послужил основой для постановки соответствующих экспериментов. Видовая самостоятельность определяется качеством, а не количеством генетически закрепленных особенностей животных. Вопрос «вид — не вид» решается на экологическом, а не на физиологическом или генетическом уровне.

Это свидетельствует о том, что процесс видообразования по своей биологической сути заключается в прогрессирующей морфофизиологической дифференциации близких форм, которая на определенной стадии приводит к экологическому и генетическому обособлению зарождающихся видов. Морфофизиологическая оп-

ределенность и генетическая замкнутость вида — это две стороны единого процесса. Подобная постановка вопроса не ставит под сомнение исключительного значения критерия «плодовитого скрещивания». Более того, мы полагаем, что если бы живой покров Земли не состоял из генетически замкнутых единиц, эволюция была бы невозможной (Шварц, 1969). Однако мы считаем, что «генетическая изоляция» и «морфофизиологическая определенность» должны рассматриваться в качестве диалектического единства [5], ведущим элементом которого является морфофизиологическая определенность, обусловливающая биологическую (экологическую) уникальность вида. Симптоматично, что в тех случаях, когда явная биологическая уникальность не сопровождается генетической изоляцией, систематик, не раздумывая, отдает предпочтение морфологическому критерию. Приведем для иллюстрации лишь два примера.

Гибридизация пятнистого оленя с изюбрем известна давно (Менард, 1930; Миролюбов, 1949). В неволе гибриды этих видов получаются легко и вполне плодовиты. Доказана и полная плодовитость естественных гибридов, известных китайцам под названием «чин-да-гуйза». Изюбрь отбивает «гарем» у пятнистого оленя, что приводит к появлению большого числа гибридных особей. Интересно, что и Р. К. Маак и Н. М. Пржевальский считали их самостоятельным видом. Однако ни один современный систематик не объединяет изюбря и пятнистого оленя в один вид.

Другой пример заимствован нами из новейшей литературы. После инвазии серебристой чайки в Исландии стали наблюдаться многочисленные случаи ее гибридизации с бургомистром. В некоторых популяциях гибридные особи составляют до 50%, и их даже предложено именовать *Larus argentatus hyperboreus* (Ingolfsson, 1970). Этот номенклатурный монстр достаточно красноречив, но не подрывает уверенности в видовой самостоятельности *L. argentatus* и *L. hyperboreus*.

Анализ показывает, что использование новых методов систематики позволяет подойти к более глубокому пониманию сложнейших вопросов проблемы вида; они оказываются полезными и при решении некоторых вопросов популяционной экологии.

Л. М. Сюзюмова начала исследования с изучения родственных животных — родных братьев и сестер. Подобная постановка

---

[5] Наличие трудных случаев (генетически изолированные виды, не отличающиеся существенными морфофизиологическими особенностями или, наоборот, резко дифференцированные, но генетически совместимые) ни в малейшей степени не противоречит этому утверждению. Вспомним слова В. И. Ленина: «...quasi — реалистическая, а на самом деле эклектическая погоня за полным перечнем всех отдельных признаков и отдельных «факторов». В результате, конечно, эта бессмысленная попытка внести в общее понятие все частные признаки единичных явлений или наоборот, «избегнуть столкновения с крайним разнообразием явлений»,— попытка, свидетельствующая просто об элементарном непонимании того, что такое наука,— приводит «теоретика» к тому, что за деревьями он не видит леса» (В. И. Ленин. Полн. собр. соч., т. 5, стр. 142).

работы первоначально казалась нам несколько формальной (хотелось серию внутривидовых сравнений начать с минимальной генетической дифференциации животных и довести до видов), но привела к неожиданным и интересным результатам. Оказалось, что хотя средняя иммунологическая дистанция между популяциями больше, чем между индивидами одной популяции, но даже среди родных братьев и сестер наблюдаются случаи столь же резкого иммунологического несходства, что и между разными популяциями. Поэтому несходство происхождения родителей (из разных или одной популяции) не всегда повышает генетическую гетерогенность их потомства. Однако по средним показателям межпопуляционное скрещивание, как правило, увеличивает иммунологическую разнокачественность потомства. При этом эффект гибридизации отчетливо обнаруживается независимо от степени разобщенности популяций и их морфофизиологических особенностей. Эти выводы имеют принципиальное экологическое значение, так как раскрывают еще одну сторону проявления популяционного гомеостаза.

Резкое падение численности приводит к тому, что на больших территориях, занятых определенным видом, остаются лишь разрозненные очажки его переживания. В этих условиях нарастание численности неизбежно начинается с близкородственного скрещивания. Высокая генетическая емкость родителей обеспечивает гетерогенность потомства. Следующая за периодом депрессии численности миграция (следствие локального повышения плотности поселений) неизбежно приведет к скрещиванию заведомо неродственных животных и повышению гетерогенности их потомства. Это является следствием поддержания достаточно высокой жизнеспособности вида, несмотря на постоянное изменение его численности и, соответственно, изменение системы формирования пар.

ЛИТЕРАТУРА

Антонов А. С. В сб.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., Изд-во МГУ, 1972.

Антонов А. С., Белозерский А. Н. Там же.

Большаков В. Н., Россолимо О. Л., Покровский А. В. Систематический статус памиро-алайских горных полевок группы Microtus juldaschi (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. ж, 1969, т. 48, вып. 7.

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

Жуков В. В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм полевок рода *Microtus*.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Института экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 1. Свердловск, 1967.

Ищенко В. Г. Использование аллометрических уровней для изучения морфофизиологической дифференциации.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 5.

Комаров В. Л. Учение о виде растений.- М., Изд-во АН СССР, 1944.

Копеин К. И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки.— Бюлл. Урал. отд. МОИП, вып. 1. Свердловск, 1958 (УФАН СССР).
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.
Менард Г. А. Пантовое хозяйство. М.— Л., Госторгиздат, 1930.
Миролюбов И. И. Гибридизация пятнистого оленя с изюбрем.— Каракулеводство и звероводство, 1949, № 2.
Михалев М. В. Анализ таксономических взаимоотношений в группе Microtinae на основе электрофоретических исследований. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1970.
Овчинникова Н. А. Биологические особенности северного и номинального подвидов полевки-экономки и их помесей.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, УФАН СССР.
Овчинникова Н. А. Сравнительное изучение закаспийской и обыкновенной полевок в лабораторных условиях.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 2. Свердловск, 1968.
Покровский А. В. Плодовитость памирской и арчевой полевок и их помесей в лабораторных условиях— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 3. Свердловск, 1969.
Покровский А. В. Размножение и гибридизация полевки Миддендорфа и северосибирской полевки.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 4. Свердловск, 1971.
Покровский А. В., Кривошеев В. Г., Гилева Э. А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевок (*Microtus middendorffi* Poljakov, 1881, *M. hyperboreus* Vinogradov, 1933).— Экология, 1970, № 1.
Сюзюмова Л. М. Видовая специфичность в проявлении антигенных свойств тканей при реакции на гетеротрансплантат. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 68.
Тимофеев-Ресовский Н В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.
Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора).— Ж. общ. биол., 1968, т. 29, № 1.
Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 65.
Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis* Pall, *M. g. major Ogn.* и их помесей.— Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.
Blagoveschensky A. V. On the relation between the biochemical properties and the degree of evolutionary development of organisms.— Biologia generalis, 1929, vol. 5.
Bremermann H. Quantitative Aspects of Goal-Seeking. Self-Organizing Systems.— Progress in Theoret. Biology, vol. 1, Acad. Press, N.-Y., 1967.
Gotronei G., Perri T. I trapianti studiati in rapporto con le ibridazioni interspecifiche.— Bull. Zool., 1946, N 12.
Ingolfsson A. Hybridization of Glancous Gulls Larus hyperboreus and Herring Gulls L. argentatus in Iceland.— Ibis, 1970, vol. 112, N 3.
Prakash S., Lewontin R. Proc. U. S. Nat. Acad. Sci., 1968, vol. 59, N 398.
Richmond R. C. Non-Darwinian Evolution: A Critique.— Nature, 1970, vol. 225, N 5237.
Vojtiskova M. Zur Frage des Mechanismus der Befruchtungskompatibilität bei der entfernten Kreuzung des Geflügels.— Arbeitstagung: Fragen der Evolution. Jena, 1960.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 86 Труды Института экологии растений и животных 1973

А. В. ПОКРОВСКИЙ, Э. А. ГИЛЕВА, В. Г. ИЩЕНКО, М. В. МИХАЛЕВ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПАМИРСКОЙ И АРЧЕВОЙ ПОЛЕВОК И ИХ ГИБРИДОВ

Настоящая статья представляет результат исследований, проводившихся в течение полутора лет (с сентября 1967 по март 1969 г.) в экспериментальном виварии лаборатории. Часть материалов опубликована ранее (Большаков и др., 1969; Большаков, Покровский, 1969; Покровский, 1969; Гилева, Покровский, 1970). Таксономический статус памирской и арчевой полевок к настоящему времени достаточно ясен, и отнюдь не желание еще более детализировать этот вопрос послужило причиной настоящего сообщения.

Определение видовой самостоятельности или единства исследуемых форм всегда было и остается одним из кардинальных вопросов зоологии и эволюционного учения. Понятно, что при изучении начальных стадий микроэволюционного процесса особый интерес вызывают формы, таксономический статус которых служит предметом разногласий среди зоологов. Наиболее исчерпывающий ответ на этот вопрос могут дать гибридологические эксперименты. Однако этот путь далеко не всегда легко осуществим, особенно при крупных и медленно размножающихся формах, и, кроме того, в любом случае трудоемок и длителен. Правда, по нашему глубокому убеждению, затраты труда и времени здесь вполне оправданы, поскольку таксономический ранг определяется наиболее компетентными судьями — самими животными. Но и этот метод нельзя считать исчерпывающим: известны несомненные виды, дающие при скрещивании плодовитое потомство. Совершенно очевидно, что подобные исследования следует проводить, опираясь на комплекс методов.

Наряду с традиционными морфологическими методами за последние годы все шире применяются новые, такие, как кариологический анализ, электрофорез и т. д. Несмотря на новизну методик, суть этих исследований, как правило, остается постоянной — попытка дифференциации видов на основании какого-либо одного признака. Однако при исследовании близких и слабо различающихся форм этого явно недостаточно.

Результаты, полученные нами при изучении памирской и арчевой полевок, долгое время большинством систематиков считавшихся самостоятельными видами, позволяют показать необходимость применения комплекса методов для решения подобных вопросов. Это и составляет основную цель нашей статьи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В сентябре 1967 г. в виварий были доставлены четыре пары памирской полевки и восемь пар арчевой. Животные были отловлены в районах описания видов: памирские полевки — из окрестностей пос. Чечекты, арчевые — из Майхуринского ущелья Гиссарского хребта.

Зверьки содержались в обычных, принятых нами в течение более 10 лет, условиях и на обычном рационе (Покровский, 1959). За время работы было получено 124 помета памирской и 119 пометов арчевой полевки. При гибридизации получено 56 пометов гибридов первого поколения, из них 25 — от самок памирской и самцов арчевой полевки, 31 — от самок арчевой полевки и самцов памирской. Столько же (56 пометов) получено гибридов второго поколения и восемь — третьего.

При описании окраски обработано с помощью фотоколориметра 17 шкурок памирской и 13 арчевой полевок из природных популяций и, соответственно, 81 и 80 — из лабораторной колонии, а также 46 шкурок гибридов первого поколения и 42 — второго.

Для электрофоретического анализа сывороточных белков крови использовано пять самцов памирской и 13 арчевой полевки. Для того чтобы свести до минимума влияние индивидуальной и сезонной изменчивости, работу проводили с животными одного возраста (2,5—3 месяца) и в один сезон. Методика электрофореза на агарном геле детально описана в работах ряда авторов (Вайчювенас, 1963; Грабарь, Буртэн, 1963).

Полученные электрофореграммы оценивались визуально, а также по относительному содержанию белка в каждой из фракций и их относительной подвижности. Последняя величина определялась как отношение расстояния, пройденного за время электрофореза той или иной фракцией, к расстоянию, пройденному стандартным альбумином на той же фореграмме. Данные обрабатывались биометрически. По общепринятым формулам вычислялись среднее арифметическое M, коэффициент вариации C, ошибка среднего арифметического m. Для каждой пары признаков вычислена достоверность различия t. Мы пользовались также коэффициентом различия, формула которого приводится в работе Э. Майра, Э. Линсли и Р. Юзингера (1956) и который, в отличие от критерия t, не зависит от числа наблюдений, а указывает на степень этих различий:

$$С.Д. = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2}},$$

где *С. Д.* — коэффициент различия (coefficient of differences). Этот показатель, если подходить к его оценке с чисто статистических позиций, есть величина случайная. Как известно, случайные величины, независимо от того, одинаковы или различны их математические ожидания, можно суммировать (Карасев, 1962). На это же указывает В. С. Смирнов (1966), отмечая, что «оценка вариабельности получается более точной. Достоверность различий... значительно возрастает».

Эти соображения позволили нам суммировать *С.Д.* по процентному содержанию и подвижности отдельных белковых фракций. Объединив данные по этим двум независимым критериям (и суммировав тем самым 12 различных параметров), мы получаем более точную и объективную информацию. Принятая нами формула суммарной оценки выглядит так:

$$W = S_1 + S_2 + ... S_n,$$

где W — суммарный показатель электрофоретических дистанций, а S (С. Д.) — коэффициент различия. Ошибка этой величины равна

$$m_W = \frac{W\sqrt{n}}{\sum t}.$$

Для изучения морфологических отличий между формами было обследовано 138 экз. арчевой, 131 — памирской полевки и 66 гибридов первого поколения. В процессе работы мы пришли к заключению, что для наших целей более целесообразно использование не абсолютных и относительных размеров органов и частей тела, а характер изменения пропорций при изменении размеров сравниваемых форм. С этой целью для каждого признака были рассчитаны аллометрические уравнения. Поскольку аллометрические показатели могут в значительной степени изменяться с возрастом, для сравнения использовались животные в одном возрастном интервале (2—10 месяцев). Средний возраст животных в каждой из сравниваемых групп был пять месяцев.

Для кариологического анализа было взято 18 животных.

Хромосомные наборы полевок изучались на препаратах костного мозга. За 16—17 *ч* до забивки животным вводили интраперитонеально по 0,5 *мл* молока (для стимуляции митотической активности в костном мозге). За час перед забивкой также интраперитонеально вводили водный 0,04%-ный раствор колхицина из расчета 1 *мл* на 100 *г* веса животного. Полевок забивали путем декапитации, костный мозг из бедренных костей переносили в гипотонический раствор цитрата натрия (0,95%) и инкубировали на водяной бане при 37° С в течение 30 *мин*. Затем проводили фиксацию клеток в смеси метанола с ледяной

уксусной кислотой (3 : 1) с 4—5-кратной сменой фиксатора. Препараты готовили на влажных охлажденных стеклах с выжиганием фиксатора и окрашивали азур-эозином. Метафазные пластинки с удовлетворительным разбросом хромосом зарисовывали и подсчитывали число хромосом ($2n$) и число хромосомных плеч (NF). В среднем изучено по 20 метафазных пластинок от каждого животного. Часть пластинок фотографировали, и для 55 из них были приготовлены кариограммы, на которых затем с помощью кронциркуля была измерена длина всех хромосом. По результатам этих измерений для каждой хромосомы вычисляли индексы A (относительная длина, т. е. отношение длины хромосомы к суммарной длине всех хромосом данного набора, в промилле) и C (центромерный индекс, т. е. отношение длины короткого плеча к длине всей хромосомы, в процентах).

РАЗМНОЖЕНИЕ И ГИБРИДИЗАЦИЯ

Сразу же после доставки животных в виварий были сформированы пары — «чистые» и помесные — почти одновременно. Подобно всем исследованным ранее видам *Microtus*, обе формы чрезвычайно легко размножаются в условиях вивария, не требуя дополнительных изменений в содержании и кормлении. В октябре 1967 г. были получены первые пометы. Наблюдения показали, что плодовитость памирской и арчевой полевок в лабораторных условиях близка к плодовитости в природе. Она относительно невысока и не имеет четко выраженной сезонной изменчивости (табл. 1). Несмотря на то, что разница в среднегодовой численности помета между сравниваемыми формами невелика (табл. 2), она близка к достоверной (табл. 3).

При гибридизации установлена полная плодовитость помесных пар в любых комбинациях. Полностью плодовиты и гибридные животные. При вскрытии трех самок памирской и четырех арчевой полевки, беременных помесными пометами, а

Численность помета

Группа	Показатель	I	II	III	IV	V
Памирская	n	12	19	19	13	12
	$M \pm m$	3,0±0,214	3,1±0,195	4,3±0,243	3,8±0,302	3,9±0,288
Арчевая	n	12	21	17	15	17
	$M \pm m$	4,1±0,416	3,8±0,194	3,9±0,265	3,6±0,248	3,7±0,239
Гибридные пары (арчевая × памирская)	n	6	5	6	3	8
	$M \pm m$	3,3±0,558	2,8±0,582	3,3±0,422	3,3±0,289	3,4±0,184
Гибриды	n	2	5	15	9	8
	$M \pm m$	3,0	3,4±0,399	3,2±0,200	3,7±0,333	4,0±0,443

также 11 беременных гибридных самок ни разу не отмечено нарушений нормального развития эмбрионов. Материал, полученный нами по размножению гибридов второго поколения (всего восемь пометов, родившихся в разные сроки), не позволяет вывести обоснованного заключения о численности помета, но вполне достаточен, чтобы констатировать их полную плодовитость.

При формировании помесных пар не отмечено признаков нарушения половой аттракции. Более того, в нескольких случаях было зарегистрировано спаривание в течение первого часа после подсадки самца к самке. Отсутствие нарушений половой аттракции подтверждается также и тем, что средние сроки рождения первых пометов после формирования пары и промежутки между последующими пометами близки для всех вариантов скрещивания (см. табл. 2).

Несомненный интерес представляет сравнение плодовитости исходных форм, помесных пар и гибридов. Вследствие неравноценности месячных выборок и относительно небольшого объема материала по помесным пометам и размножению гибридных животных, оказалось невозможным сравнить этот показатель по сезонам. Поэтому, учитывая сравнительно небольшую вариабельность среднемесячной численности помета и отсутствие ее хорошо выраженной сезонной изменчивости, мы сочли возможным провести сравнение по среднегодовой численности помета (см. табл. 2 и 3). Различия в плодовитости сравниваемых групп в абсолютных значениях невелики. Однако, как уже отмечалось выше, между памирской и арчевой полевками они близки к достоверным. Близки к достоверным также различия между арчевой полевкой и почти всеми остальными вариантами. По плодовитости памирская полевка от помесных и гибридных вариантов скрещивания не отличается.

ОКРАСКА

Авторы всех статей и определителей (Виноградов и др., 1936; Виноградов, Громов, 1952; Громов, 1963, и др.) указывают на

Таблица 1

по месяцам

VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
10 3,9±0,406	—	—	6 2,2±0,308	16 3,3±0,250	12 3,2±0,271	5 2,6±0,320
11 4,6±0,411	—	—	2 3,5	10 3,0±0,299	7 2,6±0,296	7 3,0±0,308
7 4,1±0,427	—	—	4 2,5±0,500	7 3,3±0,410	5 2,6±0,509	5 3,8±0,200
8 3,9±0,296	—	—	4 2,8±0,255	1 3,0	4 2,0	

Таблица 2

Размножение памирской и арчевой полевок и их гибридов в виварии

Группа	Размножалось пар	Получено пометов	Время от формирования пары до рождения помета, дни	Время между пометами, дни	Средняя численность помета	lim
Памирская полевка	41	124	33,5	26,9	3,44	1—7
Арчевая полевка	36	119	31,1	30,1	3,63	2—7
Самка памирской × самец арчевой	10	25	32,2	29,4	3,20	1—6
Самка арчевой × самец памирской	7	31	25,7	32,3	3,42	1—5
Всего в помесных пометах . . .	17	56	29,4	31,3	3,32	1—6
Гибриды	23	56	32,8	26,8	3,37	2—6

значительные различия в окраске памирской и арчевой полевок. По всем описаниям арчевая полевка отличается более темной окраской.

Имея в своем распоряжении серии шкурок этих форм как из природных популяций, так и из лабораторной колонии, мы сочли необходимым провести детальное изучение окраски. Исследовались диапазон изменчивости, направление изменений окраски в лабораторных условиях, а также окраски помесей по сравнению с исходными формами. Мы применяли метод фотоколориметрирования (Покровский и др., 1962), позволяющий характеризовать особенности окраски в численном выражении.

Таблица 3

Достоверность различий в плодовитости памирской и арчевой полевок и их гибридов

Сравниваемые группы	Величина критерия, t	Достоверность различий, P, %
Памирская — арчевая	1,82	96,6
Памирская — помесные пары (от самки памирской)	0,95	82,9
Памирская — помесные пары (от самки арчевой)	0,104	54,1
Памирская — помесные пары * .	0,702	75,9
Памирская — гибриды	0,433	66,7
Арчевая — помесные пары (от самки памирской)	1,98	97,6
Арчевая — помесные пары (от самки арчевой)	1,41	92,1
Арчевая — помесные пары * . .	2,08	98,1
Арчевая — гибриды	1,93	97,3

* Среднее по двум вариантам.

Средние величины, характеризующие окраску сравниваемых групп и достоверность различий между ними по белизне и показателю оттенка, приведены в табл. 4 и 5. Кроме того, на графиках представлены конкретные результаты измерений, дающие наглядное представление о зонах интерградации в окраске сравниваемых групп (рис. 1—3).

Сравнительно небольшая выборка из природных популяций памирской и арчевой полевок позво-

Таблица 4

Колориметрическая характеристика памирской и арчевой полевок и их гибридов

Группа	n	Белизна	Коэффициент вариации белизны, %	Показатель оттенка	Коэффициент вариации показателя оттенка C_v, %
Памирская (природная популяция)	17	7,28±0,248	14,01	125,59±1,386	4,55
Арчевая (природная популяция)	13	5,33±0,329	22,27	127,89±0,994	2,89
Памирская (виварий)	81	8,78±0,120	12,27	130,52±0,534	3,69
Арчевая (виварий)	80	7,36±0,099	11,97	133,19±0,730	4,90
Гибриды F_1	46	8,00±0,160	13,58	132,39±0,560	2,87
Гибриды F_2	42	7,97±0,157	13,86	131,79±0,730	3,76
Памирская полевка (виварий, «основатели»)	7	9,65±0,676	18,54	132,63±1,759	3,51
Арчевая (виварий, «основатели»)	11	8,08±0,534	22,85	139,33±2,711	6,74

ляет констатировать вполне достоверные различия между ними по белизне (рис. 1, *А*).

Арчевая полевка отличается более темной окраской (меньшей белизной), что соответствует описаниям, приводимым в литературе. Однако даже при столь небольшом числе исследованных особей в зону интерградации попадает 41% памирских и 23% арчевых полевок, более трети всех животных в выборке. Отличия в показателе оттенка между этими группами недостоверны.

Различия по средним характеристикам окраски сохраняются у памирской и арчевой полевок и при разведении их в виварии. Они достоверны и по белизне, и по показателю оттенка. Однако при сравнении особей из лабораторной колонии (см. рис. 1) в зону интерградации попадает уже 64% памирских и 71% арчевых полевок.

Содержание в неволе вызвало резкий сдвиг в окраске как у памирской, так и у арчевой полевки по сравнению с животными из природных популяций. Различия эти вполне достоверны по обоим показателям (см. табл. 5). Для обеих

Таблица 5

Достоверность различий в окраске разных групп животных

Сравниваемые группы	Белизна	Показатель оттенка
Памирская — арчевая (природные популяции)	4,73	1,35
Памирская (природная популяция) — памирская (виварий)	7,46	3,33
Арчевая (природная популяция) — виварий	5,92	4,31
Памирская — арчевая (виварий)	9,36	2,95
Памирская. F_1	3,90	2,42
Арчевая, F_1	3,46	0,87

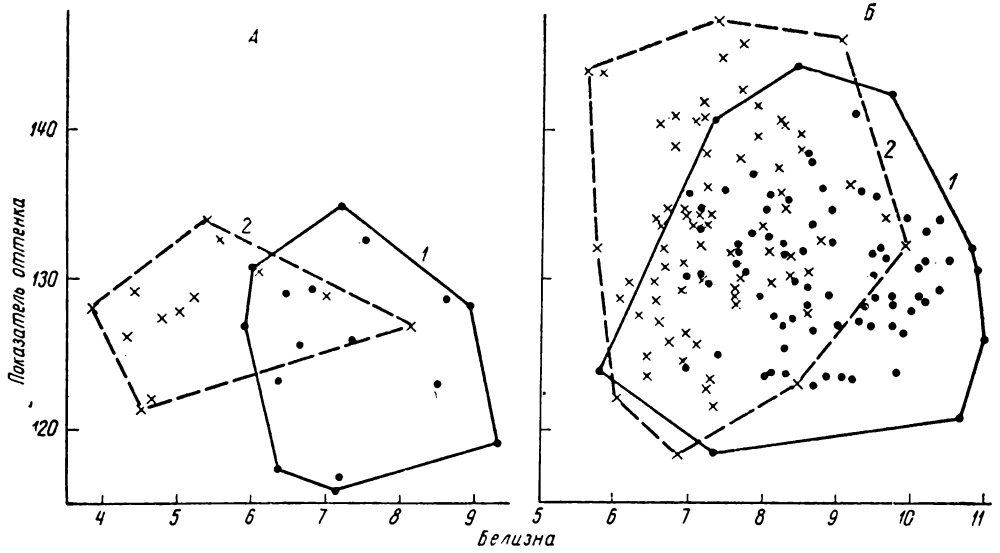


Рис. 1. Варьирование окраски полевок.

А — природные популяции: *1* — памирская полевка (n=12), *2* — арчевая (n=13); *Б* — лабораторная колония: *1* — памирская (n=81), *2* — арчевая (n=80).

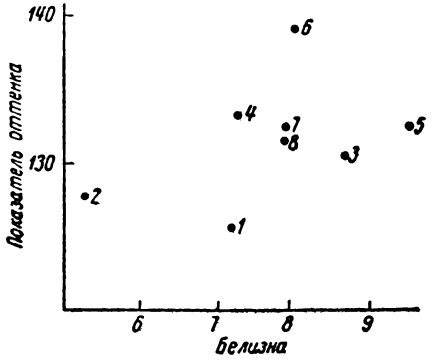


Рис. 2. Средние характеристики окраски памирской и арчевой полевок и их гибридов.

Природные популяции: *1* — памирская полевка, *2* — арчевая; лабораторная колония: *3* — памирская, *4* — арчевая; «основатели»: *5* — памирская, *6* — арчевая; гибриды: *7* — F_1, *8* — F_2.

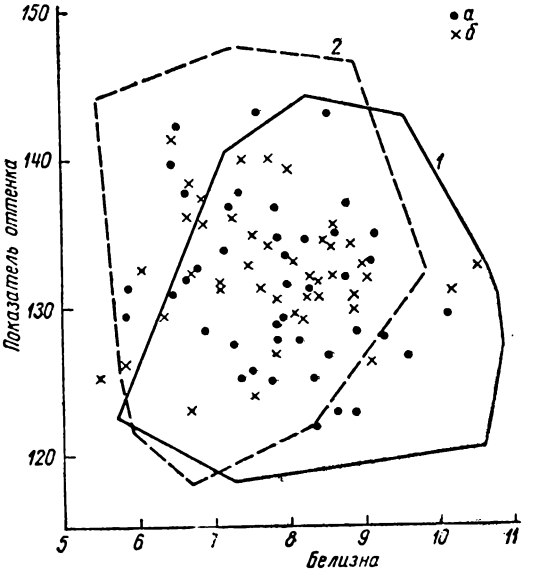


Рис. 3. Варьирование окраски гибридов первого и второго поколения.

1 — памирская полевка, *2* — арчевая полевка. *а* — F_1 (n=46), *б* — F_2 (n=42).

форм характерно посветление (увеличение белизны) и повышение рыжих тонов в окраске (увеличение показателя оттенка). Нужно отметить, что изменения эти произошли очень быстро — зверьки содержались в виварии всего полтора года. Заслуживает внимания еще одно обстоятельство: у группы полевок, взятых из природных популяций («основатели» лабораторной колонии), за девять месяцев содержания в неволе средние показатели окраски сместились по отношению к окраске природных популяций еще более значительно, чем у родившихся и выросших в ваварии.

На графике (см. рис. 2) нанесены точки, характеризующие средние показатели окраски всех сравниваемых групп (природная популяция, лабораторная колония, «основатели»). Анализ этого графика позволяет констатировать, что, несмотря на быстрые и хорошо выраженные изменения окраски, происходящие при содержании полевок в неволе, сдвиги эти идут, во-первых, в одном направлении (посветление и порыжение) и, во-вторых, различия между формами сохраняются и не проявляют тенденций к сближению.

Гибриды, как видно из наших данных (см. табл. 4), занимают промежуточное положение между исходными формами, достоверно отличаясь от них по белизне [1]. По показателю оттенка различия достоверны при сравнении гибридов с памирской и недостоверны при сравнении с арчевой полевкой. Изменчивость окраски гибридных животных при сравнении с родительскими формами показана на рис. 3. По белизне и по показателю оттенка диапазон изменчивости у гибридов первого и второго поколения отличается незначительно. Гибриды по белизне не выходят за пределы варьирования родительских форм; по показателю оттенка размах варьирования у гибридных животных меньше, чем у любой из родительских форм; по средним характеристикам окраски они занимают промежуточное положение между памирской и арчевой полевками. Несмотря на сравнительно небольшую выборку , в зоне интерградации размещается 76% гибридов F_1 и 74% — F_2.

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Данные, характеризующие рост внутренних органов и отделов черепа полевок, представлены в табл. 6. Из девяти исследованных признаков для пяти (вес почки, вес надпочечника, скуловая ширина, ширина межглазничного промежутка и высота черепа) достоверных различий обнаружить не удалось. Для четырех остальных признаков различия в аллометрических показателях статистически достоверны. Однако при анализе мы принимаем

---

[1] Так как средние показатели окраски F_1 и F_2 сходны, достоверность различия вычислялась только для F_1.

Таблица 6

Аллометрические показатели внутренних органов, черепа и его отделов памирской и арчевой полевок и их гибридов

Признак	Арчевая (n=138)	Памирская (n=131)	Гибриды (n=66)
Кондилобазальная длина черепа	0,408±0,014	0,507±0,024	0,530±0,018
Скуловая ширина	0,924±0,032	0,976±0,015	0,989±0,026
Ширина межглазничного промежутка	0,196±0,030	0,132±0,029	0,200±0,039
Длина верхнего зубного ряда	0,555±0,029	0,351±0,022	0,566±0,039
Высота черепа	0,365±0,015	0,341±0,017	0,344±0,037
Вес сердца	0,478±0,011	0,626±0,010	0,684±0,013
печени	0,979±0,012	0,919±0,018	1,201±0,050
почки	0,636±0,011	0,602±0,013	0,605±0,036
надпочечника	0,170±0,035	0,358±0,110	0,354±0,030

во внимание не только достоверность различий, но и их абсолютное значение. С этой точки зрения по относительным размерам печени памирская и арчевая полевки практически не отличаются. У обеих форм, особенно у арчевой полевки, индекс печени при увеличении размеров тела почти не меняется, а различия в аллометрическом показателе относительно невелики. Это позволяет полагать, что различия в индексе печени обусловлены различиями в весе тела (в наших выборках средний вес тела у памирской и арчевой полевок равен, соответственно, 29,0 и 33,2 *г*).

Что же касается различий в росте черепа и сердца, то они, хотя и достоверны, невелики и могут быть обнаружены лишь при сравнении самых крупных или самых мелких экземпляров в выборках (рис. 4). В среднем же памирская и арчевая полевки характеризуются примерно равными относительными разме-

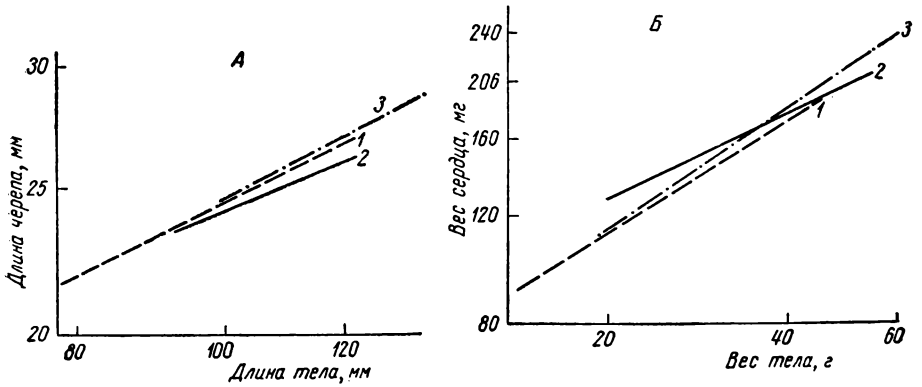


Рис. 4. Аллометрический рост черепа *А* и сердца *Б* полевок.
1 — памирская, *2* — арчевая, *3* — гибриды.

рами сердца. Различия в росте черепа выражены в еще меньшей степени.

По-видимому, наиболее резко памирская и арчевая полевки отличаются по относительной длине зубного ряда. При увеличении размеров черепа, как следует из аллометрических показателей (см. табл. 6), у памирской полевки относительная длина зубного ряда падает резче, чем у арчевой. Это дает основание утверждать, что большинство различий в пропорциях органов и частей черепа является следствием различий в размерах тела. При равных размерах тела обе формы должны иметь одинаковую или близкую морфофизиологическую и краниологическую характеристику.

Анализ этих же признаков у гибридных животных показывает, что резкого изменения аллометрических показателей при гибридизации не происходит. Это можно рассматривать как свидетельство в пользу генетической близости сравниваемых форм.

Однако применение другого метода анализа — характера распределения признаков — говорит о значительной дивергенции памирской и арчевой полевок. Нами анализировалось распределение двух признаков: ширины межглазничного промежутка и белизны. Выбор первого обусловлен тем (Ищенко, 1967), что этот признак имеет большое значение в архитектуре черепа, второго — тем, что при очень близких лимитах сравниваемые формы четко различаются по средним его значениям: для памирской полевки этот показатель 8,78, для арчевой — 7,36 ($t=9{,}36!$).

Ширина межглазничного промежутка различна у памирской и арчевой полевок. У арчевой полевки он варьирует в пределах 3,6—4,1 *мм* (в среднем 3,85 *мм*). Распределение его близко к нормальному ($A=-0{,}053$), т. е. положительные и отрицательные отклонения от модального значения встречаются с одинаковой частотой. Иная картина наблюдается у памирской полевки: при большем диапазоне изменчивости (3,4—4,2 *мм*) средняя ширина межглазничного промежутка значительно меньше—3,72 *мм*, и распределение его резко асимметрично ($A=+0{,}934$). При одинаковой средней кондилобазальной длине черепа (25,42 *мм* — у арчевой и 25,55 *мм* — у памирской) и одинаковом распределении ее значений (для арчевой $A=+0{,}12+0{,}22$, для памирской $A=+0{,}04\pm0{,}22$, при $P>0{,}10$) у арчевой полевки ширина межглазничного промежутка проявляет явную тенденцию к увеличению (рис. 5, *А*). Это свидетельствует о том, что независимо от размеров черепа отбор у арчевой полевки идет на увеличение ширины межглазничного промежутка, тогда как у памирской этот признак стабилизировался.

Не менее резкие различия между формами обнаруживаются и при сравнении распределения одного из признаков, характеризующих окраску, — белизны (см. рис. 5, *Б*). Последняя у арчевой полевки варьирует от 5,8 до 9,8, причем положительные отклонения от среднего значения доминируют. Это находит отра-

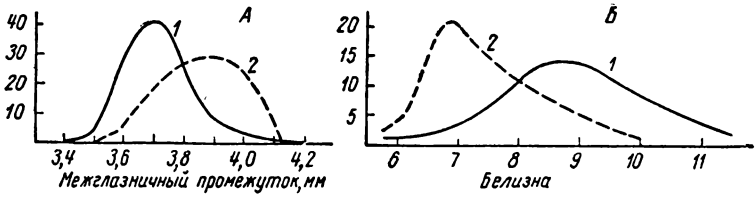


Рис. 5. Распределение величины межглазничного промежутка *А* и белизны *Б* памирской *1* и арчевой *2* полевок.

жение в показателе асимметрии, равном для этой формы +0,732. У памирской полевки при несколько более широком диапазоне варьирования (5,8—11,2) распределение этого признака близко к нормальному ($A = -0{,}080$).

Таким образом, мы можем утверждать, что по этим двум признакам — ширине межглазничного промежутка и белизне — действие отбора в популяциях памирской и арчевой полевок проявляется по-разному. Вполне обоснованно предположить, что это ведет к их дальнейшей дивергенции.

ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЫВОРОТОЧНЫХ БЕЛКОВ КРОВИ

Поскольку методика электрофореза и обработки данных изложена ранее, в этом разделе мы ограничимся лишь изложением конкретных результатов исследования.

На фореграммах всех исследованных особей ясно видны две α-глобулиновые фракции, движущиеся вслед за альбумином, две β-глобулиновые и одна γ-глобулиновая фракция. В табл. 7 приведены данные о количественном содержании белка в каждой белковой фракции у памирской и арчевой полевок, в табл. 8 — об относительной их подвижности.

Таблица 7

Содержание белка по фракциям у арчевой и памирской полевок, %

	Статистические величины для сравниваемых форм	Альбумины	Глобулины белковых фракций				
			α_1	α_2	β_1	β_2	γ
M	*M. carrut*	47,17	9,36	16,34	19,20	2,82	5,11
	M. juld	46,19	13,61	15,32	17,50	2,75	4,63
$\pm m$	*M. carrut*	0,91	0,32	0,71	0,50	0,50	0,55
	M. juld	1,29	0,93	1,38	0,72	0,59	0,81
σ	*M. carrut*	3,30	1,19	2,56	1,82	1,80	2,01
	M. juld	2,90	2,08	3,08	1,62	1,33	1,82
	t	0,62	4,32	0,66	1,94	0,06	0,49

Таблица 8

Относительная подвижность глобулиновых фракций у арчевой и памирской полевок

Статистические величины сравниваемых форм		Глобулины белковых фракций				
		α_1	α_2	β_1	β_2	γ
M	*M. carrut.*	0,62	0,24	0,45	0,77	1,45
	M. juld.	0,64	0,26	0,43	0,72	1,28
$\pm m$	*M. carrut.*	0,0051	0,0081	0,0133	0,0203	0,0209
	M. juld.	0,0108	0,0187	0,0210	0,0262	0,0367
σ	*M. carrut.*	0,0184	0,0293	0,0479	0,0587	0,0756
	M. juld.	0,0243	0,0420	0,0470	0,0733	0,0821
	t	1,68	0,98	0,81	1,73	4,03

Содержание α-глобулинов у памирской полевки выше, чем у арчевой. По β- и γ-глобулиновым фракциям статистически достоверных различий констатировать не удалось, хотя у некоторых особей арчевой полевки содержание белка в этой фракции выше, чем у памирской.

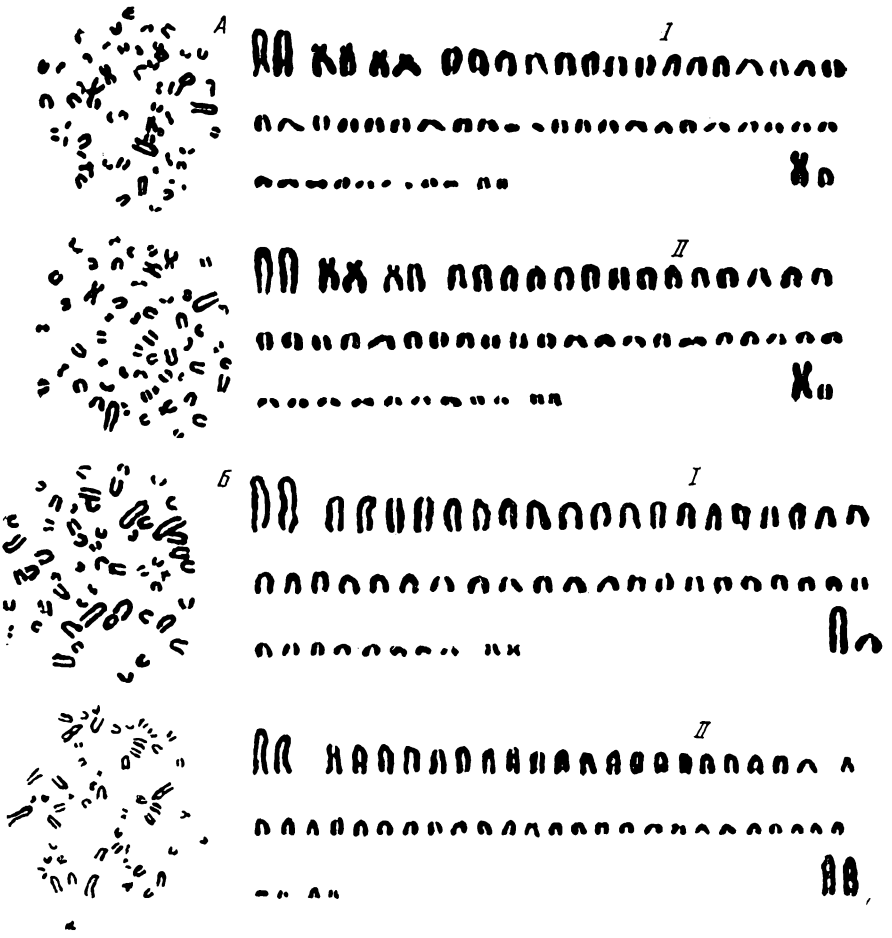
Различия по подвижности достоверны лишь по γ-глобулиновой фракции. Следует, однако, заметить что из-за значительного варьирования γ-глобулиновой фракции эти различия не всегда проявляются с достаточной четкостью и могут оказаться невыявленными при небольшом материале.

Обобщая результаты исследования, следует сказать, что хотя изученные формы могут быть дифференцированы по электрофоретическим особенностям сывороточных белков, различия эти выражены нерезко, гораздо слабее, чем между видами. Соответственно, и показатель электрофоретической дистанции между ними невелик — 6,8. Необходимо отметить, что ранее исследованные нами подвиды узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis* и *M. g. major*) и полевки-экономки (*M. oeconomus oeconomus* и *M. o. chahlovi*) отличаются примерно на том же уровне: соответственно, 7,7 и 5,3.

КАРИОТИПЫ ПАМИРСКОЙ И АРЧЕВОЙ ПОЛЕВОК И ИХ ГИБРИДОВ

И у памирской, и у арчевой полевок диплоидное число хромосом во всех клетках оказалось одинаковым — 54 (52 аутосомы и две половые хромосомы).

Суммарная длина всех хромосом набора была измерена для 37 метафазных пластинок с примерно одинаковой степенью спирализации (18 — памирской и 19 — арчевой полевки). Средняя суммарная длина метафазных хромосом памирской полевки 127, арчевой — 113 *мк*. Различия между этими величинами статисти-



чески недостоверны ($t=1{,}4$; $P>0{,}05$). Абсолютные и относительные размеры хромосом у обеих форм сходны: длина самой крупной хромосомы набора и у памирской, и у арчевой полевок равна в среднем 6 *мк*, самой малой — 1 *мк*. *Х*-хромосома — вторая по размеру хромосома в кариотипе; в обоих случаях ее средняя относительная длина равна 39‰. Однако морфология *Х*-хромосомы у памирской и арчевой полевок различна: у первой она представлена метацентрическим элементом, у второй — акроцентрическим (рис. 6, *А*, *Б*). *У*-хромосома у обеих полевок может быть идентифицирована лишь приблизительно, как один из средних или малых акроцентриков.

Среди аутосом памирской и арчевой полевок можно с уверенностью выделить одну пару акроцентриков — самых крупных хро-

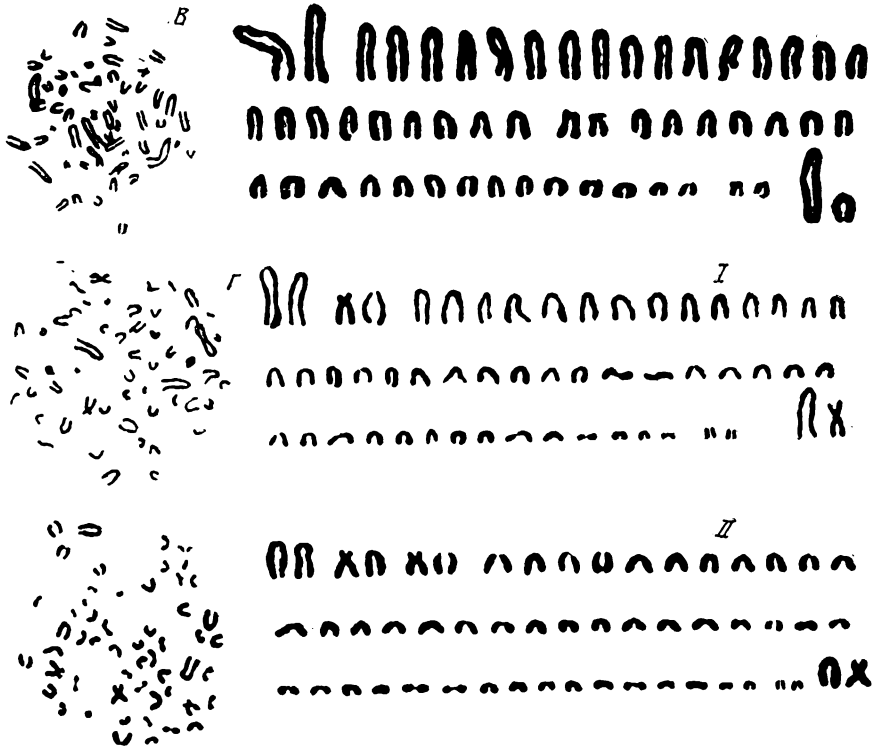


рис. 6. Кариограммы и соответствующие им метафазные пластинки полевок. *А* — самцы памирской полевки: *I* — *NF*=61, *II* — *NF*=60; *Б* — самец (I) с *NF*=56 и самка (II) с *NF*=57 арчевой полевки; *В* — самец арчевой полевки с *NF*=58; *Г* — гибридные самки: I — *NF*=58, II — *NF*=59.

мосом набора с индексом *A*, равным в среднем 47‰, и пару малых метацентриков со средней относительной длиной 11,2‰. Остальные 48 аутосом арчевой полевки представляют собой акроцентрики, которые можно расположить в последовательный, убывающий по размерам ряд без выделения гомологов. У памирской полевки в эту группу аутосом, помимо акроцентриков, входит несколько субметацентрических элементов, на описании которых остановимся позже.

Мы провели также сравнение распределения хромосом памирской и арчевой полевок по их относительной длине. Для этого были отобраны метафазные пластинки со сходной степенью спирализации. Все хромосомы набора разбивались по относительной длине на пять групп, ‰ : 30 и более; 29,9—21,0; 20,9—16,0;

Таблица 9

Распределение хромосом памирской и арчевой полевок по относительной длине внутри кариотипа

Пол	Подвид	Среднее число хромосом в наборе, имеющих относительную длину, о/оо					χ^2	Число степеней свободы	P (вероятность того, что различия случайны)
		30,0 и более	29,9—21,0	20,9—16,0	15,9—11,0	10,9 и менее			
Самцы	Памирская .	5	10	13	18	8	54,74	68	$P=0,90$
	Арчевая . .	5	11	13	19	6			
Самки	Памирская .	6	10	14	16	8	33,92	56	0,99
	Арчевая . .	6	10	12	18	8			

Примечание. Значения χ^2 вычислялись вначале для самок и самцов каждого подвида отдельно. У самцов памирской полевки было использовано 9 кариограмм, у самцов арчевой — 10; у самок памирской и арчевой полевок — по 8 кариограмм. Затем, пользуясь свойством аддитивности χ^2, мы суммировали значения χ^2 и числа степеней свободы.

15,9—11,0; 10,9 и менее. Затем с помощью критерия χ^2 проверялось, однородно ли распределение хромосом по этим группам у сравниваемых форм полевок (отдельно для самцов и самок). Оказалось (табл. 9), что хромосомы памирской и арчевой полевок распределены по относительной длине практически одинаково.

Таким образом, хромосомные наборы памирской и арчевой полевок сходны по ряду признаков: числу и абсолютным размерам хромосом, суммарной длине диплоидного набора, распределению хромосом по относительной длине. Вместе с тем они хорошо различаются по морфологии трех пар аутосом и *X*-хромосомы. У арчевой полевки все хромосомы (в том числе и *X*-хромосома), кроме пары малых метацентрических аутосом, акроцентрические. Исключением является лишь одна пара средних по размеру аутосом, которая может быть представлена как акроцентрическими, так и субметацентрическими элементами. Среди четырех исследованных особей арчевой полевки одна была гетерозиготна по этой аутосомной паре (один гомолог акроцентрический, другой — субметацентрический); две — гомозиготны по всем аутосомам, причем все аутосомы среднего размера — акроцентрики (см. рис. 6, *Б*) и одна — также гомозиготна по всем аутосомам, но две из них — средние субметацентрики. Иными словами, у арчевой полевки наблюдается хромосомный полиморфизм: одна из аутосом представлена в исследованной группе особей двумя альтернативными формами — субметацентрической и акроцентрической, что соответствует определению внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма, данному Уайтом (White, 1954).

У памирской полевки в отличие от арчевой *X*-хромосома метацентрическая, а среди аутосом наряду с 46 акроцентриками и парой малых метацентриков имеются четыре крупных субметацентрических элемента, обозначенных нами как II и III пары. Однако в некоторых случаях в III пару входят и акроцентрические хромосомы. Из шести изученных особей памирской полевки три были гетерозиготны по III паре (одна хромосома субметацентрическая, другая — акроцентрическая, см. рис. 6), две — гомозиготны (обе хромосомы субметацентрические) и одна также гомозиготна по III паре, но в этом случае оба гомолога представляют собой акроцентрики. Следовательно, у памирской полевки, как и у арчевой, наблюдается полиморфизм по одной из аутосомных пар.

На рис. 6 приведены кариограммы гибридных особей. Число и размеры метацентрических и субметацентрических элементов в хромосомных наборах гибридов полностью согласуются с приведенными результатами анализа кариотипов родительских форм. Интересно, что животные с кариотипом, идентичным гибридному, были обнаружены Е. А. Ляпуновой и Т. Б. Фишер (1969) в Алайской долине, на стыке ареалов памирской и арчевой полевок.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Несмотря на то, что различия в плодовитости памирской и арчевой полевок в лабораторных условиях, по нашим данным, невелики (соответственно, 3,44 и 3,63 детеныша в помете), они тем не менее близки к достоверным. Однако эти различия значительно меньше тех, которые известны для разных природных популяций одной и той же формы (Большаков, Покровский, 1969). Плодовитость помесных пар и гибридных животных также мало отличается от плодовитости исходных форм.

Гибридизация происходит чрезвычайно легко, нарушения половой аттракции при этом отсутствуют. Это подтверждается не только непосредственными наблюдениями за поведением животных, но и близкими по значению сроками появления пометов после формирования пар в «чистых» и помесных вариантах скрещивания.

Все изложенное позволяет с абсолютной уверенностью говорить о полном отсутствии генеративной изоляции между памирской и арчевой полевками и, следовательно, их видовом единстве по этому признаку.

Различия в окраске памирской и арчевой полевок вполне достоверны по средним показателям. Однако широкий диапазон изменчивости окраски приводит тому, что определить по этому признаку принадлежность отдельной особи к той или иной форме невозможно. Таким образом, различия в окраске не выходят за пределы подвидовых и могут быть обнаружены лишь на сериях

экземпляров. О близости сравниваемых форм говорит и одинаковое, по сравнению с природными популяциями, направление изменений окраски при содержании их в виварии. Вместе с тем стойкое сохранение различий и отсутствие тенденции к сближению показателей, характеризующих окраску, можно, по-видимому, рассматривать как доказательство генетической закрепленности этих различий. Различия в характере аллометрического роста внутренних органов и отделов черепа памирской и арчевой полевок невелики; как уже отмечалось, не происходит их существенного изменения и при гибридизации. Это тоже можно рассматривать как одно из доказательств генетической близости сравниваемых форм. Интереснее и, пожалуй, еще убедительнее другое: сравнение результатов наших исследований с проведенными ранее исследованиями подвидов узкочерепной полевки (Ищенко, 1966) и полевки-экономки (Ищенко, 1969) показывает, что они сопоставимы по уровню скорее с различиями, характерными для отдельных популяций полевки-экономки в пределах одной ландшафтно-географической зоны (Ищенко, 1967), чем с различиями между подвидами экономки (не говоря уже о подвидах узкочерепной полевки).

Аллометрические показатели — недостаточное основание для окончательного решения вопроса о таксономическом ранге. Тем не менее мы можем вполне обоснованно утверждать, что различия между памирской и арчевой полевками по этим признакам не выходят за пределы подвидовых.

Изучение ряда видов наземных позвоночных показало, что в пределах вида распределение одних и тех же признаков может быть принципиально отлично и свидетельствует о различном направлении отбора в разных популяциях (Шварц и др., 1966). Это нашло подтверждение в длительных экспериментах с растительными объектами (Щербак, 1968). Установлено, что изменение направления отбора или усиление его давления обязательно приводит к изменению распределения признака, по которому идет отбор. Количественная мера таких изменений — показатель асимметрии, меняющейся в процессе преобразования популяции.

В этой связи особое значение приобретают данные, полученные нами при изучении асимметрии распределения у памирской и арчевой полевок таких признаков, как ширина межглазничного промежутка и белизна. Различия в распределении этих признаков, несомненно, говорят о значительных различиях в направлении отбора у исследуемых форм, ведущих к их дальнейшей дивергенции.

Данные, полученные при электрофоретическом анализе сывороточных белков крови настолько однозначны, что не дают материала для обсуждения. То, что уровень различий между памирской и арчевой полевками не превышает подвидового, не вызывает сомнений.

Четкие кариотипические различия, обнаруженные между памирской и арчевой полевками, могли бы послужить поводом для выделения их в самостоятельные виды. Однако в сочетании с результатами, полученными другими методами, эти различия можно рассматривать как проявление внутривидовой хромосомной изменчивости.

При решении вопроса о ранге различий между хромосомными наборами памирской и арчевой полевок мы исходили из достаточно обширных доказательств существования у млекопитающих многообразной внутривидовой изменчивости кариотипа. Подробный обзор литературных данных, свидетельствующих о значительной изменчивости числа и формы хромосом у некоторых видов, приводится нами в ранее опубликованной работе (Гилева, Покровский, 1970).

Большинство известных до сих пор случаев хромосомного полиморфизма у млекопитающих сводится к существованию внутри вида робертсоновских перестроек (Sharman, 1956; Matthey, 1963 а, б, в; Meylan, 1965; McFee и др., 1966; Gustavsson, 1966, 1969). Полиморфизм, обнаруженный у памирской и арчевой полевок, относится к иному типу; видимо, он объясняется длинными перицентрическими инверсиями, т. е. перевертыванием на 180° участка хромосомы, включающего центромерную область. Полиморфизм такого рода наблюдался Маттеем (Matthey, 1964, 1966 а, б) у *Mus* (*Leggada*) *minutoides*, а также в популяциях целого ряда подвидов *Peromyscus maniculatus* (Sparkes, Arakaki, 1966; Ohno и др., 1966).

Можно предполагать, что различия между памирской и арчевой полевками в морфологии *X*-хромосомы и трех пар аутосом также связаны с длинными перицентрическими инверсиями. Это подтверждается отсутствием различий в числе хромосом, суммарной длине диплоидного набора и различий в распределении хромосом по их относительной длине. Абсолютные размеры *X*-хромосомы, идентификация которой не вызывает сомнения, практически одинаковы у обеих форм, несмотря на изменение положения центромеры.

Различия в строении хромосом сравниваемых форм не приводят к нарушениям митоза при гаметогенезе у гибридов, о чем свидетельствует полная фертильность последних.

Изложенное еще раз подтверждает несомненную справедливость утверждений о видовом единстве памирской и арчевой полевок. Обе эти формы, как было показано ранее (Большаков и др., 1969), представляют один вид — *Microtus* (*Phaiomys*) *juldaschi* Severtzov, 1879, с двумя подвидами: *M. juldaschi juldaschi* Severtzov, 1879, и *M. juldaschi carruthersi* Thomas, 1909.

Примененный нами комплекс методов позволяет с достаточным основанием говорить о некоторых интересных для изучения процессов видообразования особенностях подвидов.

Первая и основная из них — четкие кариотипические различия. Из всех исследованных признаков это единственный, позволяющий с высокой степенью достоверности идентифицировать подвидовую принадлежность отдельной особи. В соответствии с представлениями Маттея (Matthey, 1966 а) можно полагать, что эта группа находится в состоянии интенсивного видообразования. Это предположение находит подтверждение, во-первых, в генетической закрепленности особенностей окраски и, во-вторых, в различных показателях асимметрии для некоторых признаков, свидетельствующих о различном направлении отбора. Все это позволяет утверждать, что памирская и арчевая полевки представляют собой подвиды с ясной эволюционной судьбой; они дивергируют в сторону видового обособления.

ВЫВОДЫ

1. Экспериментальное изучение памирской и арчевой полевок подтвердило их видовое единство. Они представляют один вид — *Microtus* (*Phaiomys*) *juldaschi* Severtzov, 1879, с двумя подвидами: *M. juldaschi juldaschi* Severtzov, 1879 (памирская полевка) и *M. juldaschi carruthersi* Thomas, 1909 (арчевая полевка).

2. Сопоставление данных, полученных в результате применения ряда методов, позволяет утверждать, что исследуемые подвиды дивергируют в сторону видового обособления.

3. При определении таксономического ранга близких форм надежные результаты могут быть получены лишь при использовании комплекса методов.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н, Покровский А. В. О степени репродуктивной изоляции между памирской (*Microtus juldaschi* Severtzov) и арчевой (M. carruthersi Thomas) полевками.— Докл. АН СССР, 1969, т. 188, № 4.

Большаков В. Н., Россолимо О. Л., Покровский А. В. Систематический статус памиро-алайских полевок группы *Microtus juldaschi* (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 7.

Вайчювенас В. А Агаромикроэлектрофоретический метод исследования белковых фракций и его особенности. Автореф. канд. дисс. Каунас, 1963.

Виноградов Б. С., Громов И. Т. Грызуны фауны СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1952.

Виноградов Б. С., Аргиропуло А И., Гептнер В. Г. Грызуны Средней Азии. М.— Л. Изд-во АН СССР, 1936.

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

Грабарь П., Буртэн П. Иммуноэлектрофоретический анализ. М., Изд-во иностр. лит., 1963.

Громов И. М. Грызуны. Млекопитающие фауны СССР, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Ищенко В. Г. Использование аллометрических уравнений для изучения морфофизиологической дифференциации (на примере узкочерепной полевки).— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51.

Ищенко В. Г. О морфологической определенности популяций вида в пределах одной ландшафтно-географической зоны (на примере полевки-экономки).— Тезисы докладов Всесоюзного совещания по объему вида и внутривидовой систематике. Л., «Наука», 1967.
Ищенко В Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных.— Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 71.
Карасев А. И. Основы математической статистики. Ростов-на-Дону, Росвузиздат, 1962.
Ляпунова Е. А., Фишер Т. Б. Хромосомные наборы и систематическое положение *Phaiomys juldaschi* Severtzov и *Phaiomys carruthersi* Thomas.— Млекопитающие. (Эволюция, кариология, систематика, фаунистика.) Материалы к II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1969.
Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., Изд-во иностр. лит., 1956.
Покровский А В. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения.— Труды Урал. отд. МОИП, 1959, вып. 2.
Покровский А. В. Плодовитость памирской и арчевой полевок и их помесей в лабораторных условиях.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии наземных позвоночных животных УФАН СССР, 1969, вып. 3.
Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с поблемой гибридных популяций.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29.
Смирнов В. С. Рецензия на книгу А. В. Яблокова «Изменчивость млекопитающих».— Ж. общ. биол., 1967, т. 28, № 4.
Шварц С. С., Добринский Л. Н., Большаков В. Н., Бирлов Р. И. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных. Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51.
Щербак С. Н. О влиянии длительного отбора на изменчивость и наследственность признаков.— Науч. зап. Воронежского отд. Всесоюз. бот. о-ва. Изд-во Воронежского ун-та, 1968.
Gustavsson I. Chromosome abnormality in cattle.— Nature, 1966, vol. 211, N 5051.
Gustavsson I. Cytogenetics, distribution and phenotypic effects of a translocation in Swedish cattle.— Hereditas, 1969, Bd 63, N 1—2.
Matthey R. Un cas nouveau de polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère (*Leggada minutoides* Smith., *Rodentia, Muridae*).— Experientia, 1963a, vol. 19, N 3.
Matthey R. Polymorphisme chromosomoque intraspécifique chez un Mammifère *Leggada minutoides* Smith. (*Rodentia — Muridae*).— Rev. Suisse Zool., 1963б, vol. 70.
Matthey R. Polymorphisme chromosomoque intraspécifique et intrandividuel chez Acomys minous Bate (Mammalia — *Rodentia* — Muridae). Étude cytologique des hybrides *Acomys minous*×*Acomys cahirinus* . Le mechanisme des fusions centriques.— Chromosoma, 1963в, Bd 14, N 5.
Matthey R. Evolution chromosomique et spéciation chez les Mus du sous —genre *Leggada* Gray, 1837.— Experientia, 1964, vol. 20, N 12.
Matthey R. Le polymorphisme chromosomique des Mus africains du sous-genre Leggada. Révision general portant sur l'analyse de 219 individues.— Rev. Suisse Zool., 1966a, vol. 73.
Matthey R. Une inversion péricentrique a l'origine d'un polymorphisme chromosomique non robertsonien dans une population des Mastomys (*Rodentia* — Muridae).— Chromosoma, 1966б, Bd 18, N 2.

McFee A. F., Banner M. W., Rary J. M. Variation in chromosome number among European wild pigs.— Cytogenetics, 1966, vol. 5, N 1—2.
Meylan A. Repartition geographique des races chromosomique de Sorex araneus L. eu Europa (Mammalia, Insectivora).— Rev. Suisse Zool., 1965, vol. 72.
Ohno S., Weller C., Poole J., Christian L., Stenius C. Autosomal polymorphism due to pericentrie inversions in the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) and some evidence of somatic segregation.— Chromosoma, 1966, Bd 18, N 2.
Sparkes R. S., Arakaki D. T. Intrasubspecific and intersubspecific chromosomal polymorphism in *Peromyscus maniculatus* (deer mouse).— Cytogenetics, 1966, vol. 5, N 6.
Sharman G. B. Chromosomes of the common shrew.— Nature, 1956, vol. 177.
White M. J. D. Animal cytology and evolution.— Cambridge Univ. Press, 1954.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 86 Труды Института экологии растений и животных 1973

Л. М. СЮЗЮМОВА

ВНУТРИВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ ТКАНЕВОЙ НЕСОВМЕСТИМОСТИ У ПОЛЕВОК

В настоящее время серьезное внимание уделяется изучению генетических механизмов внутривидовой изменчивости, составляющих основу микроэволюционного процесса. Особое значение придается исследованиям генетической структуры популяции и ее преобразованиям.

Реакция тканей несовместимости, как наиболее полно ее охарактеризовал Кальман (Kallman, 1964), может удовлетворять основным требованиям, предъявляемым к методам определения генетической вариабельности популяций. Для этого необходима оценка размера генофонда не по эффекту действия одного или нескольких генов, а по «воздействию относительно большого числа генов, рассеянных рендемично на хромосомах, каждый из которых представлен двумя или более аллелями»; это дает достаточную информацию о широте генетической изменчивости. Не менее важно, чтобы возможные генетические комбинации давали различный фенотип, не изменяемый воздействиями внешний среды. В этом отношении преимущества метода гомотрансплантации тканей очевидны.

Система тканевой совместимости представлена довольно широкой группой генов. Так, у мышей она определяется примерно 30 структурами. Различия в наборе и сочетании их детерминируют специфичность антигенного комплекса тканей каждого животного. Проникшие в организм антигены воспринимаются им как чужеродные вещества, на которые развивается реакция тканевой несовместимости. Вещества, присутствующие в тканях реципиента и отсутствующие у донора, обычно не принимают участия в этой реакции.

В системе тканевой совместимости выделяют локусы, контролирующие продукцию сильных и слабых антигенов. Сила соответствующих антигенов у мышей определяется сроками отторжения трансплантатов кожи (Berrian, Jacobs, 1959; Graff и др., 1966б).

Сейчас выясняются особенности проявления и взаимодействия отдельных структур. Отмечено, что одна и та же специфич-

ность иногда проявляет разную силу в зависимости от особенностей в сочетании генов у отдельных штаммов крыс (Stark и др., 1968) и генетического фона (Silvers, Billingham, 1967). Не исключено кумулятивное действие слабых антигенов (Graff и др., 1966а), возможность их аддитивного воздействия, равнозначного по эффекту сильным антигенам (Mc Khann, 1964; Eichwald, Weissman, 1966). Клинический эффект сильного антигенного воздействия однозначен — отторжение трансплантатов донора проходит в минимально короткие сроки. Напротив, различия по группе антигенов слабой несовместимости характеризуются широкой вариабельностью сроков отторжения (Eichwald, Weissman, 1966).

У близкородственных животных ряд локусов может фиксироваться. У сибсов доказана фиксация сильных локусов, в связи с чем различия между ними в основном определяются по группе слабых антигенов (Ceppellini и др., 1966).

Новейшие данные расширили круг иммуногенетических исследований, которые находят сейчас применение в такой далекой от медицины области, как генетика популяций. В настоящее время доказана возможность использования метода трансплантации тканей для определения индекса генетического разнообразия популяций амфибий. Используя методику «двух, следующих один за другим, доноров — одного реципиента», Хильдеманн и Хааз (Hildemann, Haas, 1961) по срокам отторжения второго трансплантата определяли степень генетической однородности изолированных популяций. Они доказали, что среди особей небольшой популяции амфибий наблюдается высокая общность по ряду антигенов, тогда как в больших популяциях, напротив, обнаруживается более высокое их разнообразие. Обсуждая эти исследования, Хильдеманн (Hildemann, 1962) отмечал, «что внутрипопуляционная доля совместимых антигенов (генов) будет выше, чем между двумя разными популяциями»; это обосновывает проведение исследований межпопуляционных отношений.

Аналогичные закономерности тканевой совместимости были изучены Кальманом (Kallman, 1964) на изолированных популяциях рыб. «Трансплантационный тест», как подчеркивает Кальман, «должен быть чувствительным индикатором генетической дифференциации на микропопуляционном уровне». Эти исследования позволили установить степень генетической гомогенности в отдельных популяциях, связи между ними и межпопуляционные различия.

Таким образом, использование реакции тканевой несовместимости для изучения генетических особенностей природных популяций обосновывается солидным теоретическим материалом и непосредственными исследованиями животных разных классов. О широких возможностях применения этого метода свидетельствуют последние работы на тритонах разных географи-

ческих популяций (Cohen, Hildemann, 1968) и ящерицах (Maslin, 1967).

Итак, возможности метода позволяют направлять исследования на изучение вопросов внутривидовой изменчивости и генетических механизмов микроэволюционного процесса. Среди них особый интерес представляют:

1. Оценка емкости генофонда популяций по разнообразию и генетической емкости слагающих ее генотипов. Обоюдный обмен трансплантатами между животными одной популяции может дать характеристику степени гетерогенности популяции. Экспериментальные исследования проявления несовместимости между однопометными животными позволяют судить (в пределах возможности этого метода) о генетической емкости отдельных пар, взятых из природных популяций. Это может дать материал для определения потенциальных возможностей генетического разнообразия внутри «однородных» групп животных. В определенной степени они будут отражать пределы обратимых изменений, заключенных в генофонде этих популяций.

2. Определение генетического своеобразия популяции в целом. Оно может быть отражено как в средних показателях совместимости тканей в отдельных выборках животных, так и по соотношению в них разных генотипов (по проявлению реакции несовместимости и эритроцитарным антигенам). Эти данные могут вскрыть и некоторые специфические закономерности внутрипопуляционных генетических преобразований во времени. Наконец, своеобразие популяции может быть определено и путем сравнения реакции ее особей на ткани животных из других популяций, т. е. в сравнении степени чужеродности для реципиента трансплантатов от зверьков «своей» и «чужой» популяции. Решение этих вопросов важно для определения основных механизмов внутривидовой дифференциации, познания сущности популяции как элементарной единицы эволюционного процесса.

3. Выяснение вопросов о соотношении фено- и генотипической изменчивости, а на популяционном уровне — соответствия степени морфологической дифференциации и степени общегенетических различий. Подход к изучению этого — трансплантация между животными разных популяций, морфофизиологически слабо или резко различающимися. Значение этих исследований как для изучения вопросов адаптации, так и для проблемы микроэволюции вполне понятно.

4. Изучение видовой специфичности, признаков, составляющих единство внутривидового многообразия. Антигенные свойства в данном случае могут быть использованы как индикаторы видовой специфичности тканевого метаболизма. При этом важно сравнить восприимчивость к трансплантатам между внутривидовыми формами, включая и контрастные подвиды, с восприимчивостью к трансплантатам филогенетически близких к ним видовых форм. Подбор донора при межвидовых пересадках дол-

жен до минимума ограничивать влияние антигенных характеристик, отражающих его филогенетические отношения к реципиенту.

В этих направлениях и проводились настоящие исследования. Одновременно испытывались возможности метода гомо- и гетеротрансплантации для изучения указанных вопросов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основные исследования проводились на полевках двух видов: обыкновенных (*Microtus arvalis*) и полевках-экономках. Для определения межвидовых отношений были взяты узкочерепные (*M. gregalis*), тяньшанские полевки (*Cletrionomis frater*) и белые мыши — неинбредные и два линейных штамма (СВА и C57BL).

Для внутривидовых исследований использовались обыкновенные полевки, отловленные с двух участков — в ботаническом саду института (популяция бот. сад) и в учебном хозяйстве (популяция учхоз). Обе формы затем разводились в виварии со строгим учетом скрещивания. Внутрисемейные и гибридологические опыты проводились на виварном материале. Полевки-экономки были представлены лабораторными колониями двух подвидовых форм — южной (*M. oeconomus oeconomus*), завезенной из районов Курганской области, и северной (*M. oeconomus chachlovi*) — с Ямала. Обе формы экономок четко изолированы географически. Популяции обыкновенных полевок смежные, участки их отлова находились на расстоянии 50—60 *км*.

В опыты подбирались животные полутора-трехмесячного возраста разного пола. Проводилась попарная пересадка кожного трансплантата между зверьками одного пола и возраста. В период линьки животных пигментация кожи затрудняла оценку и лоскуты обычно не приживались.

Комбинации партнеров по трансплантации в отдельных группах и их количество отражены в таблицах и тексте. Всего находилось в опытах около 1500 животных.

Трансплантация производилась по общепринятой методике пересадки полнослойного лоскута кожи размером 60—70 $мм^2$ в область спины. Фиксация трансплантата обеспечивалась наложением прерывистого хирургического шва. Оценка реакции реципиента проводилась путем ежедневных наблюдений за клиническим состоянием трансплантата (цветом, консистенцией, подвижностью, температурой, ростом волос) и окружающих тканей. Состояние эпидермиса и васкуляризация определялись путем просмотра лоскута через микроскоп МБС-2.

Сроки жизни трансплантатов оценивались временем наступления полной гибели эпителия, уплотнением или лизисом лоскута в целом. Для каждой группы животных высчитывалось среднее время выживания трансплантатов у 50% зверьков (MST_{50})

по графическому методу, с применением номограмм Литчфильда (Беленький, 1963). Тем же способом устанавливалась и достоверность различий между группами (вычисление относительного эффективного времени и его пределов с использованием фактора f_{TR}).

Для изучения гуморальных изменений в организме реципиента проводились серологические исследования. Кровь у оперированных животных брали после отторжения трансплантата, обычно на 10-й день после операции (реже на 15—17-й день) для определения подвидовых особенностей экономок). Исследовалась гемагглютинирующая активность сыворотки по общепринятой методике.

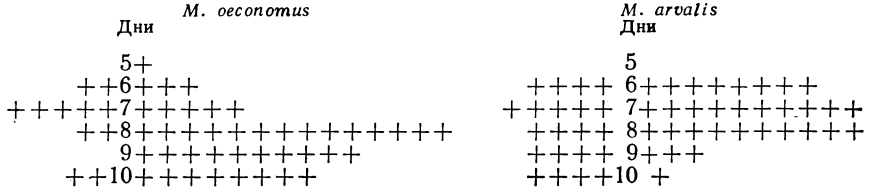
Для определения полных гемагглютинирующих антител реакция ставилась в солевой среде с отмытыми эритроцитами и с обработанными трипсином эритроцитами — по методике Е. А. Зотикова, П. М. Уринсон и А. П. Порешиной (Zoticov и др., 1962) для выявления группы неполных антител.

Позитивные сыворотки, реагирующие с эритроцитами донора, испытывались с эритроцитами отдельных зверьков для определения антигенных связей между ними и донором. Как при гомо-, так и при гетеротрансплантации между близкородственными видами были получены сыворотки, специфичность которых обычно была выше кроличьих гетероиммунных сывороток.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Реакция тканевой несовместимости как показатель степени родства и генетической емкости животных. Родственные связи у полевок, как и у других млекопитающих, достаточно хорошо выявляются методом гомотрансплантации. Несовместимость тканей при пересадках кожи между сибсами полевок одного пола и одного помета выражена слабее, чем между тканями животных, не связанных кровным родством. Это выражено не по клиническим или морфологическим признакам реакции (они типичны для всех позвоночных), а в общем проявлении гибели трансплантатов — динамике их отторжения у всей совокупности (группы) близкородственных животных.

Особенности реакции тканевой несовместимости у полевок при межсемейных и внутрисемейных пересадках кожи показаны на схеме *:



11	+++11
++12	+12
+13	+++13
14	14
15	15
16	+16
+17	+17
18	18
19	19
+20	20
21	21
22	22
23	23
24	24
25	+25
26	26
27	27
28	28
29	29
+30	++30
после 30	+++++++++после 30

* Знак + означает гибель трансплантата у одного зверька; слева от цифры — группа пересадок внутри семьи, справа — между семьями.

Видно, что обмен лоскутами кожи между полевками из разных семей завершается отторжением трансплантатов на 10-й день после операции у всех зверьков этой группы. Процесс носит лавинный характер с пиком гибели трансплантатов на 7—8 день у обыкновенных полевок, на 8—9-й день — у экономок. Реакция проходит в предельное время (у части животных уже на 5—6-й день), необходимое для иммунологической перестройки организма, впервые встречающегося с чужеродными антигенами этого типа. Она следует непосредственно за первой стадией приживления, которое может быть неполным, без слияния краев трансплантата с эпидермисом реципиента. Подобная динамика отторжения трансплантатов характерна для всех случаев пересадки кожи между неродственными животными одного вида. Она отмечалась у всех исследованных нами полевок — обыкновенных, узкочерепных, тяньшанских и экономок. Характер этого отторжения определил высокое генетическое разнообразие полевок и высокую степень тканевых различий между ними. Кроме того, для всех представителей этого подсемейства характерно укорочение сроков жизни трансплантатов, что отличает их от мышей и хомячков.

В динамике отторжения трансплантатов от родственных реципиенту животных, одной с ним семьи, типична большая растянутость сроков их гибели, более широкие различия в проявлении тканевой несовместимости между отдельными особями. Отторжение трансплантатов у полевок наблюдается в разные сроки. Часть животных этой группы оказывается четко несовместимыми. Они воспринимают трансплантат своего сибса как ткань неродственного им животного из другой семьи. В отдельных сериях

Таблица 1

Сроки жизни гомотрансплантатов кожи *M. arvalis* и *M. oeconomus* при внутри- и межсемейных пересадках

Группа	Число полевок в опыте	Среднее время жизни лоскута у 50% полевок	Пределы среднего времени	Пределы жизни лоскута в группе	Погибшие лоскуты, %	
					до 10 дней	после 10 дней
M. arvalis						
Между семьями (учхоз ⇆ учхоз)	32	6,8	6,4—7,1	5—9	100	0
Между пометами одной семьи	21	9,1	7,3—11,3	7—22<	61,9	38,1
Внутри помета одной семьи	69	10,3	8,2—12,8	6—45<	50,7	49,3
Внутри помета (учхоз × бот. сад)	19	8,6	7,0—10,4	6—28<	63,2	36,8
Внутри помета (бот. сад × учхоз)	12	12,0	9,7—15,8	6—55<	33,3	66,7
M. oeconomus						
Между семьями *M. oec. oecon.*	51	8,0	7,7—8,3	5—10	100	0
Между семьями *M. oec. chachl.*	16	7,7	7,0—8,4	6—10	100	0
Внутри семьи разные пометы — *Moo*	9	9,2	8,3—10,1	6—30<	66,6	33,4
Внутри помета одной семьи — *Moo*	16	8,8	6,5—11,9	6—30<	62,5	37,5
Внутри помета F_1 (*Moo* × *Moch*)	12	9,8	6,0—16,1	6—52	54,0	46,0
Внутри помета F_1 (*Moch* × *Moo*)	12	7,3	6,0—8,5	5—41<	75,0	25,0

наших опытов число четко несовместимых полевок-экономок и обыкновенных полевок было значительно. Оно иногда даже превышало 50% от общего количества зверьков в опыте (табл. 1), что говорит о высоком индивидуальном разнообразии даже между животными одного помета.

Ослабленная реакция тканевой несовместимости у полевок из одной семьи наблюдалась в 40—50% случаев. Тем не менее полное продолжительное приживление лоскутов кожи сибсов обнаруживалось только у единичных полевок. Но даже и у тех животных, у которых лоскут оставался жизнеспособным свыше 45—60 дней (срок наблюдения), наблюдались отдельные проявления несовместимости. На трансплантатах периодически появлялись точечные изъязвления, шелушение поверхностного слоя эпидермиса, истончение и выпадение волос. Это свидетельствует о том, что полной совместимости тканей даже у близких родственников практически не наблюдается, антигенная и генетическая индивидуальность существует, несмотря на кровное родство.

Известно, что для оценки совместимости тканей в группах обычно определяют среднее время выживания трансплантатов. Растянутость сроков выживания отражается на увеличение этого показателя. Как показали наши исследования (см. табл. 1), у обыкновенных полевок продолжительность жизни лоскутов кожи во всех группах сибсов была заметно выше, чем у неродст-

венных животных; такие же результаты, хотя и не так четко выраженные, были получены и на экономках. Однако по материалам исследования экономок видно, что среднее время выживания трансплантатов не во всех группах сибсов превышает или даже достоверно отличается от аналогичных показателей при межсемейных пересадках. Особенно показательны результаты исследования сибсов первого поколения от скрещивания северных и южных экономок. У большинства (75%) зверьков отмечалась высокая чувствительность к тканям своего сибса, по срокам отторжения совпадающая с реакцией на трансплантат от полевок другой семьи. На родственные связи между ними указывали только единичные случаи продолжительного сохранения трансплантатов (более 41 дня).

Таким образом, различия между группами сибсов далеко не однозначны. При оценке их важно учитывать число долгоживущих трансплантатов. Действительно, во всех опытах на обыкновенных полевках и экономках (внутри пометов от скрещивания родителей одной и разных популяций, между пометами и пр.) имелись животные, у которых явления несовместимости тканей были выражены слабее и трансплантаты сохранялись свыше десяти дней. Поскольку отторжение межсемейных трансплантатов к этому времени всегда заканчивается, степень совместимости между тканями сибсов оценивалась по числу — проценту трансплантатов, переживших десятидневный срок после операции.

Внутрисемейные особенности тканевой совместимости по среднему времени выживания и проценту долгоживущих трансплантатов определялись достаточно четко. Это давало возможность провести оценку родителей по степени внутрипометного разнообразия тканей. В частности, представляло интерес выяснить, как отражается межпопуляционное скрещивание на совместимости тканей потомства. Предполагалось, что она должна быть тем менее выражена, чем большие различия в наборе генетических структур между генотипами родителей. Скрещивание обыкновенных полевок из двух смежных популяций, морфофизиологически не отличимых, и экономок разных подвидов, четко разобщенных географически, давало материал для сравнения. Результаты исследований проявления тканевой несовместимости у сибсов первого поколения от скрещивания этих форм оказались близкими к результатам внутрисемейных пересадок между полевками одной популяции. У обыкновенных полевок и у экономок (см. табл. 1) средние сроки жизни трансплантатов не имели достоверных отличий. У гибридов обыкновенной полевки практически совпал и процент долгоживущих трансплантатов с данными межпометных пересадок зверьков одной популяции, а у гибридов экономки отмечалось даже увеличение числа более совместимых зверьков.

Не менее интересными кажутся различия в восприимчивости к тканям между двумя реципрокными комбинациями. Ме-

ханизм этого явления не совсем ясен. Создается впечатление о большей передаче свойств по линии матери. Так, при скрещивании самки из популяции северных экономок, где реакция на трансплантат проходит более интенсивно, с самцом из группы южных экономок, слабее реагирующих, несовместимость тканей между их потомством была заметно выше, чем у сибсов реципрокной комбинации этих же родительских форм (см. табл. 1). Надо полагать, что и различия в тканевой совместимости у гибридного поколения обыкновенных полевок (см. табл. 1) связаны с большей тканевой однородностью полевок ботанического сада, что и отразилось на повышении показателей совместимости сибсов реципрокной комбинации — бот. сад × учхоз. Естественно, что для выяснения этих вопросов необходимы специальные исследования.

Таблица 2

Внутрисемейные различия в реакции на трансплантат у обыкновенных полевок

Группа семей	Номер семьи	Число зверьков	Пределы жизни лоскута	Дни гибели лоскута		
				5—6-й	7—10-й	После 10-го
1	48	10	6—20<	2	3	5
	29	8	6—16	1	3	4
	57	6	6—30<	1	2	3
2	36	13	5—50<	3	6	7
	39	15	6—35	5	7	3
	33	6	6—22	3	1	2
3	58	8	7—45	0	3	5
	32	14	7—28	0	6	5
	17	9	10—21	0	1	8
	31	7	9—55<	0	1	6

В целом результаты этой серии опытов оказались достаточно убедительны. Групповой анализ внутрисемейных отношений в проявлении тканевой совместимости потомства от родителей разного происхождения (взятых из одной или территориально разобщенных популяций, даже на уровне подвидов) не позволил определить существенных отличий между сибсами в этих группах. Показатели тканевых различий и степень разнообразия в сроках отторжения трансплантатов между сибсами от разных комбинаций межпопуляционных скрещиваний не имели достоверных отличий. При этом во всех группах сохранялся внутрисемейный характер проявления гистосовместимости.

В связи с этим возникла необходимость провести более детальное изучение характера тканевой совместимости потомства отдельных семей. В этих опытах реакция учитывалась по срокам отторжения трансплантатов. Гибель лоскутов кожи на 5—6-й день указывала на четко выраженную несовместимость тканей у полевок, отторжение на 7—10-й день на обычную реакцию и после десяти дней — замедленную или ослабленную несовместимость. Такая оценка была выведена из средних групповых показателей динамики отторжения трансплантатов у полевок.

Как видно из табл. 2, в разных семьях полевок устанавливается и различная степень совместимости тканей между сибсами. В этом отношении выделяются семьи с четко выраженной

несовместимостью и семьи, в которых тканевая разнокачественность между потомством ослаблена. Между ними обнаруживается большое число переходных вариантов.

По признакам совместимости можно было выделить три группы семей. Одну группу составляли семьи, в которых преобладали зверьки с внутрипометной разнокачественностью тканей, близкой к межсемейной и заметно меньшим числом особей с ослабленной реакцией (семьи 36, 39, 33). К другой группе можно отнести семьи, где четкая несовместимость между зверьками встречалась редко, относительно большее количество зверьков отторгало трансплантаты в обычные сроки или проявляло ослабленную реактивность (семьи 48, 29, 57). Наконец, в третью группу входили семьи, в которых не было отмечено случаев четкой несовместимости между сибсами. Среди них отмечалась относительно высокая степень общности — преобладала ослабленная несовместимость тканей (семьи 17, 31, 58).

Посемейный анализ, таким образом, показал, что, несмотря на сближение генетических свойств, характерное для особей одной семьи, тканевая несовместимость между сибсами остается очень высокой и при определенных сочетаниях родителей, взятых из одной колонии, она может перекрывать эти показатели у гибридного потомства межпопуляционных скрещиваний. Надо полагать, что межсемейное разнообразие является отражением генетической емкости популяции. В свою очередь, специфика тканевых различий внутри каждой семьи определяет генетическую емкость родителей как дискретных единиц этой популяции.

Показатели тканевого разнообразия внутри потомства одной семьи, возможно, однозначны. Об этом свидетельствуют результаты опытов, в которых производился обмен трансплантатов между полевками разных пометов одной пары родителей. Несовместимость тканей у них практически совпала с внутрипометной. У экономок совпал даже процент зверьков, сохранивших трансплантат более десяти дней (см. табл. 1). Несмотря на это, есть основания считать, что в отдельных случаях возможны и различия в этих группах. В некоторой степени они определялись у обыкновенных полевок. Выживаемость трансплантатов у зверьков из разных пометов занимала среднее положение между однопометными полевками и полевками из разных семей. Это определялось не столько средними показателями жизни лоскутов (пределы их значений при пересадках внутри и между пометами перекрываются), сколько процентом долгоживущих трансплантатов (см. табл. 1). Естественно, что небольшие опыты и на животных вивария не могут дать достаточно полного представления о межпометной изменчивости тканевой совместимости. Тем не менее они позволяют предполагать возможность появления межпометных различий в связи с воздействием отбора, изменяющим соотношение животных разной совместимости. Не случайно эти различия выявились у обыкновенных полевок, которые в условиях

вивария дали только несколько пометов и еще не полностью, по-видимому, адаптировались к ним.

Определенным подтверждением данных по совместимости тканей между полевками явились результаты их серологических обследований. Прежде всего следует отметить, что у полевок внутрисемейная реакция на трансплантат, как правило, не сопровождается выработкой гемагглютинирующих антител. Из 20 обыкновенных полевок, получивших трансплантат от своих сибсов, только две реагировали образованием неполных антител, но и у них реакцию нельзя было назвать специфичной, поскольку обе сыворотки агглютинировали и собственные эритроциты. Из всех 35 экономок в аналогичных опытах гемагглютинирующие антитела были обнаружены только у одной и только к эритроцитам донора. Это, видимо, определялось особенностями, сближающими ткани близких родственников, которые, однако, не связаны с комплексом эритроцитарных антигенов. Разнообразие выявлялось только по антителам, которые продуцировались на трансплантат животных другой семьи.

У оперированных полевок гемагглютинирующие антитела часто реагируют с эритроцитами не только донора, но и ряда однопометных с ним зверьков. Это, должно быть, связано с наличием между полевками одной семьи общих эритроцитарных антигенов, а следовательно, и общих генетических структур. На обыкновенных полевках это подтверждалось высоким процентом положительных реакций с эритроцитами сибсов донора (табл. 3).

Однако при оценке внутрисемейной общности нельзя не отметить совпадений в частоте положительных реакций с эритроци-

Таблица 3

Появление у полевок после трансплантации антител к эритроцитам зверьков разной степени кровности

Комбинации опыта реципиент←донор	Донор			Реакция с положительными сыворотками								
				Сибсы донора			Сибсы реципиента			Неродственные донору зверьки		
	Всего	+	%	Всего	+	%	Всего	+	%	Всего	+	%
M. arvalis												
Между семьями . . .	40	22	55	35	12	34	26	9	34	141	50	35
F_1 (учхоз × ×бот. сад) ← учхоз	20	12	60	14	7	50	24	9	37	25	15	60
Учхоз ← F_1 (учхоз× ×бот. сад)	20	12	60	29	15	51	7	2	28	33	19	57
M. oeconomus												
Между семьями . . .	32	13	40	8	1	11	11	1	9	51	4	7

Примечание. Здесь и в других таблицах приведены положительные реакции (+) и проценты положительных реакций от общего числа (%).

тами сибсов донора и неродственных донору животных, а также, что очень показательно, и сибсов реципиента. Поэтому правильнее рассматривать результаты этих исследований как подтверждение наличия между полевками комплекса общих антигенов, уровень которых у сибсов существенно не отличается от уровня животных, не связанных с ними близким родством. Внутрисемейное разнообразие и по группе эритроцитарных антигенов, как видно из этих данных, может приближаться к межсемейному.

Последующие опыты на гибридных животных показали, что антигенное разнообразие среди особей одного помета существенно не повышается при увеличении генетических различий между родителями, взятыми из разных популяций. Как видно из табл. 3, сибсы донора имели даже большую антигенную общность, чем в первом случае, у зверьков одной популяции. Отличия между ними и сибсами реципиента выявились резче. Повышение гомогенности между полевками в этих опытах трудно объяснимо. Не исключено, что на это повлиял случайный подбор пар.

Высокое внутрипометное разнообразие по эритроцитарному комплексу антигенов устанавливалось и по данным исследований другого вида полевок — экономки. Процентное выражение антигенной общности с донором у сибсов донора, реципиента и неродственных донору зверьков практически совпало. Итак, можно считать, что антигенное разнообразие сибсов в исследованной колонии экономок, как и у обыкновенных полевок, очень высокое и слабо различимо или даже совпадает с межсемейным. Однако в отличие от обыкновенных полевок у экономок гуморальная реакция более специфична. Позитивные сыворотки от этих полевок реагируют с эритроцитами других особей, кроме донора, сравнительно редко (7%). Это указывает на слабое распространение у экономок общих групповых антигенных факторов. Высокой антигенной общности по групповым эритроцитарным факторам, как у обыкновенных полевок, у них не отмечается. Это согласуется с более выраженной несовместимостью тканей — меньшими сроками выживаемости трансплантатов у экономок. Следовательно, подтверждается их более высокое генетическое разнообразие, включая и внутрисемейное, по сравнению с обыкновенными полевками.

Реакция тканевой несовместимости как показатель внутри- и межпопуляционной дифференциации полевок. Для каждой однородной группы животных характерна высокая степень индивидуального разнообразия по комплексу трансплантационных антигенов. Это определяет универсальность несовместимости тканей животных, не связанных кровным родством. Исследования полевок, взятых из природных популяций во всех сериях опытов, подтвердили высокое антигенное разнообразие между ними. Оно сохранилось у полевок-экономок двух подвидов, несмотря на разведение их в условиях лаборатории от небольшого числа производителей в тече-

ние трех лет. Генетическая разнородность потомства от этих зверьков оставалась высокой.

В колонии южной формы среднее время выживания трансплантатов от заведомо неродственных зверьков не превышало восьми дней (табл. 4). Не меньшее разнообразие было обнаружено и в колонии северной формы. Количество четко несовместимых зверьков в обеих колониях оказалось одинаковым. Абсолютное выражение показателей средней продолжительности жизни трансплантатов в колониях хотя и имело некоторые различия, однако доверительные интервалы между ними перекрывались. Надо полагать, что это является результатом высокой и приблизительно равнозначной степени антигенного и генетического разнообразия полевок обеих колоний. Дифференцирующих

Таблица 4

Реакция на гомотрансплантат у двух подвидов экономки и их гибридов в разных сочетаниях донора и реципиента (P—0,05)

Донор	Число зверьков	MST_{50}	Пределы MST_{50}	S	Пределы выживания	Достоверность различий, $TR > t_{TR}$	
						одного подвида	разных подвидов
			M. o. oeconomus				
M. o. oeconomus	51	8,0	7,7—8,3	1,15	5—10	—	1,25>1,05 1,19—1,31
F_1 (*Moo*×*Moch*)	16	6,5	6,0—7,0	1,18	5—9	1,23>1,10 1,12—1,35	1,015>1,10 0,91—1,12
F_1 (*Moch*×*Moo*)	12	6,4	5,7—7,1	1,23	6—10	1,25>1,12 1,12—1,39	1,00>1,13
M. o. chachlovi	32	6,4	6,0—6,8	1,16	6—9	1,25>1,05 1,19—1,31	
			M. o. chachlovi				
M. o. chachlovi	16	7,7	7,0—8,4	1,15	6—12	—	1,22>1,02 1,19—1,24
F_1 (*Moch*×*Moo*)	11	6,6	6,1—7,1	1,14	6—14	1,16>1,11 1,04—1,28	1,04>1,11
F_1 (*Moo*×*Moch*)	6	5,4	4,1—6,3	1,22	5—7	1,42>1,18 1,20—1,67	1,16>1,18
M. o. oeconomus	18	6,3	5,9—6,7	1,16	5—9	1,24>1,02 1,19—1,24	—
			F_1 (*M. o. chachlovi*×*M. o. oeconomus*)				
M. o. chachlovi	11	7,1	5,3—9,3	1,63	5—14	1,08>1,35	1,10>1,34
M. o. oeconomus	26	5,6	5,0—6,2	1,31	4—9	1,42>1,12 1,26—1,59	1,12>1,13
			F_1 (*M. o. oeconomus*×*M. o. chachlovi*)				
M. o. oeconomus	11	6,1	5,8—6,4	1,07	5—8	1,07>1,02 1,04—1,10	1,03>1,07

межколониальных и специфических для подвидов различий при этом анализе не устанавливалось.

Обыкновенные полевки, взятые непосредственно из природы, в подавляющем большинстве оказались очень несовместимыми. Они были отловлены из одного стога, и, следовательно, родство между ними исключить было невозможно (табл. 5). На это указало и исследование полевок (меткой у которых было белое пятно на голове), попадавшихся на этом участке. Среднее время выживания лоскутов у них было 11 дней, а у некоторых зверьков — 15—22. Наличие таких животных отразилось и на средние показатели жизни трансплантатов по всей группе (хотя крайние сроки при этом не учитывались).

Высокое антигенное разнообразие сохранилось у этих полевок и через полтора года при условии содержания их в виварии. Скорее, у виварной группы скрещивание заведомо неродственных животных привело даже к большему генетическому разнообразию, чем в природе. Различия между виварной и природной

Таблица 5

Реакция на гомотрансплантат у *M. arvalis* разных популяций и их гибридов

Сочетание, реципиент←донор	Число зверьков	*MST*, дни	Пределы *MST*, дни	*S*	Пределы выживания (дни)	Достоверность различий, $TR > TR$	
						одной популяции	разных популяций
Одной популяции, учхоз (природа, стог)	17	7,1	6,3—7,9	1,24	5—12	1,04≯1,12	1,26>1,12 1,12—1,41
Одной популяции, учхоз (виварий, разные семьи)	32	6,8	6,4—7,1	1,16	5—9	1,04≯1,12	1,21>1,05 1,15—1,27
Разных популяций (учхоз ← бот. сад) . .	30	5,6	5,3—5,9	1,15	5—8	1,21>1,05 1,15—1,27	—
Учхоз ← F_1 (бот. сад × ×учхоз)	10	5,5	4,9—6,1	1,20	5—8	1,23>1,03 1,19—1,26	0,01≯1,13
Учхоз ← F_1 (учхоз × ×бот. сад)	23	5,4	5,0—5,8	1,20	5—8	1,26>1,08 1,17—1,37	1,03≯1,07
F_1 (учхоз×бот. сад)←учхоз	23	6,0	5,8—6,2	1,11	5—8	1,13 > 1,05 1,08—1,18	1,00≯1,05
F_1 (бот. сад×учхоз)←учхоз	12	6,5	6,2—6,8	1,09	6—9	1,04≯1,05	1,09≯1,05
F_B—учхоз	27	7,6	7,0—8,2	1,24	6—17	1,10≯1,10	1,37>1,11 1,23—1,51
Учхоз—F_B	26	5,9	5,5—6,3	1,18	5—9	1,15>1,07 1,07—1,23	1,05≯1,07
Бот. сад — учхоз	29	6,0	5,7—6,3	1,14	5,8	—	—

группой заметны только по абсолютным значениям средних величин. Продолжительность жизни трансплантатов между полевками, взятыми из природы, 7,1 дня, вивария — 6,8. Хотя эти показатели и перекрываются их доверительными интервалами, тем не менее они не могут не учитываться. Кроме того, сохранение гетерогенности при условиях изолированного содержания и разведения от небольшого числа производителей указывает на состояние гетерозиготности и высокую генетическую емкость их в природе.

На фоне высокой несовместимости тканей у полевок одной популяции межпопуляционные отличия животных разного генетического фонда казались трудно выявляемыми. В связи с этим первая серия опытов была проведена на экономках двух подвидов. Трансплантат северной формы получила южная экономка, и наоборот, южная форма —трансплантат северной экономки.

Особенности реакции полевок в этих опытах отражены в табл. 4 и подробно разобраны нами раньше (Сюзюмова, 1967, *а*, *б*). Было показано достоверное усиление иммунологической реакции полевок на трансплантат зверьков другого подвида. Оно выражалось как в сокращении средних сроков выживания трансплантатов, так и в увеличении числа полевок, проявивших гуморальную реакцию. Таким образом, иммунологические методы позволили установить определенные генетические различия между полевками на уровне подвидовых форм.

Последующие опыты обнаружили характерные различия в проявлении несовместимости тканей и между обыкновенными полевками из смежных популяций. Средние сроки жизни трансплантатов при межпопуляционных сочетаниях донора и реципиента были заметно ниже, чем при внутрипопуляционных (см. табл. 5).

Анализ этого явления показывает, что различия между подвидовыми формами экономок и между полевками смежных популяций выражены не в днях выживания лоскутов у отдельных зверьков (крайние пределы их остались теми же, что при внутрипопуляционных), а в сдвиге среднего времени жизни трансплантатов в целом по группе. В группах, где донорами являлись зверьки чужой популяции, у подавляющего большинства животных гибель трансплантата отмечалась с 5-го по 7-й день. В группе животных, получивших трансплантат своей популяции, отторжение начиналось так же интенсивно, но охватывало в этот период относительно меньшее количество зверьков. У части животных этих групп явления отторжения трансплантата появлялись на 7—8-й день, а у некоторых и позднее. Таким образом, в обеих группах обнаруживались зверьки, которые реагировали на трансплантат в одни сроки и с однозначной интенсивностью реакции. Межгрупповые отличия в большей степени определялись только различным количеством зверьков, у которых трансплантаты отторгались в первые два-три дня с момента появления реакции.

Считаем нужным отметить здесь эту однозначность реакции у определенного числа полевок в той и другой группе. Она указывает на внутригрупповую неоднородность животных. Ее можно рассматривать либо как результат индивидуальных различий иммунологической реактивности отдельных зверьков, либо как проявление высокого внутригруппового разнообразия полевок по комплексу трансплантационных антигенов. Однако в сравниваемые группы для опытов и особенно в партнеры по пересадкам кожи подбирались животные всегда из одной и той же колонии по принципу аналогов по возрасту, полу, физиологическому состоянию. Действительно, если на сроки отторжения трансплантатов основное влияние оказывают реактивные особенности организма, то надо было бы ожидать и приблизительно однозначного диапазона различий в днях гибели лоскутов кожи в каждой группе животных (как при внутри-, так и при межпопуляционных пересадках). Поэтому более растянутые сроки отторжения трансплантатов в первом случае и более сжатые — во втором указывают на то, что в основе этого явления в первую очередь лежат антигенные различия между донором и реципиентом. Четко несовместимые особи имеются в каждой популяции, колонии животных. Однако животные разных популяций в подавляющем большинстве четко несовместимы по тканевым антигенам.

Некоторые отклонения от этого были получены по группе южных экономок, получивших трансплантат от полевок северной формы. У них наблюдалось два пика гибели трансплантатов — на 6 и 8-й день. Создавалось впечатление о наличии среди северных экономок зверьков, приближающихся по антигенному комплексу тканей к южной форме. Во всяком случае внутригрупповая реакция на трансплантат у северных экономок определила большее их разнообразие. Обнаруживались как четко несовместимые зверьки (гибель трансплантата на 6—7-й день), так и зверьки, совместимость между которыми близка к совместимости родственных животных (гибель лоскута на 9—12-й день). Естественно, что этот материал позволяет судить только о связи между данными животными и о наиболее общих отличиях между ними. Более детальное рассмотрение происхождения и генетической дифференциации подвидовых форм, конечно, требует специальных исследований.

Установление межпопуляционных различий не только между подвидовыми формами, но и смежными популяциями, несмотря на очень высокое внутрипопуляционное разнообразие, выдвинуло вопрос об изучении особенностей единства этого многообразия, определяющего популяцию в целом. Чтобы изучить особенности отдельных групп полевок в целом и отличия между ними, необходимо было провести серию опытов на полевках разных популяций и гибридных животных.

Исследования проводились на полевках первого поколения от скрещивания зверьков из разных популяций: полевка-эконом-

ка — южная × северная формы и их реципрокные комбинации и обыкновенная полевка — учебное хозяйство × ботанический сад и реципрокно. Объем исследований и результаты отражены в табл. 4 и 5.

Основные закономерности реакции полевок на трансплантат гибридов и гибридных животных на трансплантат от полевок из популяции родителей оказались равнозначными для обоих видов, вне зависимости от особенностей пространственной изоляции их популяций. Оба вида полевок проявили высокую степень невосприимчивости к трансплантатам гибридных животных. Сроки жизни трансплантатов от доноров-гибридов у полевок из родительских популяций были заметно сокращены по сравнению с выживаемостью трансплантатов у полевок из своей популяции. Известно, что у родительских форм отторжение трансплантатов гибридов должно проходить в промежуточные сроки и слабее, чем отторжение от другого родителя. Это связано с тем, что в геноме гибрида представлена только половина набора генов другой родительской формы. Однако на полевках этой промежуточной реакции не наблюдалось. Оба вида полевок из разных популяций отторгали гибридные трансплантаты в сроки, характерные для лоскутов кожи от доноров из чужой популяции. Во всех группах среднее время выживания трансплантатов статистически значимо отличалось от выживаемости трансплантатов полевок своей популяции.

Несколько растянутый период отторжения отмечался у северной экономки на лоскут от гибрида — северная × южная. У одной полевки трансплантат жил 14 дней. Однако этот случай вряд ли типичен, поскольку и в этой группе выживаемость лоскутов заметно сокращена.

Во второй комбинации — на гибридных животных — получены результаты, подтверждающие генетические различия между популяциями. Как известно, у межлинейных гибридов трансплантаты родительских форм успешно приживаются. Потомство аутбредных животных проявляет разную степень несовместимости с тканями родителей. На трансплантат одного из родителей, а в нашем случае — животного одной с ним популяции, организм гибрида должен реагировать только на чужие для него антигены. Поскольку гибрид получает от одного из родителей только половинный набор хромосом, то при состоянии гетерозиготности определенный комплекс антигенов этого родителя воспринимается им как чужой. Кроме того, для гибрида будут чужими и антигены, отсутствующие у родителя, но встречающиеся у других животных этой популяции. Высокая специфичность тканевого комплекса дает основание говорить, что донор будет всегда отличен от родителя, однако эти отличия должны быть в пределах, определяемых генофондом данной популяции. Следовательно, исходя из этих представлений, можно было ожидать, что гибридные животные должны реагировать на трансплантат живот-

ных родительской формы, как на ткань зверьков своей популяции. Геном второго родителя, если он происходит из популяции, в генофонде которой много общих структур с популяцией первого родителя, может дополнить отсутствующие структуры и тем самым, возможно, ослабить реакцию гибрида.

Реакция гибридных животных на трансплантат доноров из родительских колоний превосходила по интенсивности и срокам жизни кожных лоскутов реакцию на ткань своей популяции. Как на экономках, так и на обыкновенных полевках среднее время выживания трансплантатов родительских форм у гибридов не отличалось от реакции при межпопуляционных пересадках. В двух группах были получены отклонения. Потомство от скрещивания северная×южная экономка реагировало на трансплантат северной формы в более растянутые сроки (два лоскута жили 9—14 дней). Средние показатели также были повышены, но их доверительные пределы совпадали с данными реципрокной комбинации. Аналогичные результаты были отмечены и у потомства реципрокной комбинации обыкновенной полевки бот. сад×учхоз (см. табл. 4 и 5).

На основании этих данных очевидно, что реакция гибридных животных на ткани родительских форм значительно сложнее. Возможно, здесь помимо повышения гетерозиготности имеет место и аддитивный эффект взаимодействия генов тканевой совместимости и характер сочетания родительских пар (матроклинный эффект). Для потомства от межпопуляционного скрещивания характерны новые генетические особенности, отличные от родителей и животных родительских популяций. Это возможно при генетических различиях между популяциями.

Последующая серия опытов на гибридах возвратного скрещивания достаточно наглядно подтвердила эти различия. Потомство первого поколения от скрещивания учхоз×бот. сад было посажено в пары со зверьками из популяции учхоза. Опыты проводились на потомках от этих пар. Учитывалась реакция зверьков на трансплантат полевок из популяции учхоз и обратная комбинация — реакция зверьков учхоза на трансплантат этих гибридов.

Невосприимчивость в группах полевок оказалась различной. Потомство возвратного скрещивания отторгало трансплантаты менее интенсивно. Продолжительность их жизни статистически не отличалась от выживаемости трансплантатов животных одной популяции. Абсолютные значения средних показателей даже превышали их, а у некоторых зверьков приближались к внутрисемейным (см. табл. 5). У трех полевок трансплантаты погибли на 14—15—17-й день (здесь, возможно, была 3—4-я степень родства между донором и одним из родителей). Четкие и статистически значимые различия устанавливались между этой группой и реакцией полевок на ткань зверьков другой популяции. Поглотительное скрещивание, таким образом, исключило отмеченные особен-

ности гибридов первого поколения и способствовало появлению у этого потомства групповой реакции, характерной для внутрипопуляционных пересадок.

Полевки учхоза, напротив, проявили высокую степень несовместимости к трансплантатам животных возвратного скрещивания. По средним показателям они воспринимали их как ткань зверьков другой популяции и существенно отличались от показателей при внутрипопуляционных пересадках. Средние сроки выживания были заметно сокращены, и пределы их значений не перекрывались (сравнительно с группой вивария). Устанавливалась и статистическая значимость различий по относительной величине среднего эффективного времени от внутрипопуляционной, хотя нижний предел его значения и совпал с фактором f_{TR}.

Типичного для F_B расщепления установить было невозможно, вероятно, из-за значительного внутригруппового разнообразия реакций и однозначности признаков отторжения. Важно, что даже при поглотительном скрещивании сохраняются антигенные особенности зверьков другой популяции. Таким образом, обе серии опытов на гибридных животных первого поколения и возвратного скрещивания определили заметные антигенные различия между зверьками из разных популяций. Каждая из них представляет определенное единство генетически разнокачественных особей, которое, должно быть, и обусловливает генетическое своеобразие популяции в целом. Гибридное поколение при межпопуляционных скрещиваниях, совмещая генотипические признаки обеих популяций, заметно отличается от животных из родительских популяций.

Некоторое представление о генетических изменениях у гибридного потомства дают результаты исследований гуморальной реакции полевок на трансплантат родительских и гибридных форм (табл. 6). Особенности антигенного комплекса трансплантатов гибридных зверьков наиболее четко обнаруживались по гуморальной реакции родительских форм. Все сыворотки полевок, реагирующих на трансплантат от гибридов, проявляли наиболее высокую агглютинирующую способность к эритроцитам зверьков из обеих родительских популяций. Здесь надо отметить, что феномен появления антител к антигенам своей и чужой популяции в данных опытах вполне закономерен, поскольку реципиент реагировал на трансплантат гибрида, в геноме которого представлены структуры обеих родительских форм. Исходя из этого, следовало ожидать, что групповая реакция в крайнем случае могла достичь уровня, характерного для внутрипопуляционных (31%) или межпопуляционных (25%) пересадок. Однако у обеих реципрокных комбинаций гибридов антигенный комплекс стимулировал образование гемагглютинирующих антител, реагирующих с заметно большим числом зверьков родительских популяций (50—81%). Антигенные преобразования в тка-

Таблица 6

***РГА* у *M. arvalis* и гибридов между их популяциями в разных сочетаниях донора и реципиента (по положительным сывороткам)**

Популяция реципиента	Популяция донора	Эритроциты								
		донора			полевок учхоза			полевок бот. сада		
		Всего	+	%	Всего	+	%	Всего	+	%
Учхоз	Учхоз	40	22	55,0	209	75	31,0	54	5	9,8
То же	Бот. сад	17	11	64,7	45	7	15,5	44	11	25,0
»	F_1 (учхоз × × бот. сад) .	20	12	60,0	41	21	51,2	24	12	50,0
»	F_1 (бот. сад × × учхоз)	9	7	77,7	16	13	81,2	14	8	57,1
F_1 (учхоз × бот. сад)	Учхоз	20	12	60,0	45	27	60,0	24	3	12,5
Бот. сад	То же	17	12	70,5	30	23	76,8	26	6	20,6

нях гибридных животных здесь очевидны, хотя их механизм и остается неясным.

На фоне определяющихся особенностей гибридных животных более четко подтверждаются этими исследованиями и межпопуляционные различия. На это указывает, во-первых, сам эффект гибридного трансплантата и, во-вторых, относительно низкие показатели положительных реакций позитивных сывороток с эритроцитами зверьков, которые не относятся к популяции донора.

Характерно, что основные различия проявляются именно по групповым реакциям. Число же зверьков, реагирующих на трансплантат появлением антител против эритроцитов донора, приблизительно однозначно во всех комбинациях донора и реципиента, включая и реакцию на трансплантат гибридов. Одновременно положительные сыворотки агглютинировали эритроциты полевок из популяции донора в относительно высоком проценте случаев (31—76%). Групповая реакция отмечалась с эритроцитами неродственных донору зверьков. Это может быть связано с наличием общих групповых антигенов, которые у представителей одной популяции имеют широкое распространение. Возможно, что процент этих реакций определяет внутрипопуляционные связи по групповым антигенным факторам. Процент «гетерологичных» реакций — с эритроцитами полевок другой популяции (9,8 против 31,0%) — отражает межпопуляционные отношения. Поэтому при оценке гуморальной реакции следует учитывать не только родственные связи в пределах семьи, но и возможность содержания общего антигенного комплекса.

Видимо, на степень общности эритроцитарных антигенов влияет характер межпопуляционной дифференциации. На это

Таблица 7

Результаты реакции гемагглютинации у экономок двух подвидов в разные сроки после трансплантации

Реципиент	Донор	Эритроциты											
		10-й день				15-й день				17-й день			
		M. o. oeconomus		*M. o. chachlovi*		*M. o. oeconomus*		*M. o. chachlovi*		*M. o. oeconomus*		*M. o. chachlovi*	
		Всего проб	%	Всего проб	%	Всего проб	%	Всего проб	%	Всего проб	%	Всего проб	%
M. o. oeconomus	*M. o. oeconomus*	60	10	9	0	94	25	18	0	55	3	9	0
	M. o. chachlovi	16	0	29	27	58	0	22	18	61	0	43	30
M. o. chachlovi	*M. o. chachlovi*	11	0	47	23	10	0	24	8	—	—	—	—
	M. o. oeconomus	40	37	32	6	15	13	8	0	25	4	22	0

указывает специфичность гуморальной реакции экономок. Позитивные сыворотки полевок, реагирующих на трансплантат особей своего подвида, как правило, не агглютинируют эритроциты полевок другого подвида (табл. 7), хотя отдельные случаи подобных реакций не исключаются (например, у северной экономики на трансплантат южной). Между этими формами устанавливаются и некоторые различия в проявлении иммунологической реактивности и в частности в динамике гуморальной реакции. Северная форма реагирует на трансплантат южной более ранним появлением в крови антител и более ранним их исчезновением, тогда как южная проявляет реакцию только на 15-й день, которая сохраняется у отдельных животных до месяца. Это, по-видимому, свидетельствует об определенных генетических преобразованиях у подвидовых форм. Однако внутрипопуляционная трансплантация у полевок редко вызывает гуморальную реакцию. Поэтому анализ по этим показателям не может быть полон. Характер межпопуляционной дифференциации антигенных особенностей определился всем комплексом реакции тканевой несовместимости.

Реакция тканевой несовместимости как показатель генетической общности вида и межвидовых различий. Распознавание организмом тканей животных чужого вида является одной из характерных черт внутривидового единства. Оно выражается однозначно высокой степенью тканевой несовместимости у животных разных подвидовых форм и разных популяций с тканью любого вида животных. Для реакции на гетеротрансплантат характерно ускоренное отторжение в сжатые сроки, в среднем в течение первых пяти-шести дней (табл. 8). Индивидуальные отклонения в сроках гибели этих трансплантата-

Таблица 8

Реакция полевок и мышей на гомо- и гетеротрансплантат (P—0,05)

Донор	Число оперированных зверьков	Среднее время выживания, дни	Стандартное отклонение, S	Пределы выживания, дни
Полевка-экономка				
Полевка-экономка . .	51	8,0±0,3	1,15	5—10
Обыкновенная полевка	19	5,2±0,4	1,25	5—7
Узкочерепная полевка	11	5,3±0,5	1,19	4—8
Тяньшанская полевка . .	13	4,9±0,4	1,17	4—6
Белая мышь	17	5,2±0,5	1,23	4—7
Обыкновенная полевка				
Обыкновенная полевка	17	7,1±0,8	1,24	5—10
Полевка-экономка . .	20	5,0±0,2	1,08	5—6
Тяньшанская полевка . .	5	5,6±0,3	—	5—6

тов выражены слабо. Макроскопически отторжение проходит однотипно у всех животных. Замечен последовательный переход реакции на хирургическую травму и на гетеротрансплантат. Отмечается и отторжение по типу белого трансплантата. Межвидовых различий в клиническом проявлении реакции обычно не наблюдается. У всех видовых форм полевок реакция протекает однотипно, ускоренно.

Обращает на себя внимание также совпадение сроков гибели гетеротрансплантатов. В ряде четко несовместимых групп полевок оно отмечено даже по средним показателям выживаемости кожи (см. табл. 5 и 8). Однако, как правило, ранние сроки отторжения гетеротрансплантатов наблюдаются у подавляющего большинства или у всех зверьков, тогда как гомотрансплантаты в это время гибнут только у единичных животных. Это связано с общефизиологическими механизмами реакции на сильное антигенное раздражение.

Обнаруживаются и видоспецифические изменения. Они отражены в иммунологической реактивности, специфичности некоторых ее проявлений. На полевках указанная специфичность подтверждается исследованиями положительных сывороток. Все внутривидовые формы полевок представляли однородную группу, объединенную общностью антигенов, специфичных для определенного вида, на что указывают результаты исследований гуморальной реакции полевок на гетеротрансплантат — анализ специфичности группы полных гемагглютинирующих антител. Гемагглютинирующая активность позитивных сывороток была во всех случаях видоспецифичной (табл. 9). Антигенное воздействие трансплантата от близкого к реципиенту вида не вызвало образования гемагглютинирующих антител (даже в следовых количествах) к антигенам эритроцитов животных вида реципиента (смежных популяций или географически изолированных популяций разных подвидов).

С другой стороны, видовая специфичность подтверждалась и

Таблица 9

Гуморальная реакция на гетеротрансплантат у полевок

Эритроциты полевок	Пробы сыворотки реципиента			РГА с положительными сыворотками		
	Всего	+	%	Всего	+	%
Реакция *M. o. oeconomus* на трансплантат *M. arvalis* (учхоз)						
M. arvalis (учхоз) . .	16	15	93	38	38	100
M. arvalis (бот. сад) . .	14	13	92	14	13	92
M. o. oeconomus	6	0	0	12	0	0
M. o. chachlovi	12	0	0	12	0	0
Реакция *M. o. oeconomus* на трансплантат *M. gregalis*						
M. o. oeconomus	10	0	0	39	0	0
M. o. chachlovi	5	0	0	14	0	0
M. gregalis	10	8	80	22	19	86
Реакция *M. o. oeconomus* на трансплантат мыши						
M. o. oeconomus	14	0	0	31	0	0
M. muscul. CBA	5	5	100	17	17	100
M. muscul. C57	5	5	100	12	12	100
*M. muscul.**	12	12	100	26	26	100
Реакция *M. arvalis* на трансплантат *M. o. oeconomus*						
M. arvalis (бот. сад) . .	11	0	0	11	0	0
M. arvalis (учхоз) . . .	17	0	0	29	0	0
M. o. oeconomus . . .	18	18	100	42	42	100
M. o. chachlovi . . .	18	18	100	18	17	94
Реакция *M. gregalis* на трансплантат *M. o. oeconomus*						
M. gregalis	9	0	0	22	0	0
M. o. oeconomus (трипсинизированы)	10	8	80	46	24	52

* Аутбредная колония.

общностью реакций с эритроцитами всех исследованных внутривидовых форм. Полные гемагглютинирующие антитела у обыкновенных полевок, получивших трансплантат от южной экономки, в одинаковой степени реагировали с эритроцитами зверьков как южной, так и северной формы. На трансплантат аутбредных мышей у экономок появлялись антитела, реагирующие с эритроцитами любого зверька из колонии донора, а также и с эритроцитами мышей линии СВА и С57. В этих реакциях не отмечалось даже различий в титрах. Внутривидовые колебания их обычно перекрывали средние показатели значений по отдельным внутривидовым группам полевок и мышей. Подробнее вопросы специфичности гуморальной реакции на гетеротрансплантат рассматривались нами ранее (Сюзюмова, 1969).

У полевок гуморальная реакция на гетеротрансплантат особенно типична, поскольку для нее характерно появление полных антител, отсутствующих в реакции на гомотрансплантат.

Эта гуморальная реакция определяется, по всей вероятности, комплексом сильных антигенов, не проявляющихся при пересадках гомологичной ткани, поскольку и у донора, и у реципиента они равнозначны.

В этом отношении понятна и однотипность реакции отторжения всех гетеротрансплантатов. Систематическое положение и филогенетические отношения донора и реципиента, как известно, не оказывают влияния на интенсивность проявления тканевой несовместимости. Исследования полевок дают наглядные представления об этом (см. табл. 8). Так, невосприимчивость экономок к тканям близких видов, одного с ними рода, узкочерепных и обыкновенных полевок, оказалась такой же, как и к трансплантатам мышей. Те же особенности обнаруживались и у обыкновенной полевки. Интенсивность ее реакции на трансплантаты экономок и тяньшанских полевок была одинаковой.

Кроме того, для всех полевок характерно отторжение тканей приблизительно в одни сроки. Средние сроки жизни трансплантатов экономка — обыкновенная полевка, узкочерепная полевка — экономка и обратные сочетания почти полностью совпадают. Все это, по нашему мнению, указывает на четкие антигенные межвидовые различия, определяемые комплексом специфичностей, характерных для вида в целом.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате обсуждения характера внутри- и межпопуляционных отношений у полевок становится очевидным, что для всех обследованных групп — от сибсов до выборок из природных популяций и гибридов подвидовых форм — характерно высокое индивидуальное разнообразие по комплексу тканевых антигенов. В любой группе имелись животные, высокая несовместимость между тканями которых приравнивалась или была близка к несовместимости с тканями полевок из другой популяции. Эти особенности сохранились и в виварных колониях, при условии их разведения от небольшого числа производителей и относительно близкого родства. У полевок-экономок средняя продолжительность жизни трансплантатов семь-восемь дней сохранилась, несмотря на содержание их в виварии в течение пяти лет (срок наблюдения). Эти данные устанавливают высокую гетерогенность полевок по комплексу тканевых антигенов, что отражает высокое разнообразие генотипов в популяциях, из которых были взяты исходные особи.

Определенным показателем гетерогенности изученных природных популяций надо считать и материалы, полученные на полевках при внутрисемейной трансплантации. Этот метод оцен-

ки был использован впервые Кальманом в 1964 г. (Kallman, 1964) на рыбах. Определение генетического разнообразия изолированных популяций рыб в его опытах проводилось путем исследования совместимости тканей у зверьков от F_1 и до F_5, полученных от отловленных в природе родительских экземпляров. Было установлено, что потомство F_1 от рыб, взятых из изолированных небольших водоемов с низкой численностью популяций, отличалось от потомства рыб из больших популяций высоким процентом долгоживущих трансплантатов. На этом основании Кальман доказал связь степени генетической гетерогенности популяции с высокой численностью.

Высокие показатели тканевых различий были обнаружены и между сибсами полевок разных групп. Характерно, что внутрисемейное разнообразие среди потомства животных одной популяции, например, обыкновенных полевок (с учебного хозяйства), не перекрывалось показателями несовместимости тканей между сибсами от скрещивания полевок из разных популяций (учхоз ×бот. сад), гетерозиготность которых, как предполагалось, должна быть выше.

Не меньшим было антигенное разнообразие и у экономок. В процентном выражении оно совпало с показателями обыкновенных полевок, хотя несовместимость одной гибридной комбинации (северная × южная) и превосходила ее.

Как известно, несовместимость тканей между близкородственными животными выражена слабее. В комбинациях, где донорами являются сибсы реципиента, и в сочетаниях родители — дети обычно отмечается удлинение сроков жизни трансплантатов (Loeb, 1930; Ефимов, 1959; Капичников, Порешина, 1963; Fabian и др., 1963; Cepellini и др., 1966; Brent, 1968). Те же черты внутрисемейной гистосовместимости были отмечены во всех группах пересадок кожи между сибсами полевок (удлинение сроков жизни трансплантатов, дробность их гибели). Наряду с этим среди однопометных полевок выделялись особи, несовместимость тканей между которыми по силе отторжения приравнивалась к несовместимости с тканями животных другого генотипа — семьи или популяции. В генетическом отношении это возможно только при наличии высокой гетерозиготности по аллельным генам у родителей. В связи с этим можно полагать, что разнообразие зверьков одного помета по антигенам тканевой совместимости должно указывать на степень генетической емкости родительских пар. У исследованных полевок, как экономок, так и обыкновенных, она была очень высокой. При условии панмиксии это, в свою очередь, может являться отражением высокой генетической емкости популяции в целом. Действительно, генетическое разнообразие потомства полевок одной популяции, по результатам этих опытов, было столь велико, что скрещивание животных разных популяций и даже подвидовых форм не вызывало существенных сдвигов в этом разнообразии.

Оценка этого разнообразия с точки зрения современной генетики трансплантационных антигенов представляет определенные трудности. Это связано с тем, что генетическая характеристика системы тканевой совместимости для полевок, и в частности для этих видов, не определена. Неизвестно минимальное число генов, контролирующих гистосовместимость и проявления отдельных специфичностей. Поэтому конкретно определить специфику отдельных генотипов было невозможно. Для исследований природных популяций в зоологическом плане эти чрезвычайно трудоемкие обследования вряд ли могут быть широко использованы.

В настоящих исследованиях был выбран следующий иммуногенетический подход. Вся система гистосовместимости генома донора, которая детерминирует соответствующий комплекс антигенов, оценивалась по реакции реципиента. В реакции проявляли себя структуры, т. е. определяемые ими антигены, отсутствующие в геноме реципиента. Групповая попарная трансплантация определяла по средним данным степень генетических отличий между животными. Кроме того, имелась возможность выявить отличия, связанные с группой сильных антигенов, от комплекса слабых антигенов, поскольку несовместимость по сильным антигенам обычно сопровождается появлением гемагглютинирующих антител в сыворотке реципиента (Palm, 1964; Cohen и др., 1964; Stark и др., 1967). При несовместимости по группе слабых антигенов этого типа антител не обнаруживают (Eichwald, Weissmann, 1966). Поэтому отторжение трансплантатов в минимально короткие сроки, которое сопровождается появлением в крови животных гемагглютинирующих антител, рассматривается как несовместимость по группе сильных антигенов.

У полевок при реакции на трансплантат сибсов во всех сериях опытов гуморальная реакция обнаруживалась не более чем у одного процента зверьков. Это, по-видимому, связано с фиксацией сильных специфичностей в пределах одной семьи. В этих случаях явления несовместимости в основном определяются системой слабых антигенов, аддитивный эффект между которыми может вызвать интенсивное отторжение ткани донора. Таким образом, высокое внутрисемейное разнообразие у полевок определяет и высокую генетическую емкость особей, слагающих природные популяции.

С другой стороны, межсемейные связи способствуют еще большему повышению их гетерогенности за счет сегрегации группы сильных антигенов (Hildemann, 1962). У полевок это проявляется в увеличении количества четко несовместимых между собой животных, реагирующих на трансплантат появлением гемагглютинирующих антител. При этом гетерогенность по слабому комплексу выражается не всегда (Billingham и др., 1962; Stark и др., 1967).

На фоне высокого антигенного внутрипопуляционного разнообразия существует и определенная общность, характерная для отдельных групп животных. Это явление подробно изучено Е. А. Зотиковым (1958, 1969) у кроликов. Среди животных одной колонии, несмотря на высокое антигенное разнообразие, выделялись группы животных, обладающих антигенным сходством. О возможности распространения сходных антигенов у людей неоднократно сообщалось (Rapaport и др., 1960; Friedman и др., 1961; Wilson и др., 1963). Подобное было установлено нами у обыкновенных полевок (положительные сыворотки реагировали с эритроцитами неродственных с донором животных и даже сибсами реципиента), а также и экономок, хотя гуморальная реакция у них выражена слабее.

В настоящем исследовании специальные вопросы о связи эритроцитарных и трансплантационных антигенов не решались. Здесь мы ограничивались изучением общих проявлений (в основном различий), а также антигенных особенностей между группами животных. Антигенная общность отмечалась только внутри популяции, у животных смежных популяций она наблюдалась реже, а между подвидовыми формами практически отсутствовала.

Отмеченные проявления реакции тканевой несовместимости позволяют предполагать наличие у полевок сильного антигенного комплекса, подобного *H*-2 мышей. Это отличает полевок от некоторых представителей Cricetidae, например сирийских хомячков, у которых гуморальных антител на первичный гомотрансплантат обычно не обнаруживается (Billingham, Silvers, 1964). Намечаются и некоторые внутривидовые особенности, возможно обусловленные структурными различиями сильного локуса гистосовместимости. Видимо, они отражают степень внутривидовой дифференциации. Высокие показатели несовместимости — это различия по ряду структур локуса, что особенно выражено между подвидами. У смежных популяций эти различия сглаживаются. Устанавливается большая общность по наличию однородных антигенов в обеих популяциях. Однако она заметно ниже, чем у полевок одной популяции, это не исключает внутрипопуляционную разнородность.

Возможно, что в каждой генетически обособленной группе животных, как колонии, так и популяции, частота распределения отдельных специфичностей и их проявление своеобразны и отличаются от любой другой группы. Экспериментально это подтверждается всеми материалами межпопуляционных трансплантаций и гибридологическим анализом. Механизм этого своеобразия, по-видимому, поливаленген, поэтому он и проявляется не в индивидуальных, а в групповых показателях. С другой стороны, своеобразие, по-видимому, может выражаться в характере сочетаний отдельных структур и их комбинативной изменчивости. В этом случае имеются отличия от установленной поли-

валентности штаммной специфичности у крыс, где определяется закрепленный комплекс структур (Stark и др., 1967).

Структура общего генофонда популяции включает и крайние варианты генотипов, которые могут приближаться к средним нормам отличий даже между популяциями подвидовых форм. Они составляют генетическую емкость популяции в целом. У изученных форм эта структура определяет потенциальную возможность широких обратимых изменений, даже в пределах подвидовой дифференциации. Четкая несовместимость тканей между отдельными животными колонии одного подвида совпала с отторжением трансплантата чужого подвида.

Эти факты свидетельствуют о широких генетических потенциях популяции, развитых механизмах ее адаптивной изменчивости. Среди них, возможно, играет роль гибридизация на границах ареалов популяций. Иммунологический эффект на примере смежных популяций обыкновенных полевок учебного хозяйства и ботанического сада кажется очевидным. Не исключена возможность обогащения генофонда качественно отличимыми от обеих популяций сочетаниями отдельных структур, а следовательно, и признаками. Эволюционное значение этих преобразований подробно рассматривается в работах С. С. Шварца (1967, 1969).

Сравнение проявления различий между популяциями с одинаковыми морфофизиологическими признаками и таксономически разобщенных по этим признакам дало приблизительно однозначные результаты. Разнокачественность по тканевым антигенам сопровождалась интенсивной реакцией отторжения и гуморальными изменениями, указывающими на несовместимость по сильному локусу в обоих случаях. Поэтому рассматривать полевок как лабильные формы с выраженной фенотипической изменчивостью адекватно среде, при условии сохранения и поддержания генофонда (Поляков, 1967), в данном случае нет оснований.

Генетические различия между популяциями подвидовых форм (и даже одной формы), территориально изолированными, выражены достаточно четко. Межпопуляционная дифференциация у полевок устанавливалась по крайней мере по двум важнейшим признакам. Во-первых, по степени распространения у животных комплекса общих эритроцитарных антигенов: более широкое распространение однородных антигенов у полевок смежных, близких популяций и, напротив, относительная редкость их выявления у животных отдаленных популяцией (подвидов). Это объясняется различиями в структуре сильного локуса, подобного *H*-2. Во-вторых, одинаково высокая несовместимость тканей (по средним срокам жизни трансплантатов) независимо от пространственной изоляции и таксономического ранга сравниваемых популяций.

Известно, что у мышей комплекс *H*-2 имеет двойственную природу. Он детерминирует сильную тканевую несовместимость и эритроцитарные антигены (Горер, 1958). Поскольку эритро-

цитарные специфичности не отражают всей системы гистосовместимости (Billingham и др., 1956), различия по ним, по-видимому, следует расценивать как проявление более общих антигенных свойств (подобно групповым факторам крови). Проявление сильной тканевой несовместимости можно рассматривать следующим образом: либо реакция организма на ткани животных другой популяции настолько интенсивна, что не в состоянии выявить межпопуляционные отличия (чувствительность метода), либо она отражает действительные различия между популяциями. В любом случае резкие различия между тканями животных смежных популяций дают основание предполагать, что степень морфологической дифференциации и степень общегенетических отличий, возможно, не всегда соответствуют друг другу. «На генетическом и морфофизиологическом уровнях различные формы репродуктивной изоляции нередко выступают как явления разного порядка» (Шварц, 1969).

Межвидовые различия тканей, несмотря на широту внутривидового разнообразия, всегда выступают отчетливо. Чужеродность ткани воспринимается организмом независимо от филогенетических отношений между донором и реципиентом (Лопашев, Строева, 1950; Steinmuller, 1961). Здесь даже между полевками относительно однородной в морфологическом отношении группы видов, в пределах рода или одного подсемейства, никаких признаков уменьшения несовместимости не наблюдается. Возможно, что в сложной антигенной структуре тканей выделяется комплекс антигенов, определяемый генетическими структурами, характерными для вида в целом. Этим подтверждается один из основных аспектов биологической концепции вида — «объективность биологического вида — результат внутренней связанности генофонда и биологической обусловленности разрывов между видами» (Майр, 1968).

Видовая специфичность тканей, должно быть, объединяет все уровни внутривидовой дифференциации. Это подтверждается как самим характером проявления тканевой несовместимости на гетеротрансплантат (вне зависимости от внутривидовых различий донора), так и видовой специфичностью гуморальных изменений. Действительно, гуморальная реакция реципиента на гетеротрансплантат обычно видоспецифична. Установлено, что иммунизация крыс тканями одного штамма хомяков вызывает образование антител, реагирующих с эритроцитами донора и других штаммов (Steinmuller, 1961). Видовая специфичность определяется у лейкоцитарных антигенов (Merril, 1964; Gray и др., 1966б) и в культуре ткани по цитотоксическому эффекту гетероиммунных сывороток (Harris, 1943; Habel и др., 1957). Она наблюдается по отношению к виду в целом, независимо от штаммной принадлежности или индивидуальных особенностей донора. Нашими исследованиями была установлена общность эритроцитарного комплекса антигенов даже между

подвидовыми формами, несмотря на различия между ними по «сильным» антигенным структурам. В связи с этим можно предполагать, что видовая специфичность определяется более широким комплексом антигенов (вызывающих интенсивное отторжение), которые подавляют внутривидовые специфичности. Однако иммуногенетика несовместимости тканей животных, относящихся к разным видам, как и механизм отторжения гетеротрансплантатов, остаются слабо изученными.

ВЫВОДЫ

1. На полевках двух видов — *Microtus oeconomus* и *M. arvalis* — показано, что для представителей этого подсемейства характерны общие всем позвоночным закономерности проявления реакции тканевой несовместимости.

2. Внутрисемейное разнообразие тканевой совместимости между сибсами очень высокое. Оно зависит от подбора родительских пар, т. е. состояния гетерозиготности родителей по комплексу структур тканевой совместимости.

3. В определенных сочетаниях родителей, взятых из одной популяции, разнообразие в совместимости тканей между сибсами может превосходить внутрисемейное разнообразие потомства от межпопуляционных скрещиваний (даже подвидовых форм). В целом показатели тканевых различий между сибсами каждой семьи определяют генетическую емкость родителей, а группы семей — генетическую емкость популяции.

4. Генетическая емкость животных природных популяций высокая; длительное разведение полевок от небольшого числа производителей в течение трех-пяти лет (аутбредные колонии) не приводит к существенным изменениям внутрисемейного разнообразия в проявлении совместимости тканей между сибсами.

5. По группе эритроцитарных антигенов внутрисемейное разнообразие полевок приближается к межсемейному, хотя гуморальная реакция на трансплантат сибсов отмечается редко. Антигенное разнообразие выявлялось по позитивным сывороткам от животных в опытах межсемейных пересадок тканей.

6. Реакция тканевой несовместимости может быть использована для изучения генетических особенностей структуры популяций полевок. Величина среднего времени выживания первичных трансплантатов в группе рендемично взятых полевок определяет степень генетического разнообразия популяции. Высокое индивидуальное разнообразие свойств тканевой совместимости у полевок отражает высокую генетическую гетерогенность их природных популяций.

7. Обнаружены межпопуляционные отличия в проявлении тканевой несовместимости. Животные разных популяций, как правило, отторгают трансплантат в ускоренные сроки. Различия

в реакции на трансплантат полевок своей и чужой популяции статистически достоверны.

8. Каждая популяция представляет своеобразное единство по комплексу трансплантационных антигенов и общих групповых антигенов эритроцитов. Это единство подтверждается результатами гибридологических опытов.

9. Степень пространственной изоляции популяций и морфофизиологических отличий между полевками (единых, смежных популяций и разобщенных подвидовых форм) не оказывает влияния на интенсивность реакции. Четкое проявление несовместимости тканей в обоих опытах показывает, что степень морфологической дифференциации, возможно, не всегда соответствует степени общегенетических отличий.

10. Характер межпопуляционной дифференциации прослеживается по показателям общности эритроцитарных антигенов. Групповые антигены, общие для животных смежных популяций, обнаруживаются чаще, чем у подвидовых форм.

11. Гибриды первого поколения при межпопуляционном скрещивании проявляют свойства, заметно отличные от свойств животных родительских популяций. Явления тканевой несовместимости и общий комплекс эритроцитарных антигенов у них выражен резче. Проявление гибридного эффекта доказывает приобретение новых генетических признаков у потомства в результате повышения состояния гетерозиготности по ряду структур, связанных с тканевой совместимостью.

12. Единство вида на тканевом уровне объединяет все формы внутривидовой дифференциации. Ткани животных одного вида, но разных популяций или подвидовых форм в равной степени высоко чужеродны даже для филогенетически близких и морфологически объединенных в один род видов. Определяется единый видоспецифический комплекс эритроцитарных антигенов, реагирующий с антителами, выработанными на трансплантат любой из форм вида донора.

ЛИТЕРАТУРА

Беленький М. Л. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л., «Медицина», 1963.

Горер П. Некоторые новые данные по иммунологии опухолей.— Успехи в изучении рака, т. 4. Изд-во иностр. лит., 1968.

Ефимов М. И. Различная степень невосприимчивости реципиента к гомотрансплантату и пути ее преодоления.— Пересадка и консервирование органов и тканей. Труды Всесоюз. конференции. М., 1959.

Зотиков Е. А. О специфичности гуморальных факторов трансплантационного иммунитета.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1958, № 11.

Зотиков Е. А. Изосерология гомотрансплантации. М., «Медицина», 1969.

Капичников М. М., Порешина Л. П. О некоторых особенностях приживления кожи при внутрисемейных пересадках у крыс.— Материалы III Всесоюзной конференции по пересадке органов и тканей. Ереван, 1963.

Лопашев Г. В., Строева О. Г. Развитие иммунологических реакций и проблема несовместимости тканей при пересадках.— Усп. соврем. биол., 1950, т. 30, вып. 2.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.
Поляков И. Я. Формирование вредной фауны. Изменчивость вредных видов.— Зоол. ж., 1967, т. 64, вып. 1.
Сюзюмова Л. М. О применении метода гомотрансплантации и реакции гемагглютинации для определения антигенной дифференциации у млекопитающих — Бюлл. МОИП, 1967а, т. 25.
Сюзюмова Л. М. Материалы к определению внутривидовой дифференциации полевок по трансплантационным антигенам.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных за 1966 г.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1967б, вып. 1.
Сюзюмова Л. М. Видовая специфичность в проявлении антигенных свойств тканей при реакции на гетеротрансплантат.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 68.
Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. ж., 1967, т. 64, № 10.
Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 65.
Berrian I. H., Jacobs R. L. Разнообразие трансплантационных антигентов у мышей.— Биол. проблема трансплантации. М., «Медицина», 1964.
Brent L. Некоторые замечания о современном состоянии проблемы типирования тканей.— Оценка совместимости тканей. М., «Медицина», 1968.
Merril I. P. Антигены и антитела в трансплантационном иммунитете.— Биол. проблемы трансплантации. М., «Медицина», 1964.
Billingham R. E., Brent L., Medawar P. B. The antigenic stimuls in transplantation immunity.— Nature, 1956, vol. 178, N 514.
Billingham R. E., Hodge B. A., Silvers W. K. An estimate of the number of histocompatibility loci in the rat.— Proc. Nat. Sci., 1962, vol. 48, N 138.
Billingham R. E., Silvers W. K. Syrian hamsters and transplantation immunity.— Plast Reconstr. Surg., 1964, vol. 34, N 4.
Ceppellini R., Curtoni E. S., Mattuz P. L., Leigheb G., Wisetti M., Colombi A. Survival of test skin grafts in man: effect of genetics relationship and of blood groups incompatibility.— Ann. N.-Y. Ac. Sci., 1966, vol. 129, N 1.
Cohen C., De Palma R. G., Colberg I. E., The relationship between blood groups and histocompatibility in the rabbit.— Ann. N.-Y. Ac. Sci., 1964, vol. 120, N 1.
Cohen N., Hildemann W. H. Population studies of allograft rejection in the newt.— Transplantation, 1968, vol. 6, N 2.
Eichwald E. I., Weissman I. L. Weak histocompatibility locy.— Ann. N.-Y. Ac. Sci., 1966, vol. 129, N 1.
Fabian G., Ivani P., Szeky P. Skin transplantation in partially inbred rabbits.— Fol. biol., 1963, vol. 9, N 6.
Friedman E. A., Retan W., Marshall D. C., Henry L., Merrill J. D., Accelerated skin graft rejection in humans preimmunized with homologous peripheral leukocytes.— J. clin. Investig, 1961, vol. 40, N 12.
Graff R. I., Silvers W. K., Hildemann W. H., Snell G. D. The cumulative effect on histocompatibility antigens.— Transplantation, 1966a, vol. 4, N 5.
Graff R. I., Hildemann W. H., Snell G. D. Histocompatibility genes of mice, VI. Allografts in mice congenic at various non *H*-2 histocompatibility losi.— Transplantation, 1966b, vol. 4, N 2.
Gray I. G., Monaco A. P., Wood M. L., Russel P. S. Studies on heterologus anti-limphocyte serum in mice.— J. Immunol., 1966, vol. 96, N 2.
Harris M. The role of humoral antagonism in heteroplastic transplantation in mammals.— J. Expl. Zool., 1943, vol. 93.

Habel K., Hornibrook I. W., Greeg N. C. Cytotoxic effect of antisera against human epithelial cella grown in tissue culture.— Ann. N.-Y., Ac. Sci., 1957, vol. 69, N 1.
Hildemann W. H., Haas R. Histocompatibility genetics of bullfrog populations.— Evolution, 1961, vol. 15, N 3.
Hildemann W. H. Immunogenetic studies of Poikilothermic animals.— Amer. Naturalist, 1962, vol. 46, N 889.
Kallman K. D. Genetics tissue transplantation in isolated Platyfish populations.— Copeia, 1964, N 3.
McKhann C. F. Additive effect of multipe weak incompatibilities in transplantation immunity.— Nature, 1964, vol. 201.
Loeb L. Transplantation and individuelity — Physiol. rev., 1930, vol. 10.
Maslin T. P. Skin grafting in the bisexual teiid lizard Chemadophorus sexlineatus and in the unisexual C. tesselatus.— J. Exptl. Zool., 1967, vol. 166, N 1.
Palm I. Serological detection of histocompatibility antigens in two strain of rats-.— Transplantation, 1964, vol. 2, N 5.
Rapaport F. T., Thomas L., Converse I. M., Laurence H. S. The specificity of skin homograft. rejection in man.— Ann. N.-Y. Ac. Sci., 1960, vol. 87.
Silvers W. K., Billingham R. E. Genetic background and expressivity of histocompatibility gens.— Science, 1967, vol. 158, N 3797.
Stark O., Frenzl B., Krèn V. Erythrocyte and transplantation antigens in inbred strains of rats VII.— Fol. biol., 1968, vol. 14, N 3.
Stark O., Krèn V., Frenzl B. Erythrocyte and transplantation antigens in inbred strains of rats I.— Fol. biol., 1967, vol. 13, N 2.
Stark O., Krèn V. Erythrocyte and transplantation antigens in inbred strains of rats II.— Fol biol., 1967, vol. 13, N 2.
Steinmuller D. Transplantation immunity in the newborn rat.— J. Exptl. Zool., 1961, vol. 147, N 3.
Wilson R. E., Henry L., Merrill I. P. A model system for determining histocompatibility in man.— J. clin. Investig., 1963, vol. 49, N 9.
Zotikov E. A., Urinson P. M., Poreshina A. P. Characteristics of antibody formation in skin homotransplantation in rabbits.— Fol. biol., 1962, vol. 8, N 5.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 86 Труды Института экологии растений и животных 1973

В. В. ЖУКОВ

ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ФОРМ В ПОДСЕМЕЙСТВЕ MICROTINAE

В последние десятилетия при решении вопросов, связанных с уточнением естественной системы организмов, наряду с различными биохимическими методами (электрофорез, хроматография и др.) используется и иммунологический метод. Об этом свидетельствуют многочисленные работы, начатые еще в начале XX в. (Uhlenhuth, 1901; Nuttall, 1904; Friedenthal, 1904; Sasaki, 1928; Moody, Levine, 1939; Строганов, Иевлева, 1964; Аверкина и др., 1965). Сводные работы о применении серологического метода в систематике (Erhardt, 1929; Ларина, Денисова, 1966) указывают на достаточно полную изученность антигенных отношений между видами позвоночных крупных систематических категорий (классов, отрядов, семейств). Вместе с тем иммунологические связи между филогенетическими близкими и морфологически довольно сходными формами в пределах рода, подсемейства исследованы недостаточно. Об этом свидетельствуют работы, посвященные исследованию птиц (Irvin, 1938; Irvin, Gumley, 1943; Irvin, Miller, 1961; Shaw, 1962), некоторых близких видов копытных (Wolfe, 1939) и хищных животных (Leone, Wiens, 1956). Работы же о близких видах мелких млекопитающих, в частности грызунах, немногочисленны (Hicks, 1926; Аверх, Калабухов, 1937; Moody, Levine, 1939; Ларина, Кулькова, 1959; Ларина, 1964; Sébek, 1955; Сюзюмова, 1966, 1967). В основном обследованы виды, филогения которых довольно спорна и не подкреплена палеонтологически.

Для изучения антигенных взаимоотношений были взяты следующие формы полевок: 1) близкие роды на примере четко различающихся форм *Microtus — Arvicola*; 2) филогенетически далекие от них роды *Ondatra, Clethrianomys* в пределах подсемейства *Microtinae*; 3) морфологически относительно сходные, близкие виды *Microtus (M. oeconomus, M. arvalis, M. agrestis)* и далекий вид этого же рода — *M. gregalis*, как представитель самостоятельного подрода *Stenocranius*; 4) морфологически очень слабо дифференцируемые подвиды полевки-экономики (*M. oe. oeconomus* Pall. и *M. oe. chahlovi* Scalon).

Видовой состав этих полевок представляет широкий диапазон морфологических различий, а филогенетические связи внутри данной группы наиболее полно подкреплены палеонтологическим материалом. Цель настоящих исследований сводилась к следующему: 1) установить степень соответствия антигенных и морфологических различий между данными формами полевок и 2) проверить возможность использования иммунологической методики для уточнения филогении близкородственных форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения антигенных отношений полевок были приготовлены антисыворотки. В качестве продуцентов антител использовали кроликов, которых иммунизировали 50%-ной взвесью трижды отмытых в физиологическом растворе эритроцитов от нескольких зверьков одного вида полевок. Антиген вводили в вену уха. Курс иммунизации состоял из шести увеличивающихся доз антигена, начиная с 0,2 до 1,2 *мл*, с интервалом между введениями — двое суток. Из них третью и пятую инъекции сочетали с введением полного стимулятора Фрейнда (Freund, Mc'Dermott, 1942) в виде эритроцитарно-адювантной смеси подкожно, в нижнюю часть брюшной стенки в четыре места по 0,25 *мл*. Всего иммунизировано 40 кроликов. Предварительно у каждой группы иммунизированных животных (не менее пяти кроликов) брали кровь на седьмой день после последнего введения антигена (Ивани, Томашкова, 1960; Palm, 1962). Пробную серию антисывороток инактивировали при температуре +56° С в течение 30 *мин*. Качество их проверяли в реакциях гемагглютинации (*РГА*) с пробами гомологичных эритроцитов и оценивали их по высоте титра антител.

Специфичность антисывороток контролировали в *РГА* с эритроцитами от особей других видов полевок. Антисыворотка считалась специфичной, если титр антител к пробам гомологичных эритроцитов превышал титры к гетерологичным эритроцитам. Это указывало на специфичность антисыворотки в отношении вида полевки, против клеток крови которого она была получена, а выражением видоспецифичности служили различия в титрах гомологичной и гетерологичной реакций.

Реакцию гемагглютинации ставили по общепринятой методике в объеме трех капель с последующим центрифугированием при 1500 *об/мин* в течение 3 *мин* и оценивали в крестах. Антигеном в *РГА* служила 2,5%-ная взвесь эритроцитов в физиологическом растворе. В большинстве опытов исследовались свежие эритроциты. В полевых условиях взвесь клеток крови хранили при температуре +2, +4° С в течение 3—4 дней. Каждую пробу эритроцитов контролировали в *РГА* с сывороткой неиммунизированного кролика и по состоянию в физиологическом растворе после центрифугирования. Кровь брали под наркозом из вен шеи

(серые и лесная тяньшанская полевки), а у водяной крысы и ондатры — из сердца. Антикоагулянтом был 5%-ный раствор лимоннокислого натрия на физиологическом растворе, который смешивали с кровью в соотношении 1:2. Плазму отделяли путем центрифугирования, а затем трижды отмывали клетки крови в девяти-десятикратном объеме физиологического раствора. Отмытые эритроциты и использовались в качестве антигена для иммунизации и *РГА*.

Кроликов, у которых титр специфических гемагглютининов в сыворотках был достаточно высок, через сутки обескровливали путем кардиальной пункции под наркозом с соблюдением асептики. Инактивированные антисыворотки консервировали мертиолятом (1 : 10 000), маркировали и хранили в ампулах в холодильнике или на льду. За время исследований снижения титров не отмечено.

Непосредственно перед исследованием небольшое количество антисыворотки (1—1,2 *мл*) абсорбировали компактным осадком отцентрифугированных эритроцитов от нескольких зверьков одного вида. Абсорбция гетерологичными клетками крови проводилась в количестве, достаточном для полного удаления всех действующих с ними антител по методике Ю. П. Делевского (1960).

Обследовано 370 особей полевок разных видов и 20 особей мышей Muridae. Экономка, узкочерепная и лесная тяньшанская полевки взяты из лабораторных колоний 1964—1967 гг. Обследование же зверьков из природных популяций (обыкновенная, темная полевки, водяная крыса и ондатра) проводили в период весенне-летних полевых работ в Свердловской и Курганской областях. Поставлено 2730 *РГА* с неабсорбированными антисыворотками. Приготовлено 42 истощенных антисыворотки, с которыми проведена 1000 реакций.

В основных опытах использовали следующие семь антисывороток (анти-*M. oe. oeconomus*, *M. oe. chahlovi*, *M. arvalis*, *M. gregalis, Arv. terrestris, Ond. zibethica, Cl. fater*). Все они различались по специфичности. Сыворотки против крови серых и лесной тяньшанской полевок были с титрами гомологичных реакций в основном 1 : 4096 — 1 : 8192, сыворотки же против крови водяной крысы и ондатры были с более высоким титром — 1 : 16 384—32 768. Антисыворотки, полученные рядом авторов (Molfe, 1939; Moody, Levine, 1939; Moody, 1941; Mainardi, 1957, 1958, 1962; Gasparski, 1962), обладали сходной дифференцирующей способностью в отношении близких и более отдаленных видов и по этому признаку согласовывались с данными наших опытов. У всех антисывороток наблюдали отклонения в титрах антител к пробам эритроцитов от некоторых зверьков одного вида. Как мы полагаем, они отражают внутривидовые антигенные различия эритроцитов, так как проявились в гомологичной и гетерологичной реакциях. Это согласуется с данны-

ми некоторых авторов (Похиль, 1967; Aizawa и др., 1966; Ojaveer, 1966).

При установлении антигенных отношений полевок мы использовали результаты исследований эритроцитов от разных полевок в *РГА* с неабсорбированными антисыворотками и по реакциям судили об общем комплексе их эритроцитарных антигенов. Путем абсорбции каждой антисыворотки гетерологичными эритроцитами выяснили и различия в составе этого общего комплекса у полевок разных видов.

Полученные данные обработаны статистически: дан процентный состав особей внутри каждого вида полевок, эритроциты которых дали однотипную реакцию, вычислены средний геометрический титр антител, а также его доверительные пределы для эритроцитов особей каждого вида полевок (Ашмарин, Воробьев, 1962).

Серологическое родство между полевками рассчитывали в процентах по А. Бойдену (Boyden, 1926) и по «иммунологическим дистанциям» *I. d.*, представленным по Д. Майнарди (Mainardi, 1957).

$$I.d. = \frac{1}{\sqrt{\frac{Oa}{Ea} \cdot \frac{Ob}{Eb}}},$$

где *Oa* и *Ob* — титры антител к гомологичным эритроцитам; *Ea* и *Eb* — титры антител к гетерологичным эритроцитам (при использовании сывороток против видов *a* и *b*, соответственно). Оба метода сравниваются.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Иммунологические взаимоотношения между некоторыми видами серых полевок

Материалы исследований показали, что серые полевки *M. oeconomus, M. arvalis, M. agrestis, M. gregalis* характеризуются содержанием общего комплекса антигенов, который определяется в *РГА* с неабсорбированными антисыворотками. Наличие в структуре эритроцитов сходных антигенных группировок определялось по высоте титров гетерологичных реакций. Наиболее отчетливо антигенная общность обследованных серых полевок выступает по сыворотке анти-*M. arvalis*.

Из табл. 1 видно, что степень антигенной общности с обыкновенной полевкой, вычисленная по усредненным данным, составляет у южной и северной экономок, соответственно, 26,7 (32,6—21,2) и 32 (42,5—24) %, у темной 29,5 (37,6—23,2) и узкочерепной 15 (18,3—12,1) %, тогда как для водяной крысы она меньше — 6,2 (8,2—4,6) %. Исследования сывороток анти-

Результаты перекрестных опытов и степень кровного родства

Антисыворотка	Абсорбция эритроцитами	Эритроциты: экономки южной			Эритроциты: экономки северной		
		*n**	*T*	%	*n*	*T*	%
Экономка (южная)	Неабсорбированная	53	1:2820	100	32	1:1290	49
	Экономка северная	6	1:4	0,1	10	0	0
	Обыкновенная	4	1:128	100	4	1:64	50
	Узкочерепная	5	1:256	100	4	1:192	75
	Водяная	9	1:142	100	5	1:128	90
	Лесная тяньшанская	4	1:512	100	4	1:380	75
Экономка (северная)	Неабсорбированная	32	1:1470	34	25	1:4350	100
	Экономка южная	10	0	0	0	1:4	0,1
	Обыкновенная	4	1:16	50	3	1:32	100
	Узкочерепная	4	1:256	100	5	1:256	100
	Водяная	4	1:64	66,7	4	1:96	100
	Лесная тяньшанская	5	1:128	60	6	1:212	100
Обыкновенная	Неабсорбированная	38	1:870	26,7	32	1:1024	32
	Экономка южная	14	0	0	14	0	0
	Экономка северная	4	0	0	7	0	0
	Узкочерепная	5	1:64	25	4	1:64	25
	Водяная	5	1:56	22	4	1:64	25
	Лесная тяньшанская	3	1:128	25	4	1:128	25
Узкочерепная	Неабсорбированная	30	1:580	5,5	24	1:620	5,8
	Экономка южная	7	0	0	5	0	0
	Экономка северная	5	0	0	6	0	0
	Обыкновенная	3	1:32	6,25	5	1:32	6,25
	Водяная	3	1:32	12,5	3	1:32	12,5
	Лесная тяньшанская	3	1:64	12,5	3	1:64	12,5

* Здесь и в других таблицах *n* — число обследованных особей, *T* — средний титр анти

M. oeconomus подтверждают установленные связи внутри рода. Кроме отмеченной антигенной общности, обнаруживается и ряд различий между представителями одного рода. Уровень общих антигенов у узкочерепной полевки заметно ниже, чем у других близких видов. Особенно четко это видно при исследовании сыворотки анти-*M. gregalis*. Антисыворотка реагировала в одних и тех же титрах с эритроцитами всех обследованных полевок. Исследования с сыворотками анти-*M. oeconomus* и анти-*M. gregalis* определили у серых полевок только их общие антигенные связи для подсемейства в целом. Так титры антител сыворотки анти-*M. oeconomus* к эритроцитам водяной крысы были такими же, как и для узкочерепной полевки, и ондатра обнаруживала высокую степень антигенной общности с экономкой.

Таблица 1

между полевками, вычисленная по усредненным данным *РГА*

полевок											
обыкновенной			темной			узкочерепной			водяной		
n	*T*	%	*n*	*T*	%	*n*	*T*	%	*n*	*T*	%
36	1:720	25,7	13	1:690	24,4	34	1:520	18,6	35	1:480	16,8
14	O	O	12	O	O	10	O	O	8	O	O
10	O	O	4	1:32	25	10	1:4	3,12	4	1:8	6,25
4	1:128	50	4	1:64	25	5	O	O	2	1:64	25
3	1:53	37,5	3	1:64	45	4	1:16	11,25	6	O	O
4	1:128	25	4	1:96	18,7	4	1:64	12,5	2	1:64	12,5
20	1:1180	27,1	12	1:1080	25	15	1:780	18	25	1:820	19
10	O	O	10	O	O	10	O	O	10	O	O
14	O	O	4	1:8	25	4	1:2	6,25	2	1:2	6,25
4	1:64	25	4	1:48	19	10	O	O	2	1:32	12,5
4	1:32	33,3	4	1:32	33,3	10	1:16	16,6	5	O	O
5	1:64	30,1	4	1:64	30,1	4	1:16	7,5	2	1:16	7,5
35	1:3270	100	15	1:970	29,5	33	1:480	15	35	1:200	6,2
5	1:128	100	4	1:32	25	6	1:4	3,12	2	1:8	6,25
5	1:128	100	4	1:32	25	5	1:4	3,12	2	1:8	6,25
5	1:256	100	4	1:64	25	14	O	O	2	1:64	25
5	1:256	100	4	1:96	37,5	4	1:16	6,25	4	O	O
4	1:512	100	3	1:128	25	4	1:32	6,25	4	1:64	12,5
22	1:1240	11,7	3	1:1290	12,1	35	1:10600	100	29	1:760	7,2
5	1:32	12,5	—	—	—	5	1:256	100	3	1:64	25
5	1:32	12,5	—	—	—	5	1:256	100	2	1:64	25
5	O	O	—	—	—	5	1:512	100	2	1:128	25
4	1:64	25	—	—	—	2	1:256	100	3	O	O
3	1:128	25	—	—	—	4	1:512	100	2	1:64	12,5

тел, % — степень кровного родства, O — отрицательная реакция.

Более наглядно степень антигенной общности между полевками представляется в процентах по Бойдену. Абсолютные величины титров гетерологичных реакций не давали возможности четко судить о степени антигенных различий между ними, так как некоторые значения титров гетерологичных реакций часто перекрывались. В частности, по сыворотке анти-*M. oe. oeconomus* титры гомологичных реакций для экономок равны 1 : 2048—1 : 4096, титры же для обыкновенной, темной и узкочерепной полевок, соответственно, 1 : 1024 — 1 : 2048, 1 : 512 — 1 : 1024, 1 : 256—1 : 1024. При использовании усредненных титров и их пределов степень серологического родства с экономкой составила, соответственно, 25,7 (33—20); 24,4 (32—18) и 18,6 (22,6—15,8) %.

Результаты перекрестных опытов и степень кровного родства

Антисыворотка	Абсорбция эритроцитами	Эритроциты					
		экономки			обыкновенной		
		n	*T*	%	*n*	*T*	%
Экономка (южная)	Неабсорбированная	53	1:2820	100	36	1:720	25,7
	Обыкновенная	4	1:128	100	10	О	О
	Узкочерепная	5	1:256	100	4	1:128	50
	Водяная	9	1:142	100	3	1:53	37,5
	Ондатра	8	1:512	100	4	1:128	25
	Лесная тяньшанская	4	1:512	100	4	1:128	25
Водяная	Неабсорбированная	48	1:310	2,4	27	1:390	3
	Экономка	8	О	О	4	1:16	4,7
	Обыкновенная	4	1:8	3,1	5	О	О
	Узкочерепная	4	1:32	6,25	5	1:32	6,25
	Ондатра	12	1:8	8,3	4	1:8	8,3
	Лесная тяньшанская	4	1:32	6,25	4	1:32	6,25
Ондатра	Неабсорбированная	51	1:420	2,7	27	1:620	4
	Экономка	12	О	О	3	1:32	9,4
	Обыкновенная	4	1:8	3,1	8	О	О
	Узкочерепная	4	1:64	12,5	4	1:128	25
	Водяная	12	1:12	16,2	8	1:18	23,4
	Лесная тяньшанская	4	1:28	22	3	1:32	25
Лесная тяньшанская	Неабсорбированная	40	1:480	10,1	28	1:410	8,6
	Экономка	5	О	О	4	1:8	6,25
	Обыкновенная	4	1:4	1,5	4	О	О
	Узкочерепная	4	1:32	12,5	4	1:32	12,5
	Водяная	3	1:32	12,5	4	1:32	12,5
	Ондатра	4	1:16	12,5	4	1:16	12,5

Подобные антигенные отношения между видами *Microtus* подтверждаются в аналогичной серии опытов с сывороткой анти-M. oe. chahlovi (см. табл. 1).

Исследования северной и южной форм полевки-экономки отражают равную степень их антигенной общности, которая выражалась самыми высокими титрами перекрестных реакций — 1 : 2048—1 : 1024. Антигенное подобие с экономками у других видов серых полевок меньше: у обыкновенной и темной полевок титры 1 : 512—1 : 2048 и сходны по обеим сывороткам против экономок. С сывороткой анти-*M. arvalis* различий между близкими видами по гетерологичным реакциям также не выявлено. В частности, титры антител этой антисыворотки к эритроцитам экономок и темной полевки не только близки к гомологичным, но и сходны между собой (1 : 512—1 : 2048). Следова-

Таблица 2

между полевками, вычисленная по усредненным данным *РГА*

полевок											
узкочерепной			водяной			ондатры			лесной тяньшанской		
n	*T*	%	*n*	*T*	%	*n*	*T*	%	*n*	*T*	%
34	1:520	18,6	35	1:480	16,8	31	1:260	9,3	23	1:170	6,1
10	1:4	3,12	4	1:8	6,25	2	1:2	1,5	4	1:3	2,4
5	O	O	2	1:64	25	2	1:16	6,25	3	1:4	1,5
4	1:16	11,25	6	O	O	6	1:10	7	4	1:7	5
4	1:64	12,5	2	1:24	4,7	3	O	O	4	1:5	1
4	1:64	12,5	2	1:64	12,5	2	1:32	6,25	11	O	O
30	1:230	1,7	37	1:13100	100	32	1:500	3,8	26	1:142	1,1
6	1:8	2,3	6	1:340	100	5	1:76	22,4	3	1:6	1,7
2	1:8	3,1	5	1:256	100	2	1:32	12,5	3	1:8	3,1
4	O	O	5	1:512	100	2	1:64	12,5	3	1:8	1,5
4	1:8	8,3	4	1:96	100	7	O	O	4	1:4	4,1
4	1:8	1,5	5	1:512	100	2	1:64	12,5	8	O	O
30	1:520	3,4	34	1:1280	8,4	41	1:15280	100	26	1:140	0,9
4	1:16	4,7	5	1:300	90	5	1:340	100	9	1:16	4,7
4	1:8	3,1	3	1:128	50	5	1:256	100	5	1:16	6,25
8	O	O	4	1:256	50	5	1:512	100	4	1:16	3,12
3	1:8	11	5	O	O	14	1:74	100	6	1:6	8,1
3	1:16	12,5	4	1:64	50	4	1:128	100	5	O	O
29	1:260	5,5	28	1:320	6,7	15	1:450	9,5	53	1:4750	100
4	1:4	3,1	3	1:10	8,3	2	1:32	25	4	1:128	100
4	1:2	0,8	2	1:16	6,25	2	1:16	6,25	4	1:256	100
5	O	O	2	1:8	3,1	2	1:16	6,25	4	1:256	100
3	1:8	3,1	5	O	O	2	1:32	12,5	3	1:256	100
3	1:8	6,25	2	1:12	9,4	4	O	O	3	1:128	100

тельно, по комплексу общих антигенов экономка, обыкновенная и темная полевки очень близки. Этого нельзя отметить у узкочерепной полевки. По сыворотке анти-*M. arvalis* титры антител к *M. gregalis* 1 : 256—1 : 512 (88% всех обследованных зверьков). По сывороткам против экономок узкочерепная полевка отличается от видов *Microtus* в такой же степени, как вид другого рода, например, водяная крыса: степень родства узкочерепной полевки с экономкой составила 18,6 (22,6—15,8) %, вычисленная по сывороткам анти-*M. oe. oeconomus* и *M. oe. chahlovi*, у водяной крысы — 16,8 (22,6—14,5) и 19 (36,6—13,6) % (см. табл. 1). При исследовании сыворотки анти-*M. arvalis* антигенное обособление узкочерепной полевки от видов *Microtus* было видно отчетливо, о чем свидетельствуют усредненные титры антител и процентное выражение степени родства. По сыво-

ротке анти-*M. gregalis* степень родства обследованных серых полевок с узкочерепной составляла величины межродовых рангов: показатели антигенной общности с ней у всех видов подсемейства от 5,3 до 12,1%.

Исследования с неабсорбированными антисыворотками показали: экономка, обыкновенная и темная полевки очень близки в антигенном отношении, так как содержание общих антигенов у них высокое и одного уровня. Узкочерепная полевка обнаруживала общие с ними антигены, однако содержание их в ряде опытов близко к величинам, характерным для видов других родов.

Лучше удалось проанализировать антигенные отношения между видами *Microtus* путем абсорбции антисывороток. Этот метод подтвердил их антигенную общность. Она выразилась в высокой способности эритроцитов полевок абсорбировать антитела в данных антисыворотках. При абсорбции видны и различия полевок, эритроциты которых использовали в качестве абсорбентов. Так, абсорбция сыворотки анти-*M. oe. oeconomus* клетками крови наиболее близкой к ней формы *M. oe. chahlovi* извлекает из нее всю группу видоспецифических антител: при этом удаляются входящие сюда антитела, имеющие родство с антигенами эритроцитов близких видов полевок, а также к эритроцитам более отдаленных форм внутри подсемейства. Титр антител истощенной антисыворотки — 1 : 4. Определенным родством с антителами в ней обладают и эритроцитные антигены обыкновенной и узкочерепной полевок. Однако эритроциты *M. gregalis* извлекли из антисыворотки меньший комплекс антител (титр реакции после абсорбции 1 : 256), чем клетки крови обыкновенной полевки (титр — 1 : 128). Наименьшее родство с антителами обнаружили эритроциты лесной тяньшанской полевки и ондатры — титр 1 : 512 (см. табл. 1, 2).

Антигенная обособленность серых полевок более четко определялась при использовании в качестве абсорбентов эритроцитов полевок других видов: водяной крысы, лесной тяньшанской полевки (рис. 1). Степень родства с экономкой у обыкновенной и темной полевок по сыворотке анти-*M. oe. oeconomus* была в большинстве опытов не менее 25%. Аналогичные результаты были получены по сыворотке анти-*M. oe. chahlovi* и анти-*M. arvalis*. У узкочерепной полевки степень родства с экономкой и обыкновенной полевками в большинстве опытов выражалась более низкими величинами (3,12—12,5%) и была сходной в тех же сочетаниях опыта с водяной крысой (6,5—12,5%).

Таким образом, процентное выражение антигенной общности между полевками во многом зависело от видовой принадлежности абсорбента (эритроциты полевок одного или разных родов по отношению к гомологичным). В этом отношении также выделяется антигенная обособленность узкочерепной полевки. Эффект абсорбции ее эритроцитами был близок к абсорбции

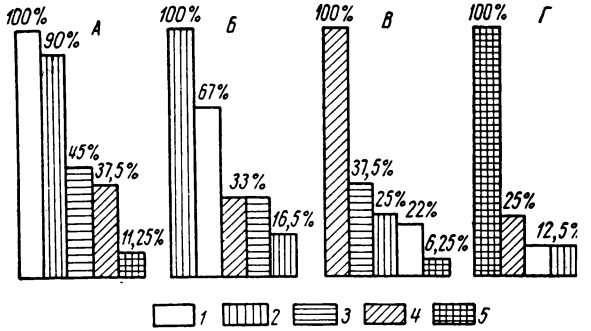


Рис. 1. Антигенные связи между некоторыми серыми полевками, по усредненным данным *РГА*.

А—Г — по антисывороткам: *А* — *М. ое. oeconomus*, *Б* — *М. ое. chahlovi*, *В* — *М. arvalis*, *Г* — *М. gregalis*. Все антисыворотки абсорбированы эритроцитами водяной крысы.
1 — *М. ое. oeconomus*, *2* — *М. ое. chahlovi*, *3* — *М. agrestis*, *4* — *М. arvalis*, *5* — *М. gregalis*.

клетками крови водяной крысы. Опыты с сывороткой анти-*M. arvalis* также подтверждают данные, полученные с сыворотками против экономок. Так абсорбция сыворотки анти-*M. arvalis* эритроцитами одной из форм полевки-экономки полностью удаляет антитела к другой. Абсорбция антисыворотки эритроцитами узкочерепной полевки и водяной крысы дает сходные результаты — титры реакций после абсорбции равны 1 : 256, а эритроциты лесной тяньшанской полевки оставляли наибольший комплекс антител — титр 1 : 512. Анализ гомологичных и гетерологичных реакций во всех сочетаниях опыта с истощенной сывороткой анти-*M. arvalis* подтвердил более тесные связи обыкновенной, темной полевок и экономок, степень родства между которыми достигала 20—37,5%, тогда как для узкочерепной полевки степень родства с обыкновенной полевкой составляла всего 6,25%.

После абсорбции сыворотки анти-*M. gregalis* разными эритроцитами степень родства с узкочерепной полевкой у сравниваемых серых ниже 6,25—12,5%. Для обыкновенной полевки степень родства достигала в ряде опытов 25%, т. е. величины, характерной по этим опытам и для полевки другого рода — *Arv. terrestris*. Эти опыты подтверждают антигенную обособленность *M. gregalis* от других сравниваемых *Microtus*, несмотря на наличие у них общего антигенного комплекса.

Установленный характер антигенных связей между обследованными видами серых полевок подтвердился и методом иммунологических дистанций (рис. 2). Меньшие величины дистанций между обыкновенной полевкой и экономкой в сравнении с узкочерепной отражают антигенную общность первых двух видов. Дистанция явно обнаруживает тенденцию к уменьшению,

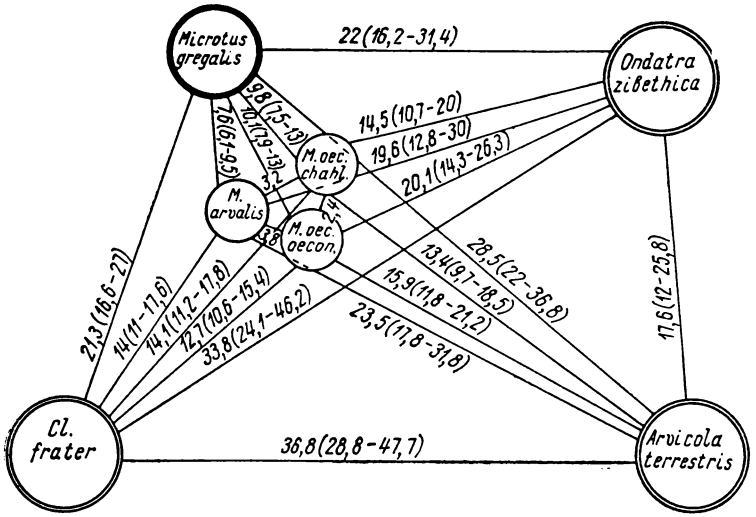


Рис. 2. Иммунологические дистанции между некоторыми видами полевок четырех родов: *Microtus (M. arvalis, M. gregalis, M. oe. oeconomus, M. oe. chahlovi), Arvicola terrestris, Ondatra zibethica, Clethrionomys frater.*

если степень антигенной общности между сравниваемыми формами увеличивается, что согласуется и с выводами Д. Майнарди (Mainardi, 1962). Результаты исследований позволили выявить наряду с антигенной общностью близких видов и наличие специфических антигенов у каждой из них. Примечательно, что абсорбция всех антисывороток эритроцитами *M. gregalis* выделяет ее среди остальных *Microtus*. Узкочерепная полевка отличается более низким содержанием комплекса общих для *Microtus* антигенов и приближается по данным показателям к представителям другого рода.

Иммунологические отношения между полевками разных родов

Антигенные связи на уровне родов рассматривали на примере отношений между экономкой, водяной крысой и лесной тяньшанской полевкой. Все исследования с неабсорбированными антисыворотками показали, что эти формы полевок, независимо от их родственных связей, характеризуются наличием комплекса общих антигенов. Доказательством служат титры перекрестных гетерологичных реакций: во всех сочетаниях опытов они выражались величинами 1 : 128 — 1 : 1024. Общность комплекса антигенов у сравниваемых форм ясно выражена при сравнении результатов исследований *РГА* эритроцитов грызунов из

семейства Muridae (лесная мышь, серая крыса). Реакции по сывороткам против полевок в этих опытах не превышали титров 1 : 8 — 1 : 16. Антигенная видоспецифичность полевок, как правило, выражена отчетливо. На это указывали титры гомологичных реакций, которые в два-четыре и более раз превышали показатели гетерологичных реакций. Однако по титрам этих реакций не всегда удавалось дифференцировать представителей разных родов. Лишь использование усредненных титров позволило вскрыть некоторые связи между родами полевок. Так по сыворотке анти-*M. oe. oeconomus* устанавливалась общность антигенов водяной крысы с экономкой, тогда как с ондатрой и лесной тяньшанской полевками антигенные связи у нее выражены слабее (см. табл. 2). Это подтверждает и анализ данных по сыворотке анти-*M. oe chahlovi.*

Между тем анализ других сывороток (анти-*M. arvalis* и анти-*M. gregalis*) не позволил установить подобные связи. Различия между формами разных родов в этих опытах были выражены крайне слабо, что можно отметить и при анализе сывороток анти-*Ond. zibethica* и анти-*Cl. frater.*

Следовательно, опыты с неабсорбированными антисыворотками определяли антигенную обособленность каждой из сравниваемых форм (гомологичные реакции), что же касается гетерологичных реакций, то они установили лишь антигенную общность между всеми обследованными полевками. Для изучения межродовых отношений полевок по комплексу общих антигенов был использован метод абсорбции. Титры антител гомологичных реакций после истощения антисывороток гетерологичными антигенами в разных сочетаниях опыта снизились до 1 : 128 — 1 : 512, тогда как титры всех неабсорбированых антисывороток составили от 1 : 4096 до 1 : 32 768. Антигенные различия между полевками устанавливали по абсолютным величинам титров в гетерологичных реакциях. После истощения сыворотки анти-*M. oe. oeconomus* клетками крови любой формы полевок выявлялась большая антигенная общность с экономкой у водяной крысы, в два-четыре раза превышающая таковую у ондатры и лесной тяньшанской полевки. С другой стороны, при анализе данных реакций с сывороткой анти-*Arv. terrestris* после абсорбции ее эритроцитами всех использованных видов более высокая степень антигенной общности водяной крысы и экономки не подтвердилась. Напротив, устанавливались более тесные антигенные связи водяной крысы с ондатрой. С уверенностью можно говорить об антигенной отдаленности представителей надрода *Fibrini* от *Microtus*, что заметно в сыворотке анти-*M. oe. oeconomus* по остатку антител после абсорбции клетками крови *Ond. zibethica* и *Cl. frater* и в сыворотке анти-*Ond. zibethica* — остаток антител после абсорбции эритроцитами лесной тяньшанской полевки равнялся 1 : 128, а эритроцитами экономки — 1 : 512.

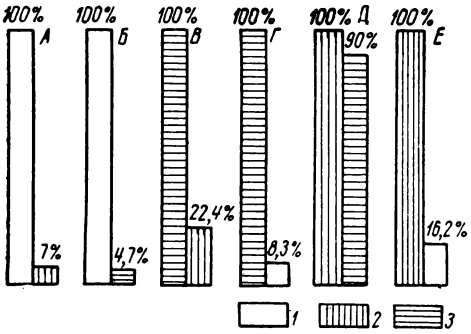


Рис. 3. Антигенные связи между полевкой-экономкой, водяной крысой и ондатрой, вычисленные по сывороткам против эритроцитов этих полевок.

А—Е — по антисывороткам: *А* — *M. oeconomus*, абсорбированной водяной крысой; *Б* — *M. oeconomus*, абсорбированной ондатрой; *В* — *Arv. terrestris*, абсорбированной полевкой-экономкой; *Г* — *Arv. terrestris*, абсорбированной ондатрой; *Д* — *Ond. zibethica*, абсорбированной полевкой-экономкой; *Е* — *Ond. zibethica*, абсорбированной эритроцитами водяной крысы.
1 — *M. oeconomus*, *2* — *Ond. zibethica*, *3* — *Arv. terrestris*.

Антигенные отношения полевок анализировали и в опытах по Д. Н. Талиеву (1941). При этом сравнивали титры гомологичной и гетерологичной реакций после истощения антисывороток эритроцитами наиболее отдаленной формы полевок, как и клетками крови каждой из сравниваемых форм. Анализ показал, что почти во всех сочетаниях опыта установлены значительные различия между экономкой, водяной крысой и ондатрой. Довольно низкий уровень общих антигенов и значительная антигенная специфичность каждой из них (рис. 3) позволяют предполагать примерно равную степень антигенной обособленности каждой из этих форм по отношению к другой. Однако в некоторых случаях наблюдалось совпадение титров гомологичной и гетерологичной реакций. Так, при абсорбции сыворотки анти- *Ond. zibethica* эритроцитами полевки-экономки титры реакций с эритроцитами у ондатры и водяной крысы совпали. При абсорбции же этой антисыворотки эритроцитами водяной крысы антигенная обособленность ондатры была четко выражена (см. рис. 3).

Антигенные отношения этих полевок подтверждаются и иммунологическими дистанциями. На рис. 2 дистанции, связывающие экономку, водяную крысу и ондатру, представлены в виде равностороннего треугольника, что подтверждает равную степень их антигенной общности. Поскольку дистанции вычисляются лишь по титрам неабсорбированных антисывороток, они не полностью вскрывают антигенную специфику межродовых связей.

Так, наибольшие дистанции видны между лесной тяньшанской полевкой в отношении ондатры и водяной крысы. Однако опыты абсорбции вскрывают большую антигенную общность между корнезубами (ондатра — лесная тяньшанская полевка). Относительно меньшие дистанции заметны между лесной тяньшанской и серыми полевками, тогда как абсорбция указывает на более ослабленные антигенные связи этих видов, относящихся к надродам *Fibrini* и *Microti*.

Таким образом, сопоставление дистанций с данными абсорбции указывает в ряде случаев на последнюю как на более чувствительный метод, дополняющий данные, полученные с неабсорбированными антисыворотками.

Естественные гемагглютинины крови полевок

Изучали наличие в крови полевок полных естественных изо- и гетерологичных антител. Для этого свежие сыворотки, а также цитратную плазму испытывали в *РГА* с эритроцитами полевок своего вида и других, а также с эритроцитами мышей. Реакцию ставили по общепринятой методике с учетом разведения плазмы. Обследована кровь следующих видов полевок: экономки — 25 зверьков, обыкновенной — 44, узкочерепной — 21, лесной тяньшанской — 75, водяной крысы — 42, ондатры — 24. Определяли наличие естественных антител и в сыворотках кроликов.

Опытами установлено, что плазма серых и лесной тяньшанской полевок не содержит естественных гемагглютининов, а следовательно, у этой группы полевок не выявляется изосерологическая дифференциация. В этом отношении можно обнаружить их сходство с мышами и мышевидными хомячками (Rasmussen, 1961; Amos, 1962). Сыворотки и плазмы ондатры и водяной крысы содержат гемагглютинины к эритроцитам зверьков своего вида, следовательно, они дифференцированы изосерологически подобно большинству видов млекопитающих. У серых и лесной тяньшанской полевок не выявлено и гемагглютининов к эритроцитарным антигенам всех сравниваемых видов подсемейства полевок. Гетерологичные антитела обнаружены у них лишь к эритроцитарным антигенам мышей. Среди обследованных видов заметно выделяются ондатра и водяная крыса. Эти полевки содержали гетерологичные антитела к эритроцитам всех сравниваемых полевок данного подсемейства, как и к клеткам крови мышей. Сыворотки водяной крысы содержали гемагглютинины лишь к большинству обследованных видов полевок и к эритроцитам всех без исключения мышей. В частности, сыворотка водяной крысы не содержала гемагглютинирующих антител к эритроцитарным антигенам полевок-экономок и в редких случаях в ней обнаруживались гемагглютинины к эритроцитам обыкновенной и узкочерепной полевок. Небольшое количество обследованных зверьков в этой серии опытов не дает оснований утверждать о полном отсутствии в крови водяной крысы антител к полевкам-экономкам. На отрицательные результаты изосерологических и межвидовых гетерологичных реакций, по-видимому, не оказала влияния сравнительная однородность зверьков из вивария института (экономка, узкочерепная, лесная тяньшанская полевки). Аналогичные данные были

получены при исследовании географически изолированных форм экономки, обыкновенной полевки, отловленных в природе. Опыты дали основания для следующих выводов:

1. Естественные гетерогемагглютинины у всех обследованных полевок обнаруживаются к эритроцитам всех видов мышей.

2. У обследованных видов серых и лесной тяньшанской полевок не выявлено изосерологической дифференциации по группе полных естественных гемагглютининов, не обнаружено у них гетерогемагглютининов и к эритроцитам полевок данного подсемейства.

3. У ондатры и водяной крысы выявлена изосерологическая дифференциация. Между ондатрой и водяной крысой обнаружены различия по содержанию гетерогемагглютининов к эритроцитарным антигенам видов внутри подсемейства полевок.

4. Титры полных антител у водяной крысы и ондатры к эритроцитам зверьков своего подсемейства и к зверькам другого семейства (*Muridae*) были низкими.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Иммунологические отношения полевок мы будем обсуждать по вычисленным дистанциям и по результатам абсорбционных опытов. Анализ их (см. рис. 2) показал следующее: а) иммунологические дистанции между отдельными формами полевок внутри рода *Microtus* неравнозначны; б) между близкими видами (экономка — обыкновенная полевка) они могут быть соизмеримы с дистанцией между подвидами экономки; в) между некоторыми видами рода *Microtus* (узкочерепная полевка — экономка, узкочерепная полевка — обыкновенная полевка) дистанции могут быть соизмеримы с дистанциями между предельно отдаленными в систематическом отношении видами разных родов (*Microtus — Clethrionomys*); г) дистанции не выражают удаленности полевок одного рода от другого, а скорее, дают представление о том, насколько вид одного рода отдален от конкретного вида другого; д) между отдельными родами полевок они широко варьируют; е) дистанции между полевками филогенетически близких родов (*Microtus — Arvicola*) соизмеримы с таковыми между филогенетически предельно отдаленными родами (*Microtus — Ondatra*, *Arvicola — Ondatra*).

В соответствии с данными ряда авторов (Огнев, 1949; Kretzoi, 1958; Janossy, 1961; Громов, 1963, 1967; Chalinae, 1966), филогенетические связи полевок представлены на схеме (см. рис. 4). Мы сравнивали эти наметившиеся связи внутри данной группы полевок с их антигенными взаимоотношениями. Наши исследования показывают, что филогенетически более молодые формы полевок, объединяемые в надрод *Microti* (серые полевки, водяная крыса), содержат определенный комплекс эритроцитарных антигенов, общий с филогенетически более древними — ондат-

рой, лесной тяньшанской полевкой. Опытом убедительно доказывается наследование выявленных антигенных структур от общего предка всех полевок. Характер стереофигуры свидетельствует в пользу предположения о происхождении полевок от общей предковой группы. Некоторые дистанции в ней изображают равносторонний треугольник, углы которого составляют экономка, водяная крыса, ондатра. Подобные отношения видов животных указывают на происхождение их именно от общего предка (*Mainardi,* 1962).

Абсорбционными опытами установлена примерно равная степень общности антигенов у этих видов.

Таким образом, интерпретация результатов методом иммунологических дистанций и абсорбционные данные подтверждают палеонтологические материалы о происхождении данных форм полевок от общей предковой группы примитивных полевкообразных зверьков.

По палеонтологическим материалам (Chalinae, 1966), предком *Microtus* считается раннеантропогеновая полевка (*Allophajomys pliocenicus*), эволюционное развитие которой дает одну из молодых ветвей филогенетического древа *Microtinae.*

Исследования с неабсорбированными и абсорбированными антисыворотками вскрыли значительную общность между видами серых полевок. Исходя из этих данных, мы считаем возможным допустить, что в фигуре дистанции между обыкновенной, темной полевками и экономкой образуют форму равностороннего треугольника, хотя эти данные получены лишь в гетерологических реакциях. Этот треугольник отражает большую антигенную общность видов *Microtus* в сравнении с видами разных родов. Действительно, дистанции между близкими видами значительно сокращены, что и указывает на увеличение степени антигенной общности между сравниваемыми формами (Mainardi, 1963). Общий комплекс антигенов для серых полевок и подсемейства Microtinae в целом (т. е. между формами разных родов), по-видимому, можно рассматривать как унаследованный не только от очень отдаленного, но и филогенетически более близкого для них предка. В этом плане наши данные подтверждают существующие представления о филогении *Microtus*, согласно которым серые полевки происходят от самостоятельной филогенетической ветви. Палеонтологические данные указывают на одновременную дивергенцию экономки, обыкновенной и узкочерепной полевок (рис. 4). Наши исследования позволяют высказать предположение о более раннем обособлении узкочерепной полевки. Меньший комплекс общих антигенов у *M. gregalis* с обследованными серыми полевками и ее большая специфичность определяются более значительным временем самостоятельного развития.

Полученные данные об ослабленных антигенных связях между видами разных родов (ондатра, лесная тяньшанская

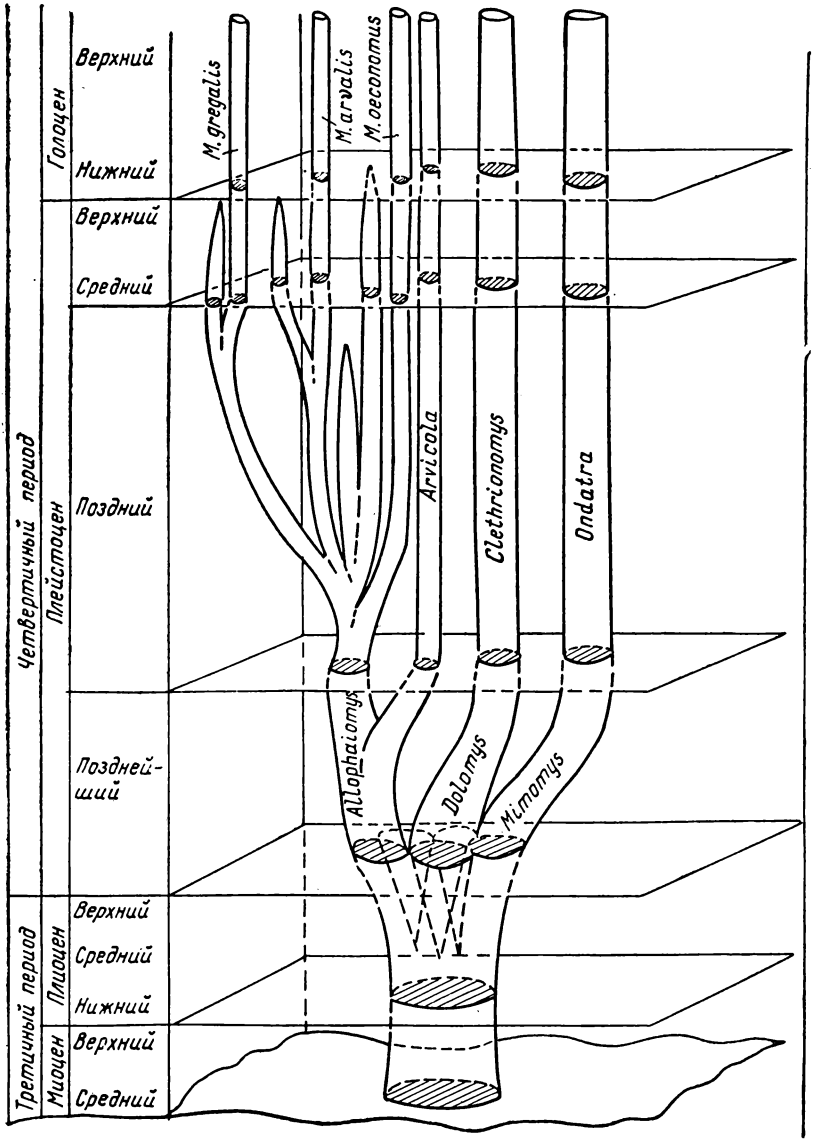


Рис. 4. Филогения некоторых форм Microtinae.

и серые полевки) хорошо согласуются с представлениями о том, что филогенетические ветви этих микротин (а именно: *Mimomys*, *Dolomys*, *Allophajomys*) ответвились от общей предковой группы значительно раньше, чем виды *Microtus*. Работами П. А. Моуди и Д. Майнарди (Moody, Doniger, 1956; Mainardi, 1962, 1963) показано, что иммунологические отношения могут отражать и время эволюционного развития. При сопоставлении иммунологических дистанций с палеонтологическими данными обследованных полевок складывается впечатление, что дистанции могут указывать не только на антигенную общность, но, возможно, и на относительное время самостоятельного развития данных форм. Так, дистанция между корнезубыми полевками (ондатра — лесная тяньшанская полевка) отражает, по-видимому, процесс самостоятельного развития этих форм, это может быть обусловлено ранней дивергенцией их от общей предковой группы микротин (см. рис. 4). У морфологически сходных видов серых полевок дистанции свидетельствуют о более поздней их дивергенции от соответствующей филогенетической ветви. Водяная крыса, предок которой обособился раньше видов *Microtus*, обнаруживает и меньшую степень антигенной общности с ними. В отношении дистанций, отражающих антигенные связи экономки, водяной крысы и ондатры, можно было ожидать большую иммунологическую удаленность от водяной крысы и экономки ондатры, как морфологически резко отличающейся от них и филогенетически более отдаленной. Дистанции этого не отражают.

Возможно, что иммунологические отношения в данном случае показывают особенности антигенной дифференциации, не связанной с морфологической дивергенцией этих форм. Это согласуется с результатами исследований, выполненных на сумчатых (Wemyss, 1953), хищных животных (Leone, Wiens, 1965) и птицах (Mainardi, 1957).

ВЫВОДЫ

1. Морфологически близкие виды одного рода (экономка, обыкновенная и темная полевки) близки и иммунологически. Морфологически отклоняющиеся виды в пределах рода (узкочерепная полевка) в этом отношении более специфичны.

2. Иммунологический метод может служить надежным критерием для выяснения филогенетических связей видов в пределах рода.

3. Сравнительное иммунологическое изучение антигенных отношений Microtus — Arvicola, Microtus — Ondatra и Clethrionomys показывает, что возможность данного метода в изучении межродовых связей в значительной мере ограничена.

4. В результате применения комплекса иммунологической методики удается выявить различия между видами несомненно

филогенетически близких родов Microtus — Arvicola. Это указывает на исключительные возможности данного метода при уточнении продолжительности самостоятельного развития сравниваемых форм.

5. Исследование южного и северного подвидов полевки-экономки указывает на иммунологическую специфичность данных внутривидовых форм, длительное время развивающихся в условиях изоляции. Развитие исследований в этом направлении может оказаться перспективным при решении вопросов о самостоятельности внутривидовых форм различных рангов.

6. Интерпретации иммунологических отношений по А. Бойдену и Д. Майнарди в целом согласуются и дополняют друг друга.

7. Иммунологические дистанции между полевками отражают их филогенетические связи, однако более детальный анализ необходимо подкреплять и абсорбционными опытами.

ЛИТЕРАТУРА

Аверкина Р. Ф., Андреева А. Г., Карташов Н. Н. Иммунологические особенности некоторых чистиковых птиц и их таксономическое значение. — Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 11.

Аврех В. А., Калабухов Н. И. Кровное родство горных и равнинных форм лесной мыши *(Apodemus silvaticus)* и других близких видов мышей. — Зоол. ж., 1937, т. 16, вып. 61.

Ашмарин Н. П., Воробьев В. В. Статистические методы в микробиологических исследованиях. М., «Медгиз», 1962.

Громов И. М. Млекопитающие фауны СССР. Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Громов И. М. Антропогеновая история современной фауны грызунов СССР. — Зоол. ж., 1967, т. 16, вып. 10.

Делевский Ю. П. О сочетаниях изоиммунных антител, возникающих у кроликов после гомотрансплантации крови. — Проблемы гематологии и переливания крови, 1960, № 6.

Ивани П., Томашкова М. О значении идентификации групп крови у кроликов. — Проблемы гематологии и переливания крови, 1960, № 7.

Ларина Н. И. Географическая изменчивость некоторых эколого-физиологических признаков лесных и желтогорлых мышей.— Тезисы докладов совещания по внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1964 (УФАН СССР).

Ларина Н. И., Денисова И. А. Применение серологических методов в исследованиях по систематике позвоночных животных. — Вопросы иннервации и регуляции функций организма. Изд-во Саратовского гос. ун-та, 1966.

Ларина Н. И., Кулькова А. В. К вопросу о кровном родстве близких видов и географически удаленных популяций мышей рода *Apodemus*. — Первое Всесоюзное совещание по экологической физиологии. Тезисы докладов, т. 1. Л., 1959.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. — Грызуны, т. 6, 7. М., Изд-во АН СССР, 1948.

Похиль Л. И. Эритроцитарные антигены карпа, белого амура и серебристого карася. — Труды Всесоюз. НИИ пруд.-рыб. хоз-ва, 1967, т. 15.

Строганов Н. С., Иевлева Е. С. Определение степени родства у рыб методом преципитации на агаре. — Зоол. ж., 1964, т. 13, вып. 2.

Сюзюмова Л. М. К изучению антигенных особенностей сывороточных белков двух подвидов полевки-экономки методом реакции преципитации в агаре. — Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1966, вып. 51.

Сюзюмова Л. М. О возможности использования реакции на трансплантат при изучении внутри- и межпопуляционной изменчивости млекопитающих. — Докл. АН СССР, 1967, т. 173, № 4.
Талиев Д. Н. Серологический анализ рас байкальского омуля. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, вып. 4.
Aizawa K., Kosaka H., Ajitsu K. Serological and Immunological studies on the Blood of Members of the Chiroptera.— Nippon Univ. J. Med., 1966, vol. 8, N 1.
Amos D. B. Isoantigenic red cells blood in Mice.— Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1962, vol. 197, N 1.
Boyden A. The precipitin reaction in the study of animals relationships.— Biol. Bull., 1926, vol. 50.
Chalinae J. Un example d'evolution chez Arvicolides (*Rodentia*). Les *Allophaimys — Pitimys — Microtus*.— C. r. Acad. Sci., 1966, vol. 263, N 7.
Freund J., Mc'Dermott K. Sensitizortion to Horse serum by Meous of Adjuvants.— Proc. Soc. exp. Biol., 1942, vol. 49, p. 548.
Erhardt A. Die Verwandschaftbestimungen mittels der Zoologie und ihr Wert für philogenetische Untersuchen.— Ergebnisse u. Fortschritte der Zoologie, 1929, N 7.
Friedenthal H. Weitere Versuche über die Reaktion auf Blutverwandtschaft.— Berl. Klin. Therap., Wochenschr., 1904, N 12.
Gasparski C. Studies of the antigenic factors of the blood of aurochs (*Bison bonasus*).— Ann. N.-Y., Acad. Sci., 1962, vol. 97, N 1.
Hicks R. Blood relationship within the order Rodentia. Sci., 1926, N 1781.
Irvin M. R. Immunogenetic studies species of relatioships in Columbidae.— J. Genetics, 1938, vol. 35, N 351.
Irvin M. R., Gumley D. R. Immunogenetic studies of species relation ships.— Amer. Natur., 1943, vol. 77, N 770.
Irvin M. R., Miller W. J. Interrelationships and evolutionary patters of cellular antigens in Columbidae.— Evol., 1961, N 15.
Janossy D. Entvicklung der Kleinsaugerfauna Europas in Pleistozän (*Insectivora, Rodentia, Lagomorpha*).— Z. Saugetierkunde, 1961, Bd. 26, N 1.
Kretzoi M. Dolomys and Ondatra.— Acta Geologica Hungarica, 1958, vol. 3, N 4.
Leone C. A., Wiens A. L. Comparative serology of Carnivores.— J. Mammol., 1956, vol. 37, N 1.
Moody P. A. Identification of Mice in the genus Peromyscus by red cells agglutination test.— J. Mammol., 1941, vol. 22.
Moody P. A., Doniger D. E. Serological light on porcupine relationships.— Evolution, 1956, vol. 10, N 1.
Moody P. A., Levinae P. A. Serologica investigation of rodent relationships.— Physiol. Zoology, 1939, vol. 12, N 4.
Mainardi D. Rapporti immunologici fra Streptopelia turtur, Str. risoria e Str. decaocto.— Bull. del Societa Ital. di biol. Sperimentale, 1957, vol. 33, N 6.
Mainardi D. Immunology and chromatography in taxonomic studies on gallinaceous birds.— Nature, 1958, vol. 182, N 4646.
Mainardi D. Immunological data on the phylogenetic relationships and taxonomic position of flamingoes (Phoenocopteridae).— Ibis, vol. 104, N 3.
Mainardi D. Immunological distances and phylogenetic relationship in birds.— Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr., 1963, vol. 2.
Nuttall G. H. F. Blood immunity and blood relationships.— Cambridg Univ. Press, 1904.
Ojaveer E. Some resultats of investigation on erythrocyte antigens of baltic herring — Изв. АН Эстонской ССР, биол., 1969, т. 18, № 1.
Palm J. Current status of blood groups in Rat.— Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1962, vol. 97, N 1.
Rasmussen D. I. Erythrocytic antigenic differences between individuals of the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*).— Genet Res., 1961, vol. 2.

Sasaki K. Serologische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhaltnisse unter einigen Wasserflugeln.— Jap. J. Zootechn. Sci., 1928, vol. 11.
Šebek Z. O pouziti immuitnich reakci v systematicke Zoologii. Vesmir., 1955, vol. 34, N 6.
Shaw D. H. Studies of the crythrocytic antigeni in species hibrids of Columbidae.— Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1962, vol. 97, N 1.
Uhlenhuth P. Eine Metode zur Unterscheidung der verschiedenen Blutarten im besonderen zum differenzialdiagnostische Nachweise von Menschenblut.— Deutsche med. Wochenschr., 1901, Bd 27, N 82.
Wemyss C. T. Apreliminary study of marsupial relationships as indicated by the precipitin test.— Zoologica (USA), 1953, vol. 38, N 4.
Wolfe H. R. Serological Relationships among Bovidae and Servidadae.— Zoologica (USA), 1939, vol. 24, N 1.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 86 Труды Института экологии растений и животных 1973

Л. А. ДОБРИНСКАЯ

ИММУНОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

В анализе популяционной структуры рыб определенное место занимают иммуногенетические исследования. Они не только вскрывают межвидовые различия, но и позволяют установить некоторые закономерности внутривидовой дифференциации отдельных стад и выявить их межпопуляционные связи, что особенно важно (Талиев, 1935, 1941, 1946; Ridgway, 1962; Sprague, Vrooman, 1962; Закс, Соколова, 1961; Алтухов, Апекин, 1963; Лиманский, 1966; Алтухов и др., 1964; Алтухов, 1969).

Использование иммунологических методов в ихтиологии основано на исследовании особенностей иммунологической реактивности рыб. Как известно, антигенные признаки у позвоночных животных используются в качестве генетических маркеров (Owen, 1960; Kallman, 1964). Естественно, что распространение этих исследований на пойкилотермных животных требовало определения чувствительности и специфичности проявления у них иммунологических реакций.

До недавнего времени господствовало представление об относительной иммунологической примитивности (менее резкая реакция на антигенные стимулы) холоднокровных животных (Skarzynska, 1925; Аветикян, 1956, 1959; Favour, 1958; Эпштейн и др., 1960; Papermaster и др., 1963; Лукьяненко, Сорокин, 1965; Лукьяненко, 1965, 1966).

Х. Флеминг (Flemming, 1958) и В. И. Тэц (1964) пришли к выводу, что рыбы неспособны продуцировать антитела в аквариумных условиях. Однако начиная с работ И. И. Мечникова и до современных авторов многочисленные исследования свидетельствуют о том, что пойкилотермные животные обладают иммунологической специфичностью реагировать на введение антигена.

В 1903 г. И. И. Мечников, иммунизируя золотых рыбок и карасей эритроцитами гуся, обнаружил, что оптимальная продукция антител наблюдается при температуре 18—19° С (Мечников, 1947). Его выводы о способности рыб (карп, угорь и др.) продуцировать антитела в ответ на антигенное раздражение

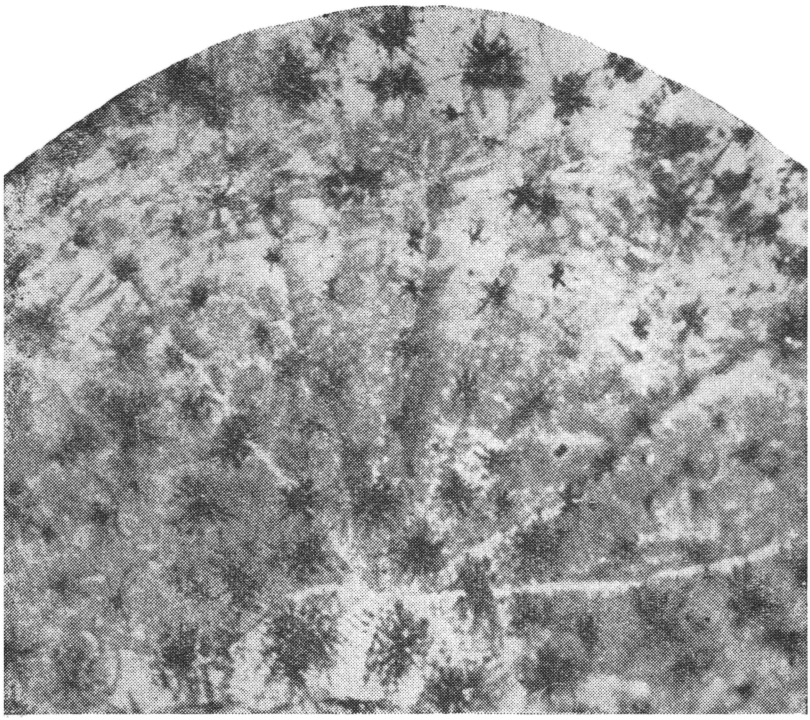


Рис. 1. Пигментные клетки-меланофоры до пересадки чешуи.

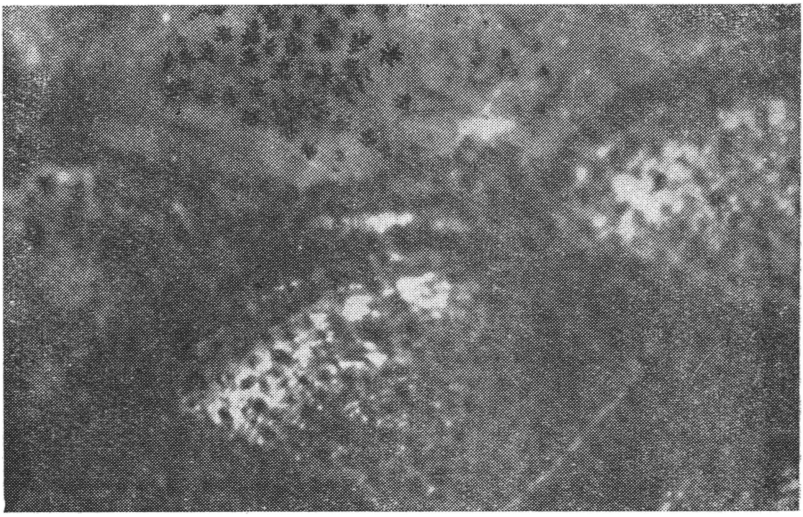


Рис. 2. Пигментные клетки на 5-й день после операции.

подтверждаются последующими исследованиями (Töth, 1932; Schäperclaus, 1938; Cushing, 1942; Гончаров, 1962, 1967).

В настоящее время установлено, что по интенсивности синтеза антител и длительности их сохранения рыбы не уступают млекопитающим и даже могут превосходить их (например, кроликов). При этом процесс образования антител у рыб зависит от температуры среды, физиологических особенностей отдельных видов и экологических условий обитания (Гончаров, 1967).

Так как все метаболические функции рыб, как и других пойкилотермных животных, находятся под прямым воздействием окружающей среды, то на проявление иммунореактивных свойств у рыб особое влияние оказывает температурный режим (Smith, 1940; Cushing, 1942; Hildemann, 1962; Ridgway, 1962). В оптимальных условиях иммунологические реакции у рыб развиты хорошо, так же, как и у наземных позвоночных (Hildemann, Haas 1960; Triplett, Barrymore, 1960; Goss, 1961; Hildemann, Cooper, 1963). Это оправдывает использование иммунологических методов для изучения генетических особенностей внутривидовой изменчивости и в ихтиологии.

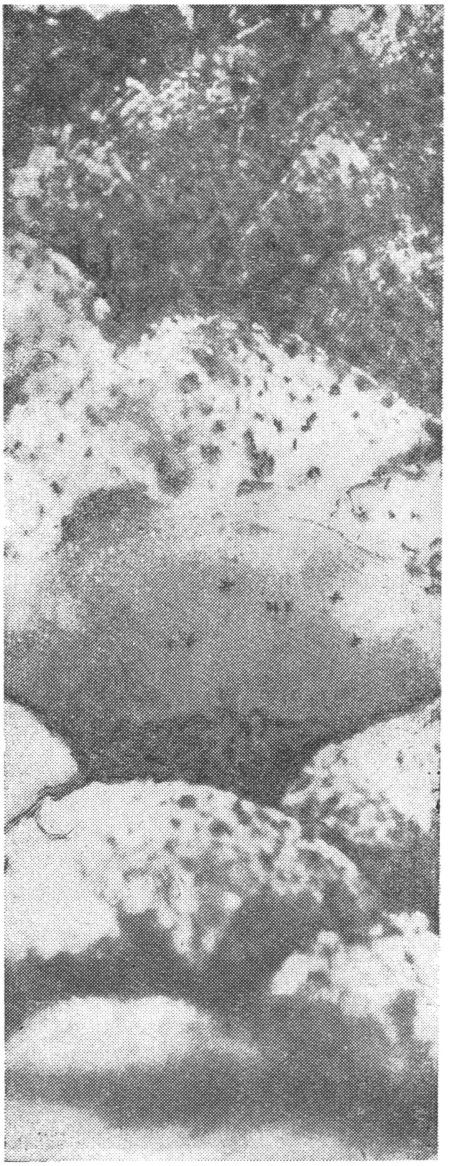


Рис. 3. Полное разрушение пигментных клеток.

Для решения ряда вопросов внутри- и межпопуляционной изменчивости рыб рекомендуется метод гомотрансплантации чешуи. Впервые его применил Мори (Mori, 1931). Дальнейшие

Таблица 1

Возраст и размер подопытных рыб

Вид рыб	Пол	Возраст, лет	Длина тела, *мм*	Вес тела, *г*
Золотой карась	Самцы	3+	103 (80—187)	22 (14—31)
	Самки	2+	73 (67—80)	12 (9—14)
	»	3+	109 (90—120)	24 (17—36)
Золотая рыбка	Самцы	2+	95 (65—183)	14 (11—18)
	Самки	1+	63 (60—67)	9 (6—12)
	»	2+	68 (56—80)	10 (6—13)

исследования определили некоторые индивидуальные различия в реакции на трансплантат чешуи (Sauter, 1934; Nardi, 1935). Наиболее детально этот метод на рыбах был разработан и широко применен в исследованиях Хильдемана, Овена, Хааса (Hildemann, 1956, 1957, 1958; Hildemann, Owen, 1956; Hildemann, Haas, 1960), которые пришли к выводу, что иммунологические реакции рыб хорошо развиты, скорость их зависит от условий, а отторжение трансплантата может проходить быстрее, чем у наземных позвоночных.

Эти исследования открыли возможность использования реакции на гомотрансплантат для выявления различий между популяциями в процессе внутривидовой дифференцировки по антигенам тканевой несовместимости.

Таблица 2

Реакция на гомотрансплантат у барбусов и обыкновенного карася

Вид рыб	Температура воды, °С	Колич. экз.	Средняя продолжительность выживания чешуи, дни	Доверительный интервал	Крайние пределы, дни	Повторные пересадки, дни
Барбус суматранский	21	26	9,3±0,9	8,4—10,4	9—12	4—7
То же, конхониус	20	18	13,8±1,2	12,6—15,0	12—18	6—8
Карась ярославский .	22	18	7,3±0,4	6,9—7,7	4—9	4—6
калиновский .	21	18	14,1±1,0	13,1—15,1	11—18	6—10
камышинский	20	26	10,3±0,8	9,5—11,1	9—16	5—9

Таблица 3

Реакция на гомотрансплантат между различными популяциями обыкновенного карася

Донор	Реципиент	Температура воды, ° С	Колич. экз.	Средняя продолжительность выживания чешуи, дни	Доверительный интервал	Крайние пределы, дни	Относительная величина и значимость различий	Повторные пересадки, дни
Камышинская	Ярославская	21—22	9	4,9±0,4	4,5—5,3	4—6	1,26	3—7
Ярославская	Камышинская		10	6,2±0,5	5,7—6,7	6—8	(1,12—1,41) 1,12	
Калиновская	Ярославская	23	8	4,7±1,1	3,6—6,0	4—8	1,34	3—6
Ярославская	Калиновская		8	6,3±0,9	5,4—7,3	6—9	(1,0—1,8) 1,33	
Камышинская	Калиновская	21—22	11	7,4±0,7	6,7—8,1	7—10	1,1 (0,95—1,27)	3—8
Калиновская	Камышинская		11	6,7±0,8	5,9—7,5	5—10	1,15	

Нами проведены опыты на различных популяциях золотого (обыкновенного) и серебряного карасей — *Carassius carassius* L., *C. auratus gibelio* (Bloch.) — из водоемов Свердловской, Курганской, Ярославской и Новосибирской областей, золотой рыбки (*Carassius auratus*), пунтиуса (барбуса) суматранского (*Puntins tetrazona tetrazona*), пунтиуса (барбуса) огненного (*P. conchonius*).

Было использовано 263 экз. названных видов. Подбор видов определялся их хорошей приживаемостью к условиям аквариума и тем, что они удобны для опытов, так как имеют развитую чешую. Основным критерием жизнеспособности пересаженной чешуи у этих видов является наличие в ней пигментных клеток-

Таблица 4

Реакция на гетеротрансплантат между серебряным и золотым карасем

Донор	Реципиент	Температура воды, ° С	Колич. экз.	Средняя продолжительность выживаемости чешуи, дни	Доверительный интервал	Крайние пределы, дни	Повторные пересадки, дни
Золотой	Серебряный	20	10	7,8±1,1	6,7—9,0	6—11	4—6
Серебряный	Золотой	20	12	9,0±0,7	8,2—9,7	8—14	5—7

Таблица 5

Реакция на гетеротрансплантат между различными популяциями обыкновенного карася и золотой рыбки

Донор	Реципиент	Температура воды, °С	Колич. экз.	Средняя продолжительность выживания чешуи, дни	Доверительный интервал	Крайние пределы, дни	Относительная величина и значимость различий	Повторные пересадки, дни
Карась калиновский	Золотая рыбка . . .	21—23	16	6,1±0,9	5,3—7,0	6—8	1,33	4—6
ярославский	То же	20—24	5	5,6±1,6	4,0—7,2	4—8	1,08 (1,44—0,81)	3—4
камышинский	»	21—22	17	7,8±0,7	7,1 -8,5	6—12	1,30 1,39 (1,07—1,77) —	4—7
Золотая рыбка	Карась ярославский . . .	20—24	5	5,1±1,3	3,8—6,6	4—8	—	4—6
То же	камышинский . .	21—22	17	7,2±0,6	6—7,8	6—12	1,32 1,2 (1,58—09)	4—8
»	калиновский . . .	21—23	19	5,5±0,5	5,0—6,0	6—9	1,14 1,3 (1,4—1,1)	3—7

меланофоров, в которых содержатся гранулы меланина, реагирующие на физиологическое состояние рыбы (рис. 1—3).

Пересадка чешуи проводилась по методу Хильдемана (Hildemann, 1956, 1957, 1958). Особенности нашей методики более подробно описаны ранее (Добринская, 1967, 1968, 1969). До начала опыта рыбы содержались в условиях постоянной температуры (20—24° С) в течение недели или десяти дней. Трансплантация чешуи проводилась под микроскопом без анестезии. В процессе операции рыба фиксировалась на специально изготовленном станке. Каждый подопытный экземпляр получал чешую от своего донора — партнера по пересадке, и одновременно проводилась аутотрансплантация (обычно пересаживались чешуйки ниже боковой линии), которая служила контролем.

В опытах использовались особи в возрасте от 1 + до 3 + лет, (табл. 1). Оперированные особи ежедневно осматривались, реакция считалась законченной с разрушением последнего меланофора.

Об иммунологической природе реакции свидетельствует ускоренное отторжение вторично пересаженной чешуи. Повтор-

ные пересадки проводились на 10—15-й день после гибели первичных трансплантатов (табл. 2—5).

Так как по внешним признакам у карасей и золотых рыбок пол трудно различим, то после окончания опыта рыбы вскрывались. Все полученные данные статистически обрабатывались. Среднее время выживания трансплантата определялось методом пробит-анализа с применением номограмм Литчфильда (Беленький, 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При изучении межпопуляционных и межвидовых различий прежде всего необходимо было выявить индивидуальную изменчивость реакции на трансплантат отдельных групп рыб. Исследования показали, что у золотого карася при температуре воды 20—22° отторжение гомотрансплантата проходит в течение 4—18 дней (см. табл. 2). Широкий диапазон внутривидовых различий реакции тканевой несовместимости в относительно стабильных условиях опыта указывает на внутривидовое генетическое разнообразие.

Важно отметить, что скорость отторжения пересаженной чешуи в пределах отдельных популяций оказалась неодинаковой: у ярославской популяции трансплантат отторгался в среднем на 7,3 (4—9) день, тогда как у калиновской на 14,1 (11—19) день, а камышинской — на 10,3 (9—16) день (см. табл. 2). Пределы колебаний сроков отторжения гомопластической чешуи в каждой популяции обусловлены антигенными свойствами особей.

Четко выраженная иммунологическая реакция у особей ярославской популяции свидетельствует о большей генетической разнородности ее по сравнению с другими обследованными популяциями.

При выявлении генетического разнообразия рыб из природных водоемов (караси) и аквариумных (барбусы) видов четких различий в пределах индивидуальных колебаний выживаемости гомологичной чешуи не отмечено. Примером могут служить сроки отторжения трансплантата у огненного барбуса (в среднем 13,8 дня) и калиновской популяции золотого карася (14,1 дня; см. табл. 2). Таким образом, при внутрипопуляционных пересадках чешуи установлено высокое разнообразие тканевой несовместимости как у рыб, взятых из природных водоемов, так и у аквариумных. Межпопуляционные исследования проводились в те же сроки на рыбах из природных водоемов.

Выявлено, что продолжительность выживания трансплантата при пересадках между особями различных популяций золотого карася составляет 4,7—7,4 (крайние пределы 4—10 дней; см. табл. 3). Отторжение чешуи при межпопуляционных пере-

садках проходило интенсивнее, чем при гомотрансплантации внутри популяции, 7,3—14,1 (4—18) дней.

Обращают на себя внимание различия в характере совместимости тканей между представителями разных популяций. При пересадке чешуи между особями популяций, географически более отдаленных — ярославская ⇄ калиновская и ярославская ⇄ камышинская — получены статистически значимые различия. Различия в сроках отторжения трансплантата между особями сравнительно близко расположенных популяций недостоверны, что может свидетельствовать об определенных различиях тканевой несовместимости в зависимости от степени географической изоляции. Однако для оценки этого явления необходимо было провести анализ результатов, полученных во всей совокупности опытов.

Для особей ярославской популяции характерны наиболее высокие показатели тканевой несовместимости (4—8 дней) с рыбами камышинской и калиновской популяций.

Учитывая интенсивность отторжения трансплантата у рыб ярославской популяции в обеих группах опытов (внутри- и межпопуляционные пересадки), можно было бы оценить это явление как результат более высокой иммунологической реактивности ее представителей. Однако это предположение исключается результатами перекрестных пересадок между рыбами камышинской и калиновской популяций. Они отторгают гомопластическую чешую ярославских рыб в более короткий срок, чем при пересадках между особями камышинской ⇄ калиновской популяций (см. табл. 3), что указывает на более высокую чужеродность тканевых антигенов ярославских рыб. В этом плане представляет интерес определение степени чужеродности тканей при межвидовых пересадках. Для большей контрастности были обследованы две пары видов золотого и серебряного карасей, а также золотой карась и золотая рыбка.

Среднее время выживания чешуи при пересадках серебряный ⇄ золотой карась 7,8—9 дней, крайние пределы 6—14 дней (см. табл. 4). Примечательна высокая неоднородность реакции рыб на трансплантат чешуи особей других видов. Так, крайние пределы выживания гетерологичной чешуи до 12—14 дней совпадают или в отдельных случаях превышают срок жизни гомотрансплантатов.

При межвидовых пересадках чешуи от золотого карася к золотой рыбке отторжение проходило еще интенсивнее — за 5,6—7,8 дня, а от золотой рыбки к золотому карасю — за 5,1—7,2 дня (см. табл. 5).

Реакция во всех сочетаниях аквариумного вида и популяций золотого карася проходила ускоренно, в среднем в течение 5—6 дней. Таким образом, межпопуляционных различий при гетеротрансплантации между золотой рыбкой и особями отдельных популяций золотого карася не отмечалось.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Использование иммунологических показателей для изучения внутривидовой изменчивости основано на том, что антигенные свойства относятся к качественным признакам и находятся под непосредственным генным контролем.

Метод гомотрансплантации у рыб был применен для определения генетического родства различных линий и «естественно» инбредных популяций пецилий — *Platyfish* (Kallman, Gordon, 1958; Kallman, 1960, 1964; Kallman, Harrington, 1964). Трансплантационный тест оказался чувствительным индикатором генетических различий отдельных популяций *Xiphophorus couchianus*. Так, при температуре воды 24—29° С отторжение трансплантата внутри популяции проходило в течение 1—12 недель, тогда как при пересадках между особями этих популяций трансплантат отторгался ускоренно за 5—12 дней (Kallman, 1964).

Реакцию на гомотрансплантат для определения межпопуляционных различий у амфибий и наземных позвоночных использовали Хильдеман и Хаас (Hidemann, Haas, 1961), Е. А. Зотиков (1958) и Л. М. Сюзюмова (1967, 1968).

Результаты наших опытов подтвердили возможность использования метода гомотрансплантации у рыб для выяснения некоторых вопросов внутривидовой и межвидовой дифференциации. Установлено, что высокое антигенное разнообразие характерно для любой группы рыб (природные популяции и аквариумные виды). Это указывает на высокую степень внутрипопуляционной генетической разнородности. Однако у отдельных популяций отмечаются отличия в степени проявления этой разнородности при пересадке между рыбами одной популяции.

Исходя из работы Кальмана (Kallman, 1964), надо полагать, что степень генетической гомогенности изученных популяций определяется продолжительностью изоляции и численностью. Внутривидовая дифференциация на уровне популяций по проявлению свойств тканевой совместимости выражена четко. Она отражает генетические различия между генофондом отдельных популяций. Примечательно, что у рыб изоляция даже близко расположенных популяций не вызывает сомнений, вероятно, степень территориального разобщения оказывает определенное влияние на свойства тканевой совместимости. Проявление чужеродности тканей при межпопуляционных пересадках в данном случае во многом зависит от экологических и физиологических особенностей популяций. Не исключена возможность, что они и определяют те исключительные случаи совместимости тканей между рыбами разных видов, которые были отмечены нами при пересадках между особями золотого и серебряного карасей. Действительно, в отличие от млекопитающих, совме-

стимость тканей рыб разных видов может оказаться в отдельных случаях более высокой, чем между особями из разных и даже одной популяции.

ВЫВОДЫ

1. При температуре воды 20—24° сроки отторжения гомологичной чешуи у разных видов и популяций различны.

2. Использование реакции на гомотрансплантат дает возможность выявить у рыб внутривидовое антигенное разнообразие.

3. Ярославская популяция обыкновенного карася по сравнению с камышинской и калиновской того же вида более разнородна. Об этом же свидетельствует и межпопуляционная трансплантация (ярославские рыбы отторгают гомотрансплантат от особей калиновской и камышинской популяций в более короткий период).

4. При межпопуляционных пересадках средняя продолжительность выживания чешуи колеблется от 4,7 до 7,4 (в пределах четырех-десяти дней).

5. Межвидовые различия рыб по группе тканевых ангигенов выражены менее четко. В отличие от млекопитающих отмечено высокое разнообразие в реакции на гетеротрансплантат. Максимальные сроки жизни гетеротрансплантата могут достигать 12—14 дней.

6. Диапазон генетически обусловленного индивидуального разнообразия в комплексе трансплантационных антигенов у рыб позволяет полагать, что изменчивость тканевого биосинтеза между особями разных популяций может перекрывать межвидовые различия.

ЛИТЕРАТУРА

Аветикян Б. Г. Об иммунологической реакции рыб. — Труды совещания по физиологии рыб. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Аветикян Б. Г. Судьба чужеродного антигена в организме рыб.— Экспериментальная и клиническая иммунология. Л., 1959 (ИЭМ).

Алтухов Ю. П. Об иммунологическом подходе и проблеме внутривидовой дифференциации у рыб. — Успехи современной генетики. М., «Наука», 1969.

Алтухов Ю. П., Апекин В. С. Анализ родственных взаимоотношений «крупной» и «мелкой» ставрид Черного моря при помощи реакции кольцепреципации.— Вопросы ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1.

Алтухов Ю. П., Апекин В. С. Лиманский В. В. Основные принципы исследования внутри- и межвидовой дифференцировки у рыб серологическими методами. — Труды Аз.-Чер. НИРО, 1964, вып. 22.

Беленький. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л., «Медицина», 1963.

Гончаров Г. Д. Иммунологическая реактивность у рыб. — Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 1962, № 12.

Гончаров Г. Д. Изучение механизма иммунитета рыб к инфекции. — Обмен веществ и биохимия рыб. М., «Наука», 1967.

Добринская Л. А. Разработка методов исследования начальных этапов дивергенции популяций рыб (трансплантационные эксперименты). Сообщение 1. Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных УФАН СССР, 1967, вып. 1. Сообщение 2. — 1968, вып. 2. Сообщение 3. — 1969, вып. 3.
Зотиков Е. А. О специфичности гуморальных факторов трансплантационного иммунитета. — Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1958, т. 46, № 11.
Лиманский В. В. Серологический анализ внутривидовой дифференцировки ставрид и анчоусов южных морей.— Тезисы докладов Всесоюзного совещания по экологической физиологии рыб. М., «Наука», 1966.
Лукьяненко В. И. Об иммунологической функции рыб — Вопросы гидробиологии. М., «Наука», 1965.
Лукьяненко В. И. Об особенностях антителообразовательной функции рыб. — Биология, 1966, № 2.
Лукьяненко В. И., Сорокин Ю. И. Скорость поступления и распределения антигена в тканях рыб. — Докл. АН СССР, 1965, т. 161, № 5.
Мечников И. И. Невосприимчивость в инфекционных болезнях. Изд. 2. М., «Медгиз», 1947.
Сюзюмова Л. М. О возможности использования реакции на трансплантат при изучении внутри- и межпопуляционной изменчивости млекопитающих. — Докл. АН СССР, 1967, т. 173, № 4.
Сюзюмова Л. М. К вопросу о генетическом разнообразии близкородственных групп животных (по данным реакции на гомотрансплантат). — Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных УФАН СССР, 1968, вып. 2.
Талиев Д. Н. К познанию реакции гемоагглютинации у рыб.— Труды Байкальской лимнологической станции, 1935, № 1.
Талиев Д. Н. Серологический анализ рас байкальского омуля. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1961, т. 6, № 4.
Талиев Д. Н. Серологический анализ некоторых диких и культурных форм сазана. — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1946, т. 8, № 1.
Тэц В. И. Некоторые особенности иммунологической реактивности рыб. — Докл. АН СССР, 1964, т. 159, № 1.
Эпштейн Я. А., Аветикян Б. Г., Лавровская Н. Ф. Биохимические сдвиги в организме карпа, вызванные введением антигенов.— Биохимия, 1960, т. 25, № 3.
Cushing J. E. Ann effect of temperature upon antibody — production in fish.— Jmmunol., 1942, vol. 45, N 2.
Favour C. P. Comparative immunology and the phylogeny of homotransplantation.— Ann N.-Y. Acad. Sci., 1958, N 73.
Flemming H. Untersuchungen über die Bluteiweiss körper gesunder und banchwassersuchtskranker.— Karpfen. Zeit., f. Fischerei, 1958, vol. 7, N 1, 2.
Godrich H. B., Nichols R. Scale transplantation in the goldfish, Carassius auratus.— Biol. Bull., 1933, vol. 65.
Goss R. J. Metabolic antagonists and prolonged survival of scale homografts in Fundulus heteroclitus.— Biol. Bull., 1961, vol. 121.
Hildemann W. H. Scale transplantation in goldfish (*Carassius auratus*).— Transpl. Bull., 1956, vol. 3.
Hildemann W. H. Early onset of the homograft reaction.— Transpl. Bull., 1957, vol. 3.
Hildemann W. H. Tissue Transplantation Jmmuniti in Goldfish.— Immun., 1958, vol. 46.
Hildemann W. H. Jmmunogenetic studies of poikilothermic animals the Americ.— Natur., 1962, vol. 96, N 889.
Hildemann W. H., Cooper E. L. Immunogenesis of homograft reachion in fisch and amphibians.— Federation Proceedings., 1963, vol. 22, N 4.
Hildemann W. H., Haas R. Comparative studies of homotransplantation in fishes.— J. of Cellular Comp physiol., 1960, vol. 55, N 3.
Hildemann W. H., Haas R. Histocompatibility genetics of bullfrog populations.— Evolution, 1961, N 3.

Hildemann W. H., Owen R. D. Histocompatibilitiy genetics of scale transplantation.— Transpl. Bull., 1956, vol. 4.
Kallman K. D., Gordon M. Genetics of fin transplantation in xiphophorin fishes.— Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1958, vol. 73.
Kallman K. D. Dosage and additive effects of histocompatibility genes in the teleost Xiphophorus maculatus.— Ann. N.-Y. Acad. Sci, 1960, vol. 87.
Kallman K. D. Ginogenesis in the teleost Mollienesia formosa (Girard) with a discussion of the detection of parthenogenesis in vertebraten by tissue transplantation.— J. Genet., 1962, vol. 58.
Kallman K. D. Genetics of tissue transplantations.— Copeia, 1964, N 3.
Kallman K. D., Harrington R. W. Evidence for the existence of homozygous clones in the self-fertilizing hermaphroditic teleost Rivulus marmoratus (Poly).— Biol. Bull., 1964, vol. 126.
Mori V. On the transplantation of ordinary scales into lateralline in the goldfish.— J. Fac. Sci. Jmp. Univ. Tokyo, 1931, vol. 2.
Nardi F. Das Verhalten der Schuppen erwachsener Fische bei Regenerations und Transplantationsversuchen.— Arch. Entwichlungsmech, 1935, vol. 133.
Owen K. D. Current Status of mammalian immunogenetics.— J. Cell Comp. phys., 1960, vol. 56, N 1.
Papermaster B. W., Condic R. M., Finstad I. K., Good R. A., Gabrielson A. E. Phylogenetic development of adaptive immunity.— Fed. Broc., 1963, vol. 22, N 4.
Ridgway G. I. Special immunological techniques for the study of marine populations.— Amer. Naturalist, 1962, vol. 96.
Sauter V. Regeneration und Transplantation bei erwachsenen Fischen.— Arch. Entwicklungsmech, 1934, vol. 132.
Schaperclaus W. Die Immuniseirung von Karpfen gegen Bauchwassersucht auf natürlichem und Künstlichem Wege.— Zeit. f., Fischerei, 1938, Bd 41.
Skarzynska M. Sur la correlation de la differentiation serologique, a vec la degre de development phylogenetique.— C. R. Soc. Biol., 1925, vol. 93.
Smith W. W. Production of anti-bacterial agglutinius by carp and trout at 10° C.— Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 1940, vol. 45.
Spraguel L. M., Vrooman A. M. A racial analisis of the Pacific sardine (*Sardinops caeralea*) based on studies of erythrocyte antigens.— Ann. N.-Y. Acad. Sci., 1962, vol. 91, N 1.
Töth L. Agglutination und Hämolyse bei Fischen.— Zeit. f., Immunitats, u. Exp. Therapie, 1932, Bd 75.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Вып. 86 Труды Института экологии растений и животных 1973

Н. А. ОВЧИННИКОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ГИБРИДИЗАЦИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЗАКАСПИЙСКОЙ ПОЛЕВОК

На огромном ареале Европы и значительной части Азии обыкновенная полевка образует 41 подвид (Башенина, 1966). Среди них имеются формы, о таксономическом ранге которых до сих пор нет единого мнения (оркнейская, закаспийская полевки). Изучение этих форм представляет большой интерес.

Нами проводилось сравнительное экспериментальное изучение обыкновенной (*Microtus arvalis transuralensis* Serebrenni kov) и закаспийской (*Microtus* (a) *transcaspicus* Satunin, 1905) полевок. Исследовались как экологические (скорость роста молодняка, плодовитость и т. д.), так и морфологические (вес и промеры тела, относительные размеры внутренних органов) показатели. Для определения степени репродуктивной изоляции сравниваемых форм проведена серия гибридологических экспериментов.

За два года было получено 153 помета от 36 самок обыкновенной полевки и 91 помет от 19 самок закаспийской полевки. Установлено, что скорость роста молодняка закаспийской полевки в 1,5—2 раза выше, чем обыкновенной (рис. 1). Разница в весе обнаруживается уже у новорожденных: средний вес новорожденных у закаспийской полевки — 2,8 *г*, обыкновенной — 1,9. Различия в скорости роста, хорошо заметные на ранних стадиях развития, значительно сглаживаются в старшем возрасте. Поэтому можно отметить существенную разницу в характере роста сравниваемых форм: у обыкновенной полевки при относительно более низкой скорости период роста продолжается дольше. Эти различия особенно хорошо заметны при сравнении веса животных в возрасте 1,5; 3 и 4 месяца. Средний вес полуторамесячной закаспийской полевки 34,6 *г*, обыкновенной — 21,9 *г*; к трем месяцам — соответственно, 46,0 и 28,8 *г*. Прирост веса за этот период для первой равен 32,6, для второй — 31,5%. Однако в течение следующего месяца жизни закаспийская полевка практически не увеличивает веса — 46,4 *г*, а обыкновенная к четырем месяцам весит 38,0 *г*, и прирост по отношению к весу тела в трехмесячном возрасте равен 32,0%. Таким образом, прирост

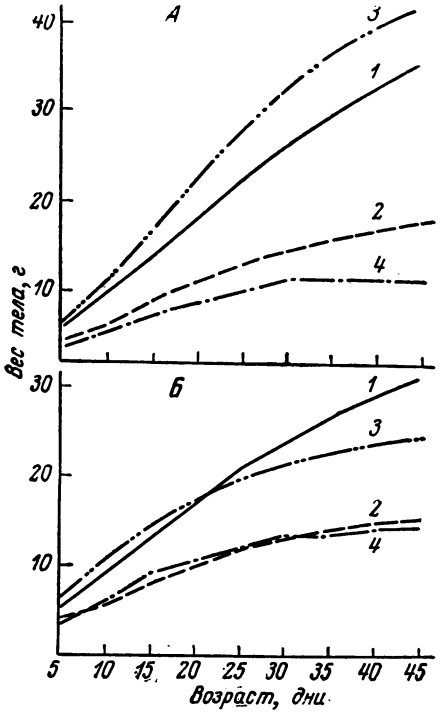


Рис. 1. Рост молодняка полевок.

А — самцы: *1* — закаспийская полевка ($n=116$); *2* — обыкновенная ($n=50$); *3* — гибриды (самка закаспийской×самец обыкновенной полевки; $n=16$); *4* — гибриды (самка обыкновенной×самец закаспийской полевки; $n=1$). *Б* — самки: *1* — закаспийская полевка ($n=84$); *2* — обыкновенная ($n=51$); *3* — гибриды (самка закаспийской×самец обыкновенной полевки; $n=16$); *4* — гибриды (самка обыкновенной×самец закаспийской полевки; $n=2$).

веса к четырем месяцам по отношению к весу в полуторамесячном возрасте у закаспийской полевки составил 34,0, у обыкновенной — 74,0%.

Вес взрослых самцов в течение года меняется (рис. 2): он резко увеличивается весной (март) и меньше осенью (сентябрь).

Плодовитость закаспийской полевки в течение всего года ниже плодовитости обыкновенной (табл. 1). Число детенышей в помете у первой 1—6 (в среднем 3,7), у второй 2—9 (в среднем 5,1). У обеих форм нет четко выраженной сезонной изменчивости плодовитости, однако максимальная плодовитость отмечена в июне, минимальная — в зимние месяцы.

Сравниваемые формы полевок хорошо отличаются по основным экстерьерным признакам. Для закаспийской полевки характерна большая длина тела, хвоста и ступни (табл. 2). Четко отличаются они и по некоторым интерьерным признакам. Наиболее резкие отличия отмечены нами по относительному весу сердца и особенно печени (табл. 3). Относительный вес сердца закаспийской полевки меньше, чем обыкновенной, вес печени намного больше. Так, относительный вес печени у самцов закаспийской полевки всех возрастных групп ($n=59$) 68,40—99,40 *мг/г*, а у обыкновенной полевки ($n=71$) 51,20—64,80 *мг/г*.

Обыкновенная полевка имеет довольно темную и менее насыщенную рыжими тонами окраску меха (белизна равна 4,40±±0,12, показатель оттенка 133,3±0,70). Окраска закаспийской полевки более светлая и с большим содержанием охристорыжих тонов (соответствующие показатели 5,40±0,11 и 136,4±±0,71). В пределах каждой группы окраска варьирует очень

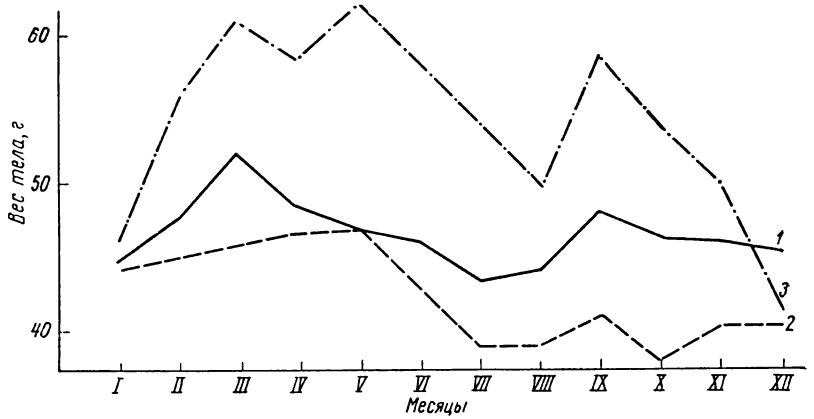


Рис. 2. Изменения веса самцов в течение года.

1 — закаспийская полевка; *2* — обыкновенная; *3* — гибриды (самка закаспийской×самец обыкновенной полевки).

сильно (рис. 3). У обыкновенной полевки белизна варьирует от 2,82 до 5,98, показатель оттенка — от 126,0 до 145,0; у закаспийской полевки, соответственно, от 3,58 до 7,76 и от 123,0 до 149,5.

Ряд зоологов, принимая во внимание крупные размеры тела, черепа и задней ступни, считают закаспийскую полевку самостоятельным видом (Виноградов и др., 1936; Громов и др., 1963;

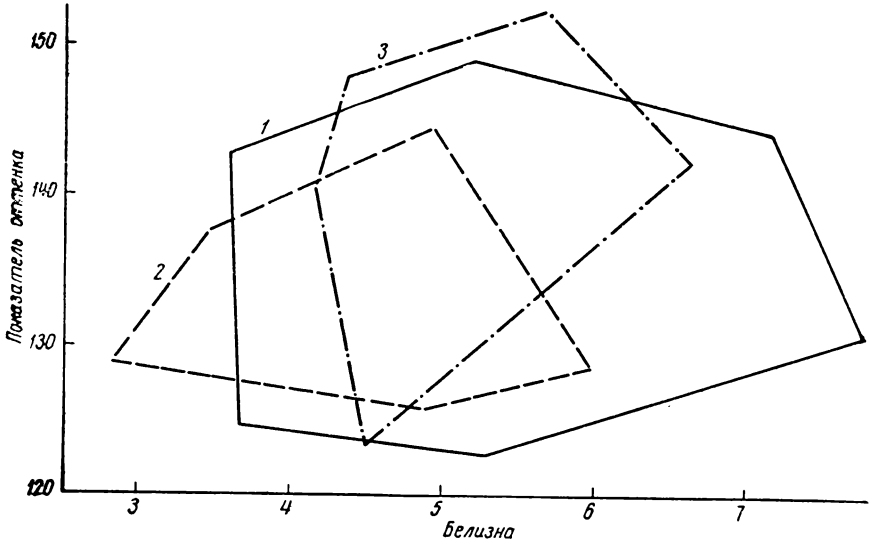


Рис. 3. Колориметрическая характеристика окраски.

1 — закаспийская полевка (n=83); *2* — обыкновенная (n=38); *3* — гибриды (самка закаспийской×самец обыкновенной полевки; n=20).

Таблица 1

Плодовитость полевок (по месяцам)

Форма	Основные показатели	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	За год
Обыкновенная полевка	*n**	20	10	7	11	7	10	10	9	12	19	16	22	153
	M	4,6	5,4	4,1	5,1	5,3	6,0	5,7	5,0	5,5	5,0	4,8	5,0	5,1
	lim	2—8	4—7	3—6	3—8	3—8	4—8	4—8	3—8	3—9	3—7	3—7	3—7	2—9
Закаспийская полевка	*n*	14	4	4	10	8	5	5	11	6	11	6	7	91
	M	3,1	4,0	3,8	3,6	3,8	4,6	3,8	4,3	4,0	3,0	3,8	2,8	3,7
	lim	1—5	3—5	3—5	1—6	1—5	1—6	1—6	3—6	1—6	1—6	1—5	2—3	1—6
Смешанные пары	*n*	4	1	2	—	1	1	—	1	5	4	1	3	23
	M	1,5	3,0	1,5	—	2,0	3,0	—	2,0	2,6	2,5	4,0	2,0	2,4
	lim	1—2	3	1—2	—	2	3	—	2	2—3	1—4	4	2	1—4

*n — количество пометов.

Таблица 2

Сравнительная характеристика морфологических особенностей полевок и их гибридов

Формы	Самцы						Самки					
	n	Вес тела, *г*	Длина, *мм*			*C/L*, %	*n*	Вес тела, *г*	Длина, *мм*			*C/L*,%
			тела, *L*	хвоста, *C*	ступни, *pl*				тела, *L*	хвоста, *C*	ступни, *pl*	
Обыкновенная полевка	53	26,8± ±0,42	102,0± ±0,36	36,9± ±0,29	16,4± ±0,14	35,70± ±0,32	40	18,9± ±0,28	94,2± ±0,43	33,8± ±0,34	15,5± ±0,13	36,0± ±0,40
Закаспийская	35	44,0± ±0,45	116,0± ±0,40	39,5± ±0,30	19,7± ±0,14	34,34± ±0,31	38	38,0± ±0,83	110,9± ±0,48	36,4± ±0,23	18,7± ±0,18	33,30± ±0,81
Гибриды (самки закаспийской полевки)	7	59,1± ±4,13	129,0± ±4,54	45,0± ±1,43	21,0± ±0,00	34,40± ±1,25	14	40,0± ±1,45	113,0± ±1,02	40,0± ±0,66	19,4± ±0,20	33,10± ±0,84
Гибриды (самки обыкновенной) .	—	—	—	—	—	—	1	15,8	92,0	37,0	16,0	40,2

Таблица 3

Сравнительная морфофизиологическая характеристика полевок и их гибридов

Форма	Самцы							Самки					
			Вес относительно веса тела, %							Вес относительно веса тела, %			
	n	Вес тела, *г*	сердца	печени	почки	надпочечника	семенника	*n*	Вес тела, *г*	сердца	печени	почки	надпочечника
Обыкновенная полевка	53	26,8± ±0,42	4,55± ±0,10	59,00± ±0,84	5,28± ±0,12	0,161± ±0,007	4,24± ±0,26	40	18,9± +0,28	5,58± ±0,20	67,00± ±1,10	6,07± ±0,17	0,380± ±0,053
Закаспийская . . .	35	44,0± ±0,45	4,00± ±0,13	90,00± ±1,47	5,81± ±0,19	0,212± ±0,042	3,19± ±0,17	38	58,0± ±0,83	4,14± ±1,10	81,8 3± ±0,37	5,94± ± 0,16	0,400± ±0,024
Гибриды (самки закаспийской)	7	59,1± ±4,13	4,20± ±0,18	137,3± ±12,12	6,73± ±0,29	0,140± ±0,015	1,44± ±0,06	14	40,0± ±1,45	4,83± ±0,18	57,50± +1,82	6,30± ±0,25	0,411± ±0,029
Гибриды (самки обыкновенной) . . .	—	—	—	—	—	—	—	1	15,8	7,47	53,80	7,91	0,443

Давыдов, 1962; Kratochvili, 1959; Фенюк, Камнев, 1957; Костин, 1962; Варшавский и др., 1957; Ротшильд и др., 1966; Канеп, 1967). Н. В. Башенина (1966), подробно анализируя внутривидовую дифференциацию обыкновенной полевки, присоединяется к их мнению.

Однако другая группа авторов (Огнев, 1959; Бобринский и др., 1965; Петров, 1963; Афанасьев и др., 1953) считает, что крупные размеры и большелапость — это проявление географической изменчивости обыкновенной полевки. Закаспийская является подвидом последней.

Для выяснения таксономического ранга закаспийской полевки провели гибридологические эксперименты. Было сформировано 19 смешанных пар в двух реципрокных вариантах. Особи, из которых формировались пары, были половозрелыми. При формировании смешанных пар не отмечено враждебного отношения зверьков друг к другу.

Замечено, что обыкновенная и закаспийская полевки размножаются хорошо, самки приносят пометы каждый месяц, часто после рождения молодняка самка оплодотворяется снова. При гибридизации оказалось, что размножение этих полевок резко заторможено. В течение года из 10 самок обыкновенной полевки размножалось 4, от которых получено 6 пометов. Среднее число детенышей в помете 2,1 (1—3). Из 9 самок закаспийской полевки размножались все, от них получено 17 пометов со средней численностью также 2,1 (1—4).

Жизнеспособность гибридного молодняка различна в зависимости от видовой принадлежности самки. Из 6 пометов, полученных от самки *arvalis* и самца *transcaspicus*, 4 не дожили до пяти дней. Средний вес новорожденных 1,5 *г* (1—2 *г*).

В 17 пометах от самок закаспийской и самцов обыкновенной не было отмечено ни одного случая гибели детенышей. Лучшее выживание молодняка, возможно, связано с тем, что зародыш развивается в теле более крупной формы. Вес новорожденного 2,9 *г* (2,8—3,0 *г*).

Существенные различия между реципрокными парами отмечены и по времени, которое проходит от формирования пары до первого и следующих пометов. От самок закаспийской полевки обычно были пометы в первый месяц после формирования пары. Из четырех размножавшихся самок обыкновенной полевки только одна принесла помет в первый месяц, а три другие — через 60, 80 и 95 дней после формирования пары.

Значительно различаются реципрокные пары и по количеству пометов от одной самки. Из девяти самок закаспийской полевки от пяти получено по два помета, от одной — четыре и от трех — по одному. Из четырех размножавшихся самок обыкновенной полевки от двух получено по два помета, от двух — по одному. Для сравнения нужно знать, что самки исходных форм приносят за год до 13 пометов со средней численностью в по-

мете 2—9 детенышей у обыкновенной и 1—6 — у закаспийской полевок. В смешанных парах и максимальное число пометов (4), и наибольшее число детенышей в помете (тоже 4) получено от самки закаспийской полевки.

Обращает на себя внимание низкая плодовитость смешанных пар (см. табл. 1). Для определения возможных причин снижения плодовитости при гибридизации было вскрыто пять беременных самок. У двух самок обыкновенной полевки было обнаружено 4 и 7 эмбрионов на начальной стадии развития. У трех самок закаспийской по 4; у одной эмбрионы находились на наначальной стадии развития, а у двух других — на разных стадиях резорбции (размеры эмбрионов по длине матки 4,0; 4,5; 7,0; 7,0 *мм*). Сопоставление среднего числа эмбрионов с числом рождаемых детенышей позволяет заключить, что малая плодовитость и интенсивность размножения при гибридизации обусловлены полной или частичной резорбцией эмбрионов на разных стадиях развития.

Плодовитость гибридных особей проверялась скрещиванием с родительскими формами и между собой. Было сформировано 23 пары (6 пар с гибридным самцом и 17 пар — с гибридной самкой). Взятые в пары животные родительских форм были проверены на половую активность. За срок, превышающий полгода, ни от одной пары не было получено ни одного помета. При вскрытии шести гибридных самцов обнаружены недоразвитые семенники, в мазках лишь у двух было небольшое число мертвых сперматозоидов. Придатки семенника были очень малы. У двух забитых гибридных самок матка была чистая, не увеличенная в размерах. Интересно изучение биологических особенностей полученных гибридов.

На рис. 1 видно, что скорость роста гибридов от самок закаспийской и самцов обыкновенной полевок выше, чем при обратном скрещивании. Ясно видны половые различия: гибридные самцы крупнее самой крупной из родительских форм (закаспийской полевки), гибридные самки занимают промежуточное положение.

Вес взрослых гибридных самцов, полученных от этого скрещивания, почти в течение всего года был выше веса самцов родительских форм (см. рис. 2).

Рост гибридов, полученных от самок обыкновенной и самцов закаспийской полевок, сильно замедлен и практически заканчивается к месячному возрасту.

При сопоставлении морфологических и морфофизиологических показателей гибридов с таковыми родительских форм обнаруживаются резкие различия. Гибриды имеют большую длину тела, хвоста и ступни, чем родительские формы. Особенно резко это выражено у самцов.

Гибридные самки лишь по относительному весу печени резко отличаются от исходных форм (у них он значительно мень-

ше), по относительному весу сердца занимают промежуточное положение, а по индексу почки достоверно не отличаются.

Гибридные самцы по относительному весу сердца занимают промежуточное положение между обыкновенной и закаспийской полевками. Относительный вес надпочечников у них близок к весу этого органа у обыкновенной полевки.

Наибольшие отличия между гибридными самцами и самцами исходных форм отмечены по относительному весу печени. Из 12 исследованных в виварии видов закаспийская полевка обладает наибольшим абсолютным и относительным весом печени. Однако у гибридных самцов относительный вес печени значительно выше, чем у закаспийской полевки.

Гибридные самки, полученные от самок обыкновенных полевок и самцов закаспийских, имеют еще больший относительный вес сердца и почки, чем родительские формы.

По окраске гибриды ближе к особям закаспийской полевки (белизна $5{,}13 \pm 0{,}15$). Что касается показателя оттенка, то окраска гибридов еще в большей степени насыщена охристо-рыжими тонами ($140{,}0 \pm 1{,}41$). Так же, как и у родительских форм, окраска гибридов варьирует очень сильно: белизна — от 4,12 до 6,60, показатель оттенка — от 123,8 до 152,8.

ВЫВОДЫ

Закаспийская и обыкновенная полевки — морфологически четко дифференцированные формы, отличающиеся рядом существенных биологических особенностей (плодовитостью, скоростью роста, весом тела и др.), достигли почти полной генетической изоляции. Степень этой изоляции различна в зависимости от структуры формирования пары. Однако более жизнеспособные потомки от скрещивания самки закаспийской полевки и самца обыкновенной оказались стерильными. Это дает основание считать закаспийскую полевку самостоятельным видом и именовать *Microtus transcaspicus* Satunin, 1905.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Карелов М. Н., Слудский А. А., Страуман Е. И. Звери Казахстана. Алма-Ата, Изд-во АН Казахской ССР, 1953.

Башенина Н. В. Внутривидовая дифференциация *Microtus arvalis* Pallas, 1778, и ее связь с историей ареала. — Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (УФАН СССР).

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Просвещение», 1965.

Варшавский С. Н., Кондрашкин Г. А., Солдаткин И. С. Заметки о стационарном размещении и экологии закаспийской полевки в Казахстане и Средней Азии. — Грызуны и борьба с ними. Саратовское книжное изд-во, 1957, вып. 5.

Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., Гептнер В. Г. Грызуны Средней Азии. М.—Л., 1936 (Зоол. ин-т АН СССР).

Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К. Млекопитающие фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Давыдов Г. С. К экологии закаспийской полевки *Microtus transcaspicus* Satunin, 1905, в Таджикистане. — Труды Ин-та зоологии и паразитологии АН Тадж. ССР, 1962, т. 22.

Канеп С. В. Особенности корреляционной структуры признаков черепа обыкновенной и закаспийской полевок. — Зоол. ж., 1967, т. 16, вып. 2.

Костин В. П. Грызуны низовьев Аму-Дарьи, Устюрта и прилегающей территории. — Биол. науки, 1962, т. 41, вып. 198 (Ташкент).

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. — Грызуны, т. 7. М., Изд-во АН СССР, 1950.

Орлов В. Н. Изолирующие механизмы как критерий систематических категорий. — Первая годичная научная отчетная конференция. М., Изд-во МГУ, 1967.

Петров Б. М. Распределение по стациям серых полевок в западной части Чаткальского хребта и экологические условия, определяющие его. — Зоогеография суши. Тезисы III Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, 1963.

Ротшильд Е. В., Смирин В. М., Шилов М. Н., Камышев А. И. Очерк млекопитающих северных Кызылкумов. — Фауна и экология грызунов, вып. 8., М., Изд-во МГУ, 1966.

Фенюк Б. К., Камнев П. И. Заметки о фауне млекопитающих Мангышлака и Устюрта.— Грызуны и борьба с ними, вып. 5. Саратовское кн. изд-во, 1957.

Kratochvil J. Hrabos polni Microtus arvalis.— C.S.R. Ak. ved. Praha, 1959.

СОДЕРЖАНИЕ

С. С. Шварц. Проблема вида и новые методы систематики 3
А. В. Покровский, Э. А. Гилева, В. Г. Ищенко, М. В. Михалев. Экспериментальное исследование памирской и арчевой полевок и их гибридов 19
Л. М. Сюзюмова. Внутривидовые особенности реакции тканевой несовместимости у полевок 41
В. В. Жуков. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм в подсемействе Microtinae 74
Л. А. Добринская. Иммунологическая дифференциация видов и популяций рыб 95
Н. А. Овчинникова. Биологические особенности и гибридизация обыкновенной и закаспийской полевок 107

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Уральского научного центра АН СССР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОБЛЕМЫ ВИДА

Труды Института экологии растений и животных Вып. 86

Редакторы изд-ва *Р. Б. Левина, В. Е. Каюкова*
Техн. редактор *Н. Р. Рабинович*
Корректор *Л. Н. Петленко*

РИСО № 537—3(71) Сдано в набор 9/III 1972 г. НС 29092. Подписано к печати 5/IV 1973 г. Формат 60×90/16. Печ. л. 7,25. Уч.-изд. л. 8,66. Тираж 1200. Бумага типографская № 2. Цена 87 коп. Заказ 121.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, К-49. Первомайская, 91

Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, пр. Ленина, 49.

87 коп.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
СВЕРДЛОВСК, 1973