

УДК 599.323.4 : 576.316.7

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА ПЕСЧАНОК  
(RODENTIA, CRICETIDAE, GERBILLINAE)**

**1. КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛУДЕННЫХ  
ПЕСЧАНОК (*MERIONES MERIDIANUS*) ФАУНЫ СССР**

К. В. КОРОБИЦЫНА, И. В. КАРТАВЦЕВА

Проведено детальное сравнение *C*- и *G*-сегментации хромосом полуденных песчанок фауны СССР. Выявлена большая внутривидовая изменчивость (инверсии, делеции — дубликации, транслокации), позволяющая пересмотреть существующую интравидовую систему *Meriones meridianus* и уточнить объем вида. Наиболее значительна вариабельность гетерохроматинных структур. Рассматривается связь хромосомной изменчивости с постоянным воздействием очаговых инфекций на песчанок. Высказана гипотеза, объясняющая перестройки в одном из типов гетерохроматина амплификацией генов и возникновением гомогенно окрашивающихся областей (ГОО) в процессе выработки устойчивости к возбудителю. Для учета чисел плеч полуденных песчанок предложена новая система, согласно которой их *NF* изменяется от 84 до 100. Анализ дифференциально окрашенных хромосом не подтвердил прежних выводов о перестройке *Y*-хромосомы в популяциях песчанок, чувствительных к чуме.

Формирование ареала полуденных песчанок (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) было неразрывно связано с пульсациями Каспия, развитием ландшафтов, колебаниями водного режима и климата. Эти условия, наряду с ярко выраженной стенопопностью вида, строго привязанного к песчаным массивам, способствовали появлению целого ряда больших и малых изолятов. Современная картина распространения песчанок представляет собой мозаику разновозрастных изолятов, возникших в результате неоднократного вытеснения песчанок разливающимся морем и повторного заселения осушающихся районов, изменений ландшафта и чередований аридности и плювиальности. Сложная историческая судьба вида в сочетании с не менее сложной структурой его современного ареала создали благоприятные предпосылки для становления внутривидовой морфологической и физиологической дифференциации.

Результаты анализа стандартно окрашенных хромосом не позволили дать оценку внутривидовой изменчивости кариотипа полуденных песчанок (Воронцов, Коробицына, 1970). Описанный полиморфизм *Y*-хромосомы (Коробицына, 1974) нуждался в подтверждении с помощью современных методов идентификации хромосом. Применение этих же методов было уместно при анализе структуры кариотипа песчанок ряда изолятов (Тува, Закавказье, Ергени), где были отмечены существенные морфологические отличия зверьков (Виноградов, 1927; Гамбарян, Папанян, 1964; Тропин, 1980, 1982). Возникали надежды на успешный поиск весомых цитогенетических маркеров внутривидовой дифференциации и вера в возможность уточнения систематического ранга песчанок упомянутых изолятов. В этой связи мы сочли целесообразным предпринять детальный внутривидовой анализ *C*- и *G*-сегментации хромосом полуденных песчанок.

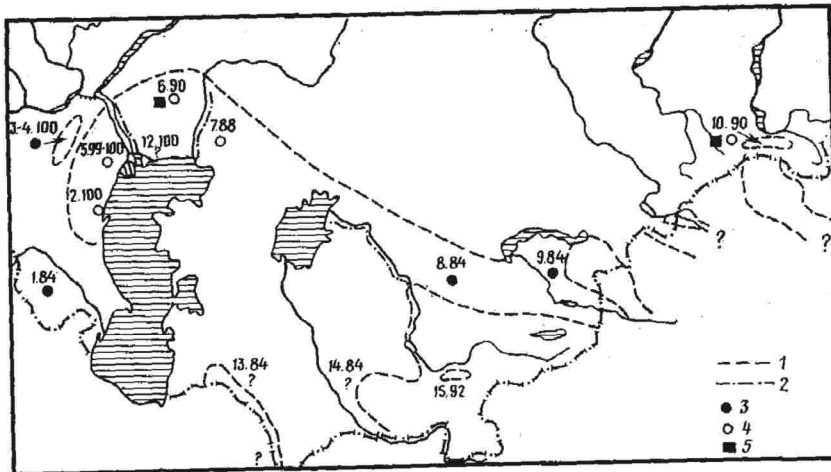


Рис. 1. Точки сбора материала (1—15, см. текст), географическое распределение *MF* (84—100) и вариантов 6-й хромосомы полуденных песчанок. Границы ареала (по Громову и др., 1963; Heptner, 1975; Ellerman, Morrison-Scott, 1951): 1 — вида, 2 — подвида. Варианты 6-й хромосомы: 3 — наличие, 4 — отсутствие С-блока; 5 — парацентрическая инверсия

Авторы искренне признательны Н. И. Калабухову, обратившему их внимание на посвященные песчанкам ергенинского изолята исследования покойного Н. Н. Тропина и своими советами, вниманием и настойчивостью способствовавшему завершению настоящей работы.

Материалом настоящего исследования послужили хромосомные препараты полуденных песчанок, отловленных в 1966—1969, 1981—1985 гг. при содействии сотрудников Азербайджанской, Элистинской, Астраханской, Гурьевской, Чимкентской, Талды-Курганской и Тувинской противочумных станций, которым авторы выражают искреннюю благодарность. Исследованы 108 песчанок из 15 точек, расположенных на территории обитания следующих подвидов (рис. 1).

1) *M. m. dahli* — окрестности пос. Садарак, Нахичеванская АССР (Закавказье) — 2 ♂♂, 1 ♀; 2) *M. m. nogaiorum* — окрестности пос. Черноземельский (Черные Земли) — 2 ♂♂; 3) окрестности пос. Кегульты (Ергени) — 3 ♂♂, 1 ♀; 4) окрестности пос. Троицкое (Ергени) — 1 ♂, 1 ♀; 5) окрестности пос. Бешкуль и совхоза Польшинный, 150 км к северо-западу от Астрахани (Правобережье Волги) — 22 ♂♂, 2 ♀♀; 6) *M. m. uschtaganicus* — 44 км северо-западнее пос. Махамбет (северо-восток песков Волго-Уральского междуречья) — 7 ♂♂, 2 ♀♀; 7) *M. m. karelini* — 35 км северо-восточнее пос. Махамбет (Урало-Эмбинское междуречье) — 5 ♂♂; 8) *M. m. massagetes* — окрестности пос. Жуантобе (пески Муюнкум) — 4 ♂♂, 2 ♀♀; 9) окрестности пос. Баканас (пески Сары-Ишикотрау) — 6 ♀♀; 10) *M. m. urianchaicus* — окрестности г. Кызыл (Тува) — 3 ♂♂.

Препараты метафазных хромосом готовили по общепринятой методике из костного мозга и окрашивали ацето-орсеином и азур-эозином: G-окраска по Seabright, 1971, C-окраска по Sumner, 1972 (рис. 2, см. вкл. стр. 1888—1889).

Кроме этого, для анализа относительных размеров коротких плеч субтелоцентрических хромосом нами учтены данные прежних сборов, в которых хромосомные препараты окрашивались только ацето-орсеином: 11) *M. m. nogaiorum* — 150 км северо-западнее г. Астрахань (Правобережье Волги) — 8 ♂♂, 4 ♀♀; 12) *M. m. heptneri* — окрестности ст. Дасанг, 60 км к северу от Астрахани (юго-запад песков Волго-Уральского междуречья) — 9 ♂♂, 4 ♀♀; 13) *M. m. penicilliger* — 50 км к северу от г. Бахарден (Каракумы) — 5 ♂♂; 14) окрестности г. Мубарек (Кызылкумы) — 5 ♂♂, 3 ♀♀; 15) *M. m. zhitkovi* — 3 км северо-северо-западнее пос. Урганчи (Ферганская долина) — 5 ♂♂, 1 ♀.

При идентификации хромосом использованы индивидуальные номера (рис. 2, 5), присвоенные им ранее в схемах G-сжатых хромосом песчанок родов *Meriones* и *Rhombomys* (Коробицына, Картавцева, 1984).

<sup>1</sup> Повторно взята выборка в месте, откуда ранее были описаны инверсия Y-хромосомы (Коробицына, 1974) и большая изменчивость морфологии жевательной поверхности *M*<sup>1</sup> (Тропин, 1982).

## ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ СЕГМЕНТАЦИЯ ПОЛОВЫХ ХРОСОМОМ

Половые хромосомы на С-окрашенных препаратах идентифицируются без затруднений. X — самая крупная субметацентрическая (SM) хромосома набора, имеет характерный рисунок G-полос, при С-окрашивании по всей длине красится слабо за исключением центромерного района, где имеет небольшой С-положительный участок. Y — среднего размера субметацентрическая, полностью гетерохроматиновая хромосома с типичным для нее плотным и равномерным С-окрашиванием, вследствие чего безошибочно «узнается» в кариотипе (рис. 2, б). Последнее обстоятельство позволило нам достоверно идентифицировать Y-хромосому и определить ее как субметацентрическую во всех без исключения изученных точках.

### G-СЕГМЕНТАЦИЯ АУТОСОМ

Ранее была составлена детальная схема поперечной исчерченности хромосом полуденной песчанки из Закавказья (*M. m. dahlі*, см. Коробичина, Картавцева, 1984). Продолженный в настоящей работе сравнительный анализ других подвидов выявил следующие внутривидовые различия в G-сегментации их хромосом.

Хромосомы 6 и 21. У песчанок северо-восточной части песков Волго-Уральского междуречья и Тувы в хромосоме 6 обнаружена парацентрическая инверсия. Характер перестройки в каждом из случаев несколько различен (рис. 3). Судя по уменьшению относительных размеров и G-рисунку, перестройка в обоих случаях сопровождалась элиминацией небольшого участка: 6q 2,3. У тувинских песчанок часть участка 6q1 при инверсии транслоцировалась на хромосому 21. Перестройка изменила морфологию хромосом. Хромосома 6 — повсеместно мета(M)- или субметацентрическая стала субтело-(ST)-субметацентрической, и, только руководствуясь характером G-исчерченности, мы смогли оставить

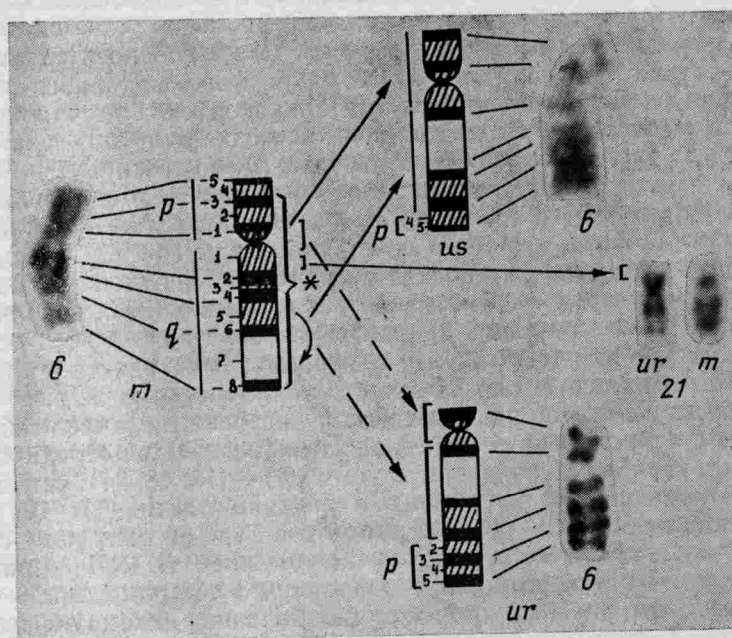


Рис. 3. Схема инверсий и транслокаций в хромосомах 6 и 21: *m* — *M. m. massagetes*, *us* — *M. m. uschtaganicus*, *ur* — *urianchaicus*; звездочкой отмечена делеция

ее в ряду *SM* хромосом. Хромосома 21 тувинских песчанок преобразовалась в субтело-субметацентрическую.

Большинство аутосом имеет четкий рисунок *G*-исчерченности. Исключения составляют окрашивающиеся гомогенно хромосомы 11 и 12.

Хромосома 11 (рис. 4, *a*). Интенсивность окрашивания соответствует *G*-положительным зонам. Равномерно плотная окраска делает ее легко узнаваемой. Пара, как правило, гетероморфная. Различия между гомеологами — размерного и морфологического порядка. Применение *G*-окрашивания не позволило установить, чем объясним гетероморфизм: делецией/дупликацией или же транслокацией какой-либо из зон гомеологов. Прослеживается внутривидовая вариабельность характера и степени гетероморфизма. Он почти не свойствен песчанкам Ергеней и Урало-Эмбинского междуречья. У песчанок Закавказья, Волго-Уральского междуречья, Муюнкумов, Сары-Ишикотрау и Тувы характер гетероморфизма сходный: больший из гомеологов — *SM*, меньший — *ST-SM*. Максимальные размерные различия гомеологов и гетерогенность выборки характерны для Правобережья Волги. Здесь одновременно обнаруживается изменение размерных и морфологических характеристик в различных сочетаниях гомеологов. Изменчивость хромосомы 11 вообще весьма велика, поэтому легко допустить, что нами обнаружены далеко не все варианты ее возможного состояния.

Хромосома 12 (рис. 4, *г*). Окрашивается бледнее 11-й. В Закавказье, в отличие от большинства регионов, не проявляет способности к гомогенному окрашиванию. Здесь в прицентромержной области хромосомы 12 выявляется участок *G*-положительного материала, охватывающий почти половину верхнего короткого плеча и часть нижнего. Остальные участки хромосомы, как и повсеместно, не имеют *G*-рисунка. В Волго-Уральском междуречье и Туве хромосомы 12-й пары гетероморфны. Здесь зачастую лишь один из гомеологов красится гомогенно, в то время как во втором может проступать очень слабая *G*-исчерченность. В этом же гомеологе на теломере верхнего плеча проявляется «дополнительная» (дуплицированная или транслоцированная) *G*-положительная зона, присутствием которой и обусловлен гетероморфизм.

Субтелоцентрические хромосомы. Относительные размеры их коротких плеч являются одной из дифференцирующих характеристик для вида. Если у ергенинских и прикаспийских песчанок (*nogaiorum*, *heptneri*, *uschtaganicus*, *karelini* — «северная» группа подвидов) короткие плечи всегда хорошо заметны (рис. 5), а некоторые из *ST* хромосом с равным успехом могли бы стоять в ряду *SM*, то у зверьков Средней Азии и Закавказья (*penicilliger*, *massagetes*, *dahli* — «южная» группа подвидов) короткие плечи — исчезающе малы (рис. 2). Нельзя с уверенностью причислить ферганских *zhitkovi* ни к одной из названных групп. Этому подвиду, видимо, свойственно свое, однако, довольно близкое к «северному» состояние данной характеристики. Совсем особняком стоят тувинские *urianchaicus*. По центромержному индексу у них, как и везде, насчитывается 11 пар *ST* хромосом. Однако одна из них (6), ставшая *ST* в результате парацентрической инверсии, не имеет себе подобной среди субтелоцентриков у песчанок иных подвидов. Среди 10 остающихся пар, наряду с акроцентрическими (*A*) — (16, 18, 24), есть хромосомы, имеющие сравнительно крупные верхние плечи (17, 19, 22, 23). Уменьшение количества *ST* и *A* хромосом в Туве на одну пару связано с изменением морфологии хромосомы 21, ставшей *ST-SM* в результате транслокации на ее короткое плечо фрагмента *q1* хромосомы 6 (рис. 3).

Анализ *G*-окрашенных хромосом не объясняет механизма изменения относительных размеров коротких плеч. Повсеместно они красятся слабо и лишены какого-либо *G*-рисунка. Но иногда в них проступает все же не более одной неяркой *G*-положительной полосы, локализация которой всегда теломержная. Полосы проявляются в негомологичных для различ-

ных подвидов хромосомах: 15, 19, 21, 24 — *uschtaganicus*, 16, 17, 21 — *massagetes* и 15, 19, 23 — *urianchaicus*. Их появление не всегда сопровождается увеличением относительного размера плеча. Чаще всего это независимые характеристики.

#### С-СЕКМЕНТАЦИЯ АУТОСОМ

Все SM аутосомы постоянно имеют окрашенные С-положительно центромерные районы, протяженность которых сопоставима с размерами центромерных гетерохроматиновых блоков X-хромосомы. Кроме того, в верхнем плече хромосомы 2 всегда присутствует слабоокрашенный интеркалярный гетерохроматиновый сегмент. Такие же сегменты обнаруживаются в обоих плечах и на нижней теломере хромосомы 7. Стабилен интеркалярный С-положительный блок в хромосомах 9 и 13. Он локализован в нижнем плече вблизи центромеры и зачастую, сливаясь с центромерным гетерохроматином, выглядит единым крупным блоком (рис. 5). У всех песчанок теломера короткого плеча хромосомы 10 окрашивается С-положительно. Относительная величина всех перечисленных С-положительных зон всегда постоянна.

Изменчивыми С-структурами характеризуются следующие хромосомы.

Хромосома 6 (рис. 4, б) у песчанок Ергеней, Муюнкумов и Сары-Ишикотрау имеет в нижнем плече яркий интеркалярный гетерохроматиновый блок, делающий хромосому маркерной. Его локализация, по-видимому, соответствует сегментам 6q2 и q3 G-окрашенных хромосом (рис. 3). В Туве и во всей Прикаспийской низменности блок отсутствует, что может быть связано с инверсией в хромосоме 6 и элиминацией сегментов 6q2 и q3. Картина окрашивания хромосомы 6 в Закавказье принципиально отличная от всех остальных. Здесь гетерохроматин представлен двумя зонами (рис. 4, б-2), соответствующими, по-видимому, сегментам 6q2 и q5. Промежутки между центромерой и гетерохроматиновыми зонами (сегменты q1, q3 и q4), возможно, также образованы гетерохроматином, но иной природы. Это предположение основано на том, что чаще всего они тоже красятся С-положительно, в результате чего участок выглядит единым слитным блоком (рис. 4, в-3 см. вкл. стр. 1888—1889).

В нижнем плече хромосомы 7 всюду, исключая Ергени и Правобережье Волги, С-положительно окрашивается прицентромерная область, равная приблизительно четверти плеча (рис. 2, б).

Хромосома 8 только у песчанок ергенинского изолята имеет в прицентромерной зоне нижнего плеча крупный блок гетерохроматина (рис. 5).

Хромосома 10 в верхнем плече между теломерным и центромерным С-положительными блоками содержит светлую эухроматиновую зону. Хорошо видимая повсеместно (рис. 2), эта зона исчезающе мала у ергенинских и черноземельских песчанок (рис. 5), что ведет здесь к уменьшению относительного размера плеча и изменению морфологии хромосомы, которая становится ST. Несомненно, здесь имеет место какая-то перестройка, однако расшифровать ее мы затрудняемся (см. вкл. стр. 1888—1889).

Хромосома 11 (рис. 4, а) — единственная из всех аутосом полностью гетерохроматиновая. Возможно, образована гетерохроматином различной природы. С уверенностью это можно утверждать, лишь говоря о *massagetes*, у которого четко видна дифференцированная плотность окраски верхних плеч обоих гомеологов. Окрашивание на структурный гетерохроматин позволило предположить, что механизм гетероморфизма гомеологов связан с перестройками в гетерохроматиновом материале, лабильность которого — явление нередкое и не бесследное для вида и его эволюции. В случае *massagetes* гетероморфизм объясним делецией

(дупликацией) теломерного участка плотного гетерохроматина в вернем плече одного из гомеологов.

В субтелоцентрических аутосомах *C*-окраска выявляет полностью эухроматиновые длинные плечи и гетерохроматиновые центромерные блоки, переходящие в гетерохроматин коротких плеч. Здесь он, как правило, занимает либо всю, либо большую часть длины. В тех случаях, когда размер короткого плеча позволяет улавливать изменения рисунка его исчерченности («северная» группа подвидов и хромосом 17, 19, 22 и 23 у *urianchaicus*), заметна неравномерность окрашивания: слабее красятся теломеры, а изредка (Черные Земли — хромосома 24) — интеркалярная зона (рис. 5). Иногда все короткое плечо выглядит чуть светлее центромеры. Тем не менее в общей сложности короткие плечи всегда заметно ярче эухроматиновых районов, и это обстоятельство дает основание полагать, что по-разному окрашивающийся в них материал — гетерохроматин разного типа. Следовательно, варибельность относительных размеров плеч *ST* хромосом связана, по-видимому, с преобразованиями только гетерохроматина.

В связи с большими колебаниями относительной величины плеч центромерный индекс — не всегда надежный критерий при идентификации *S* хромосом полуденной песчанки. С большей уверенностью их можно выделять, основываясь на анализе *C*-окрашенных препаратов. В этом случае общей отличительной чертой всех субтелоцентриков будет обязательное отсутствие второго эухроматинового плеча и сплошное *C*-положительное окрашивание меньшего из плеч (или только центромеры, когда плечо исчезающе мало). Анализ *C*-окрашенных препаратов подтверждает вывод об уменьшении числа *ST* хромосом у тувинских песчанок: у них лишь 10 пар аутосом не имеют второго эухроматинового плеча.

Хромосома 15 (рис. 4, в). В окрестностях пос. Бешкуль (Правобережье Волги) в выборке из 24 особей обнаружено шесть самцов одной непарной телоцентрической аутосомой. По *G*-исчерченности она определена как хромосома 15. Ее гомеолог — субтелоцентрик с коротким гетерохроматиновым плечом. У четырех мозаичных самцов такую аутосому содержала половина митотических клеток, остальные самцы и все самки не имели ее совсем. Не встречено ни одного случая изоморфного телоцентрического состояния гомеологов хромосомы 15.

Анализ выявил высокую степень внутривидового разнообразия тонкой структуры хромосом полуденной песчанки. Изменчивость чаще затрагивает гетерохроматиновые структуры, что подтверждает наше предположение о большой роли их преобразований в эволюции кариотипа песчанок вообще (Коробицына, Картавцева, 1984). На фоне обширной варибельности хромосомных структур обращает на себя внимание удивительное сходство тонкой структуры хромосом песчанок из пространственно изолированных пустынь Муонкум и Сары-Ишикотрау. По принятой интравидовой системе те и другие относятся к единому подвиду — *massagetes*. Очевидно, изменчивость тонкой структуры хромосом у полуденной песчанки носит подвидовой характер, соответствует интравидовой системе, основанной на сравнительной морфологии и зоогеографии и может быть использована в целях подвидовой диагностики.

В отличие от *massagetes*, выборка *nogaiorum* оказалась весьма гетерогенной. Незначительные отличия разделяют *nogaiorum* Черных Земель и собственно Правобережья Волги, но свойственного *massagetes* единообразия здесь нет, как нет его и среди песчанок самого Правобережья Волги (Бешкуль). Попарное сравнение хромосом внутри *nogaiorum* (рис. 5) показало, что наибольшие отличия имеют песчанки ергенинского изолята. Только у них из всех *nogaiorum* обнаружен крупный интеркалярный гетерохроматиновый блок в хромосоме 6. Такая разнородность, по-видимому, — не простое следствие длительной изоляции

ергенских песчанок. Она, скорее всего, — свидетельство общности их происхождения с прибалхашскими *massagetes*, имеющими тот же вариант хромосомы 6. Аналогичное мнение было высказано Тропиным (1982) на основе анализа морфологических данных. Эти факты заставляют по-новому взглянуть на таксономическое положение песчанок Ергеней и требуют дальнейшего сравнительного изучения более широкого спектра их характеристик.

Хромосома 6 маркирует своим различным состоянием отдельные подвиды. Территориальное распределение ее вариантов (рис. 1), возможно, отражает историю расселения и бывшие пути формирования ареала вида. Если гетерохроматиновый блок в ней демонстрирует историческую и, по-видимому, таксономическую обособленность зверьков Ергеней от всей Прикаспийской низменности и близость первых к населению Прибалхашья, то однотипная парацентрическая инверсия хромосомы 6 роднит песчанок Волго-Уральского междуречья и Тувы. Нельзя, однако, категорически отвергать возможности независимого параллельного возникновения сходных перестроек именно в хромосоме 6. У полуденок она, вероятно, принадлежит к числу тех звеньев генома, которые легче других включаются в перестройки.

Несмотря на указанное сходство с песчанками Волго-Уральского междуречья, тувинские все же весьма обособлены как от *ushtaganicus*, так и от прочих подвидов, обладая рядом особенностей сегментации и морфологии хромосом в свойственном только им сочетании. Уменьшение числа хромосом с полностью гетерохроматиновым одним из плеч, изменение *NF*, дупликация участка хромосомы 12, делеция и инверсия хромосомы 6 (хоть и однотипная, но не идентичная инверсии хромосомы 6 в Волго-Уральском междуречье), транслокация участка хромосомы 6 на хромосому 21 — сумма этих преобразований в совокупности с резкими морфологическими отличиями *urianchaicus* позволяет, вслед за Виноградовым (1927), вновь рассматривать вопрос об их видовой самостоятельности. Обсуждая таксономическое положение *urianchaicus*, можно провести аналогию с песчанкой Даля (закавказский изолят), имеющей совершенно своеобразную *C*-структуру хромосомы 6. Есть указания, основанные на экспериментальной гибридизации песчанки Даля с *M. t. meridianus* и *M. t. pogaiorum*, позволяющие говорить о ее видовой самостоятельности (Дятлов и др., 1986). Мы считаем, что в этой связи заслуживает экспериментальной проверки принадлежность к единому виду *meridianus* всех подвидов, имеющих свой характер исчерченности хромосомы 6.

Анализ тонкой структуры хромосом песчанок, происходящих из той же точки, где ранее была описана перестройка *Y*-хромосомы (Бешкуль, Польшинный — см. Коробицына, 1974), не подтвердил прежних выводов об инверсии и внутривидовом полиморфизме *Y*-хромосомы. На базе стандартной окраски, не позволяющей достоверно идентифицировать гетерохроматиновую *Y*-хромосому, за нее был принят акроцентрический из гомеологов 15-й пары аутосом в ее гетероморфном состоянии. В настоящее время не находит объяснения и может быть отмечено лишь как факт то обстоятельство, что в выборке прошлых лет у всех самцов этой популяции неизменно присутствовала *T*-хромосома, а последующие сборы оказались весьма полиморфными по этому признаку. В будущем, вероятно, следует обратить на это специальное внимание, тем более, что именно бешкульские зверьки, по данным Тропина (1982), наиболее полиморфны по такому признаку, как строение жевательной поверхности коренных зубов. Возможно, мы имеем дело здесь с некоторой согласованностью хромосомного и морфологического разнообразия.

Появление *T*-аутосомы вызвано, как мы считаем, делецией короткого гетерохроматинового плеча в одном из гомеологов пары 15. Обращает на себя внимание, что эта мутация распространилась и сохраняется в

популяции только в гетерозиготном состоянии (*T/ST*-вариант). Сравнительно небольшой объем исследованного материала не позволяет на однако, полностью исключить возможность существования в популяции *T/T*-варианта. Известно, например, что у хомяков *Neotoma micropus*, г. обнаружен полиморфизм, относящийся к типу инверсии гетерохромат нового материала с образованием *ST/ST*, *ST/T* и *T/T*-хромосом, лишь трех особей из 400 был обнаружен *T/T*-вариант (Mascarello, Wang 1974). Остается допустить, что мутация такого типа затрагивает функционально значимые районы хромосом, и утрата даже небольших гетерохроматиновых плеч делает гомозиготу нежизнеспособной. В случае правомочности такого предположения к подсчету числа плеч у полуденной песчанки следует подходить совершенно особым образом.

При существующем принципе оценки *NF* все *ST-T-A* хромосомы атоматически считаются одноплечими. При этом варибельность центрального индекса, подобная описанной у полуденной песчанки, оказывается неучтенной. Говоря об этом виде, казалось бы и впрямь можно пренебречь короткими плечами *ST* хромосом: ведь они целиком состоят гетерохроматина, изменчивость которого известна и возможна в широких пределах (Yosida, Sagai, 1975; Murray, Kithin, 1976; Murray et al. 1980). Однако, зная об эволюционной значимости для полуденных песчанок преобразований именно этих структур, игнорировать свидетельства их варибельности, очевидно, нельзя. В этой связи истинно одноплечими мы предлагаем считать те хромосомы, в которых при *S*-окрашивании видны только прицентромерные *S*-положительные блоки. В тех случаях, когда короткое гетерохроматиновое плечо отчетливо заметно хромосому следует считать двухплечей. При таком условии характеристика *NF* у полуденных песчанок должна выглядеть следующим образом: *NF* = 99—100 — *nogaiorum* (Волжско-Кумское междуречье); *NF* = 100 — *nogaiorum* (= *tropini* nom. nudum) (Ергени), возможно *heptneri*; *NF* = 92(?) — *zhitkovi*; *NF* = 90 — *uschtaganicus*; *NF* = 88 — *anchaicus*, *karelini*; *NF* = 84 — *dahli*, *massagetes*, возможно, *penicillig*; *NF* = ? — *meridianus*.

Нанеся на карту распространения полуденных песчанок уточненные значения *NF*, можно проследить некую закономерность в их территориальном распределении (рис. 1). Заметно возрастание *NF* в северо-западном, северо-восточном и южном направлениях от линии, связывающей Закавказье с Прибалхашьем через Центр Средней Азии. Такая картина по-видимому, является следствием не только исторических и географических факторов. Нельзя исключить возможность экологических влияний, ибо изменчивость *NF* у полуденки чаще всего есть изменчивость гетерохроматина, которая может играть адаптивную роль (Чуксанов 1971).

Следует заметить, что характеристика *NF* в том виде, в котором ее обычно пользуются, малоинформативна и создает лишь самое общее приближительное, а иногда и ошибочное представление о морфологии хромосом. Пользуясь этой характеристикой, видимо, следует признать разную ценность как признака в каждом из конкретных случаев. В некоторых группах грызунов увеличение — уменьшение числа гетерохроматиновых плеч приводит к видовой самостоятельности (*Peromyscus* — с Pathak et al., 1973). Для гетерохроматиновых плеч *Meriones tristrai* описана меж- и внутривидовая изменчивость, дифференцирующая значимость которой пока не ясна (Korobitsyna, Koroblev, 1980; Коробцына и др., 1984). У полуденной песчанки *NF*, наряду с сегментацией хромосомы 6, может служить дополнительным ориентиром при подборе сочетаний партнеров в опытах по экспериментальной гибридизации.

Кариотип большинства видов песчанок содержит полностью гетерохроматиновую пару аутосом, значение которой в геноме пока не ясно. Понять его с позиции генетической инертности гетерохроматина трудно

При G-окрашивании эти хромосомы красятся гомогенно, и это обстоятельство заслуживает, как нам кажется, самого пристального внимания эпидемиологов. Здесь уместно вспомнить о появившихся в последние 10 лет работах, связанных с проблемой амплификации генов. Было обнаружено, что в хромосомах (чаще всего в какой-то определенной или даже в одном из гомеологов) культивируемых опухолевых клеток в процессе выработки устойчивости к ингибиторам возникают участки амплификации генов (Biedler, Spengler, 1976; Копнин, 1981; Погосянц, 1981; Хесин, 1984). Такие многократно умноженные гены работают по типу одного исходного, а механизм их усиленного действия связан с эффектом увеличения дозы гена. При С-окраске амплифицированные участки красятся С-положительно, диффузно, при G — гомогенно, за что они и были названы гомогенно окрашивающимися областями (ГОО).

В последние годы в природных популяциях домовых мышей Западной Европы, в Астрахани (Traut, Winking 1983; Traut et al., 1984) и в Приморье (Якименко, Коробицына, 1988) обнаружены особи с однотипной перестройкой в хромосоме 1, где появляется «дополнительный» экстра-сегмент, красящийся С-положительно и G-гомогенно. Авторы отождествляют его с ГОО. Действительно, логично предположить, что повышение дозы гена требуется не только опухолевым клеткам в их борьбе с ингибиторами, но и нормальным целостным организмам в их адаптациях к разнообразным вредным воздействиям окружающей среды.

В эволюционной судьбе песчанок их постоянный контакт с многочисленными очаговыми инфекциями должен был оставить свой след и сформировать какие-то генетические механизмы, ответственные за создание устойчивости к возбудителю. Структуры, маркирующие у песчанок различия в степени восприимчивости к инфекции, по-видимому, следует искать в хромосомах, подобных 11-й и 12-й у полуденной песчанки. Возможно, гетероморфизм гомеологов этих пар обусловлен присутствием — отсутствием ГОО в них.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ тонкой структуры хромосом полуденной песчанки выявил большое разнообразие, ведущая роль в котором принадлежит изменчивости гетерохроматинового материала. Сочетание различных характеристик мозаично распределяется между подвидами. Почти каждый из них имеет свойственное только ему характерное сочетание отличительных черт кариотипа. Отличия отдельных подвидов превышают подвидовой уровень (*urianchaicus*).

Хромосома 6, вариабельность которой регистрируется методами как G-, так и С-окрашивания, является у полуденной песчанки тем участком генома, в котором перестройки возникают легче и чаще, чем в других хромосомах и, по-видимому, успешней закрепляются в популяциях в случае изоляции последних. Вследствие этого ее преобразования в первую очередь ведут к обособлению. В сумме с даже незначительными перестройками в других хромосомах они могут сопровождать возникновение репродуктивного барьера и формировать видовую самостоятельность (*M. dahlī* — см. Дятлов и др., 1986).

Отсутствие кариотипического единообразия в составе подвида *nogaiorum* требует пересмотра существующего взгляда на его объем. Следует сопоставить данные хромосомной и морфологической обособленности песчанок ергенинского изолята с тем, чтобы к описанию *Meriones meridianus tropini* nom. nudum (Картавцева, Коробицына, 1986) дать его полный диагноз. Необходимо также обратить внимание исследователей на гетерогенность песчанок Волжско-Кумского междуречья.

Требуют отдельного детального рассмотрения цитогенетические и морфологические отличия тувинских *urianchaicus*, выделенных Виноградовым (1927) в самостоятельный вид.

Гомогенно окрашивающиеся районы хромосом (или целые хромосомы) полуденной песчанки должны привлечь к себе внимание эпидемиологов. Именно они могут являться ответственными за восприимчивость к инфекции звеном генома.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов Б. С., 1927. Мелкие млекопитающие Минусинского округа и Урянхая, Ежегодн. Гос. муз. им. Мартьянова в Минусинске, 5, 1, 33—50.
- Воронцов Н. Н., Коробицына К. В., 1970. Материалы по сравнительной кариологии песчанок//Цитология, 12, 2, 152—157.
- Гамбарян П. П., Папанян С. Б., 1964. К систематике полуденной песчанки *Meriones meridianus dahl* Shidl.//Изв. АН АрмССР, сер. биол., 17, 7, 91—95.
- Громов И. М., Гурьев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чанский К. К., 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.—Л., 1—638.
- Дятлов А. И., Аванян Л. А., Григорьев М. П., 1986. Основания для установления видового ранга двум подвидам полуденных песчанок — *Meriones meridianus nogaigorum* и *M. m. dahl*//IV съезд Всес. териол. о-ва М., 1, 57.
- Картавцева И. В., Коробицына К. В., 1986. Изменчивость карิโอטיפа полуденной песчанки *Meriones meridianus* Pallas, 1773//Там же, 1, 65.
- Копкин Б. П., 1981. Специфическое изменение карิโอטיפа в клетках, резистентных к колхицину//Генетика, 17, 2, 308—312.
- Коробицына К. В., 1974. Анализ межпопуляционной изменчивости карิโอטיפа полуденных песчанок различной чувствительности к чумному микробу//Зоол. ж., 53, 6, 1066—1069.
- Коробицына К. В., Картавцева И. В., 1984. Некоторые проблемы эволюции карิโอטיפа песчанок подсемейства Gerbillinae Alston, 1879 (Rodentia, Cricetidae)//Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток: изд. ДВО АН СССР, 113—139.
- Коробицына К. В., Кораблев В. П., Картавцева И. В., 1984. Внутривидовой и внутрипопуляционный аутосомный полиморфизм малоазийской песчанки *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia)//Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: изд. ДВО АН СССР, 3—13.
- Погосянц Е. Е., 1981. Новое в цитогенетике рака//Генетика, 17, 12, 2087—2104.
- Тропин Н. Н., 1980. О некоторых различиях лево- и правобережных полуденных песчанок низовой Волги (*Meriones meridianus* Pall. и *M. m. nogaigorum* Heptn.)//Зоол. ж., 59, 8, 1217—1224.— 1982. Внутривидовая изменчивость структуры коренных зубов полуденной песчанки (*Meriones meridianus*)//Зоол. ж., 61, 10, 1557—1564.
- Хесин Р. Б., 1984. Непостоянство генома. М.: Наука, 1—472.
- Чуксанова Н. А., 1971. Гетерохроматин и эволюция растений//Цитология, 13, 6, 776—783.
- Якименко Л. В., Коробицына К. В., 1988. Редкий вариант хромосомы I у домашней мыши: наличие двух дополнительных гетерохроматиновых сегментов//Генетика, 24, 2, 376—378.
- Biedler J. L., Spengler B. A., 1976. A novel chromosome abnormality in human neuroblastoma and antifolate-resistant Chinese hamster cell lines in culture//J. Nat. Cancer. Inst., 57, 683—687.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S., 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals. L., 1—810.
- Heptner W. G., 1975. Über einige Besonderheiten der Formbildung und der geographischen Verbreitung der Rennmaus, *Meriones (Pallasiomys) meridianus* Pallas, 1773, in den Wüsten Mittelasien//Z. f. Säugetierk., 40, 5, 261—269.
- Korobitsina K. V., Korablev V. P., 1980. The intraspecific autosome polymorphism of *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia)//Genetica (Ned.), 52—53, 209—221.
- Mascarello J. T., Warner J. W., 1974. Chromosome variation in the plains woodrat: pericentric inversion involving constitutive heterochromatin//Experientia, 30, 1, 90—91.
- Murray J. D., Kithin R. M., 1976. Chromosomal variation and heterochromatin polymorphism in *Peromyscus maniculatus*//Ibidem, 32, 307—309.
- Murray J. D., Sharman G. B., McKay G. M., Calaby T. H., 1980. Karyotypes, constitutive heterochromatin and taxonomy of ringtail opossums of the genus *Pseudocheirus* (Marsupialia, Petauridae)//Cytogenet. and Cell Genet., 2—3, 73—81.
- Pathak S., Hsu T. C., Arrighi F. E., 1973. Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution//Ibidem, 12, 5, 312—306.
- Seabright M., 1971. A rapid banding technique for human chromosomes//Lancet, 2, 7731, 971—972.
- Sumner A. T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin//Exp. Cell Res., 75, 304—306.
- Traut W., Winking H., 1983. Characterization of a new type of heterochromatin in the mouse//Hereditas, 98, 1, 157.

- Traut W., Winking H., Adolph S., 1984. An extra segment in chromosome I of wild *Mus musculus*: a C-band positive homogeneously staining region//Cytogenet. and Cell Genet., 38, 290.
- Yosida T. H., Sagai T., 1975. Variation of C-bands in the chromosomes of several subspecies of *Rattus rattus*//Ibidem, 50, 283—300.

Биолого-почвенный институт  
ДВО АН СССР (Владивосток)

Поступила в редакцию  
31 августа 1987 г.

**VARIATION AND EVOLUTION OF THE KARYOTYPE  
OF GERBILS (RODENTIA, CRICETIDAE, GERBILLINAE)**

**1. KARYOTYPIC DIFFERENTIATION OF MIDDAY GERBILS  
(*MERIONES MERIDIANUS*) OF THE USSR FAUNA**

K. V. KOROBITSINA, I. V. KARTAVTSEVA

*Institute of Biology and Pedology, Far East Science Center, USSR Academy of Sciences  
(Vladivostok)*

**S u m m a r y**

Thorough comparison of C- and G-banded chromosomes has been carried out in midday gerbils of the USSR fauna. Wide intraspecific variability has been found (inversions, deletions-duplications, translocations) that allows us to revise the existing intraspecific taxonomy of *M. meridianus* and to specify the volume of the species. The most variable are the heterochromatin structures. The paper deals with the relations between chromosome variability and continuous effect of local infections on gerbils. A hypothesis has been advanced that rearrangements in one of the heterochromatin types are due to gene amplification and formation of homogeneously stained regions (HSR) during the development of pathogene resistance. To account the arm number in midday gerbils a new system has been proposed according to which their *NF* varies from 84 to 100. The analysis of G-banded chromosomes did not confirm previous conclusions on the rearrangement of Y-chromosome in populations of plague susceptible gerbils.

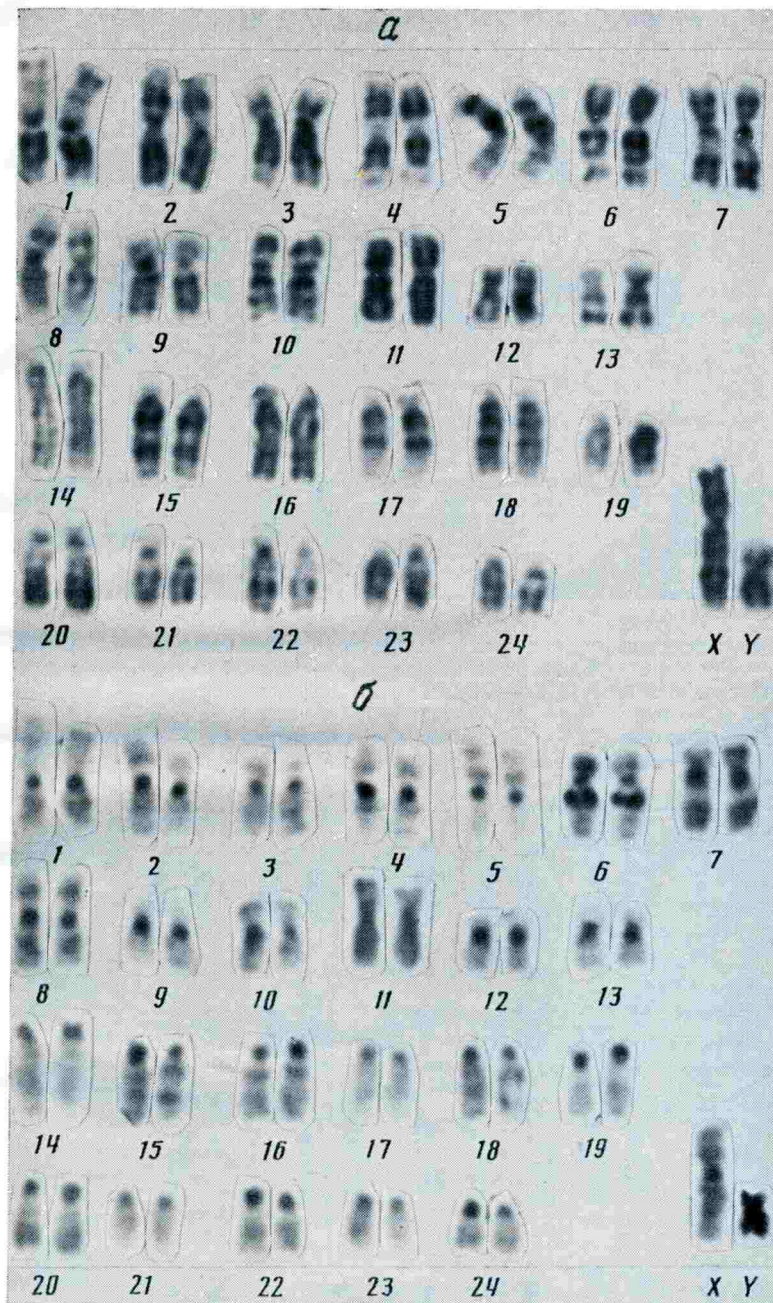


Рис. 2. Дифференциальная сегментация хромосом полуденных песчанок: а — G-окраска, б — C-окраска

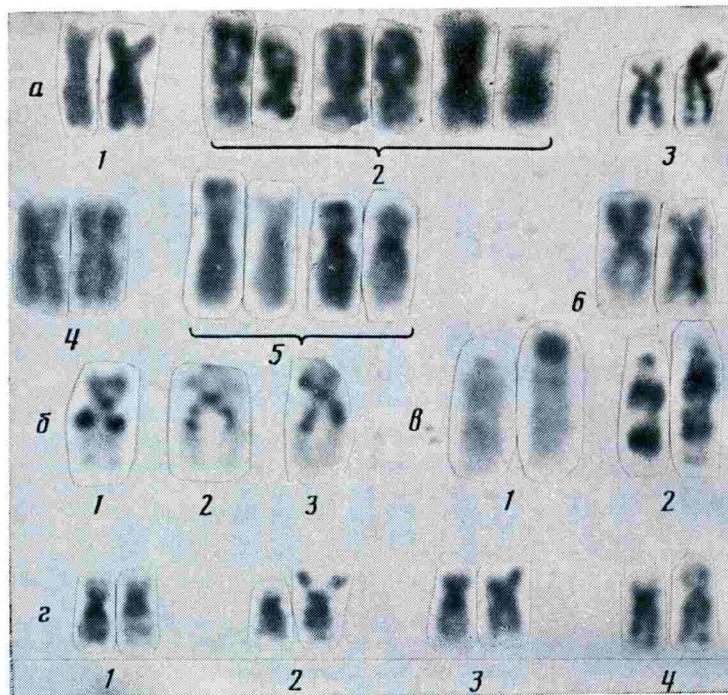


Рис. 4. Изменчивость некоторых хромосом полуденных песчанок: *a* — 11-я пара (С-окраска): 1 — Ергени, 2 — Правобережье Волги, 3 — Волго-Уральское междуречье, 4 — Урало-Эмбинское междуречье, 5 — Муюнкумы, Сары-Ишикотрау, 6 — Закавказье; *б* — хромосома 6 (С-окраска): 1 — Прибалхашье, 2, 3 — Закавказье; *в* — 15-я пара (Т/ST-вариант): 1 — С-окраска, 2 — G-окраска; *z* — хромосома 12 (С-окраска): 1 — Закавказье, 2 — Волго-Уральское междуречье, 3 — Прибалхашье, 4 — Тува

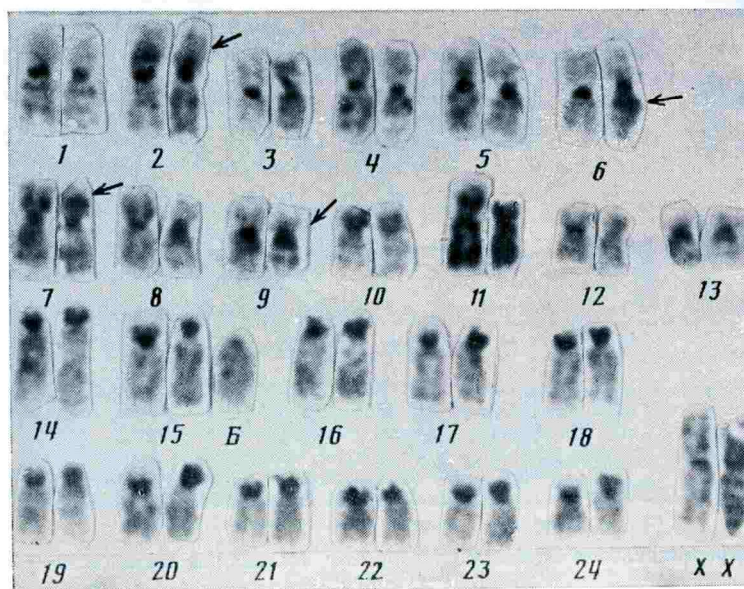


Рис. 5. Попарное сравнение С-окрашенных хромосом. Первый гомеолог пары принадлежит песчанкам из Черных Земель, второй — Ергеней; 15Б — Т-вариант 15-й хромосомы песчанок из Бешкуля. Стрелками указаны интеркалярные гетерохроматиновые блоки