

УДК 599.4:576.316.7:571

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ХРОМОСОМНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2014 г. И. В. Картавцева, У. В. Горобейко, М. П. Тиунов

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН, Владивосток 690022, Россия

e-mail: irina-kar52@rambler.ru, ich_tu_dir_weh@bk.ru

Поступила в редакцию 15.03.2013 г.

Приведен обзор кариологических данных видов рукокрылых Дальнего Востока России, уточнены кариологические характеристики видов, принятых в последних сводках. Из 18 видов рукокрылых Дальнего Востока России не исследованы кариотипы 8 видов, из которых для семи видов (*Myotis bombinus*, *M. frater*, *Plecotus sacrimontis*, *Barbastella darjelingensis*, *Pipistrellus abramus*, *Murina ussuriensis*, *Miniopterus fuliginosus*) имеются данные хромосомных исследований из других географических регионов. Кариотип *Myotis gracilis* все еще не известен. Обнаруженные различия в числе крупных пар хромосом у *Murina hilgendorfi* из различных географических популяций могут свидетельствовать о существовании на территории Дальнего Востока России двух видов – *M. hilgendorfi* и *M. leucogaster*. Характер изменчивости районов ядрышкового организатора исследован лишь для двух видов Дальнего Востока России: *Plecotus ognevi* и *Eptesicus nilssoni*. Межвидовые различия по количеству и локализации районов ядрышкового организатора у представителей рода *Myotis* из Японии позволяют использовать этот признак при решении таксономических задач, поэтому дальнейшее исследование рукокрылых Дальнего Востока России представляется перспективным.

Ключевые слова: кариотипы, изменчивость хромосом, рукокрылые.

DOI: 10.7868/S0044513414070083

По мнению многих исследователей, фауна летучих мышей северо-востока Азии изучена недостаточно хорошо (Tian, 2004; Kruskop, 2005; Ao et al., 2006; Тиунов, 2011; Kruskop et al., 2012 и др.). В определенной мере это связано со сложностью изучения этой группы животных, а также с недостаточно большим количеством специалистов, занимающихся изучением летучих мышей в этом регионе.

Таксономические уточнения, основанные на морфологических (Тиунов, 1984, 1997) и молекулярно-генетических (Kruskop et al., 2012) данных, новые находки для региона, уточнение границ ареалов показали еще большую степень оригинальности дальневосточной фауны. Значительное количество видов, считавшихся ранее палеарктическими, разделены в настоящее время на несколько форм; западные границы ареалов дальневосточных видов во многих случаях доходят только до Забайкалья или Алтая (Spitzenberger et al., 2006; Стрелков, 2006; Roehrs et al., 2010). В связи с этим значительно увеличилось количество дальневосточных видов рукокрылых, для которых хромосомные характеристики описаны под другими видовыми названиями либо не исследованы совсем.

Согласно последним данным на территории Дальнего Востока России обитает 18 видов летучих мышей (Тиунов, 2011; Крусков, 2012).

Семейство Vespertilionidae Gray 1821 – гладконосые, **род Myotis** Kaup 1829 – ночницы (*M. bombinus* Thomas 1906 – ночница амурская, *M. sibirica* Kaschenko 1905 – ночница сибирская, *M. gracilis* Ognev 1927 – ночница уссурийская, *M. petax* Hollister 1912 – ночница восточная, *M. frater* G. Allen 1823 – ночница длиннохвостая, *M. ikonnikovi* Ognev 1912 – ночница Иконникова, *M. macrodactylus* (Temminck 1840) – ночница длиннопалая), **род Plecotus** Geoffroy 1918 – ушаны Старого Света (*P. ognevi* Kishida 1927 – ушан Огнева, или сибирский ушан; *P. sacrimontis* G.M. Allen 1908 – обыкновенный ушан), **род Barbastella** Gray 1821 – широкоушки (*B. darjelingensis* (Hodgson 1855) – широкоушка азиатская), **род Pipistrellus** Kaup 1829 – нетопыри (*P. abramus* (Temminck 1840) – нетопырь восточный), **род Hypsugo** Kolenati 1856 – кожановидные нетопыри (*H. alashanicus* (Bobrinskoy 1926) – нетопырь алашанский), **род Vespertilio** Linnaeus 1758 – двухцветные кожаны (*V. murinus* Linnaeus 1758 – двухцветный кожан, *V. sinensis* Peters 1880 – восточный кожан), **род Eptesicus** Kolenati 1858 – кожаны (*E. nilssoni* Keyserling et Blasius 1839 – кожанок северный),

род *Murina* Gray 1842 – трубконосы (*M. ussuriensis* Ognev 1913 – уссурийский, или малый трубконос; *M. hilgendorfi* Gray 1842 – большой, или сибирский трубконос), семейство **Miniopteridae** Dobson 1875 – длиннокрылые, род *Miniopterus* Bonaparte 1837 – длиннокрылы (*M. fuliginosus* Hodgson 1835 – длиннокрыл темный).

Особенности кариотипа являются существенными диагностическими характеристиками для многих видов млекопитающих (Воронцов, 1958; Matthey, 1973; Орлов, Булатова, 1983). Даже тогда, когда числа и морфология хромосом видов одного рода стабильны, число и локализация ядерскообразующих районов (ЯО районы) на хромосомах могут являться видоспецифичным признаком (Кораблев, 1987; Боесков и др., 1995; Картавцева, 2002; Sánchez et al., 1990). Для многих европейских (Volleth, 1987) и японских видов (Ono, Obara, 1994) рукокрылых этот признак использован как диагностический. Сложность использования хромосомных характеристик в таксономическом анализе рукокрылых определяется высоким консерватизмом хромосомных наборов большинства родов на видовом, а в некоторых случаях и на родовом уровне, например для родов *Myotis*, *Eptesicus*, *Vespertilio*, *Barbastella*, *Plecotus* (Воронцов и др., 1969; Baker, Bickham, 1980; Volleth, Heller, 1994; Volleth, Eick, 2012 и др.). Возможно, поэтому до настоящего времени хромосомные характеристики были слабо использованы в систематике рукокрылых Дальнего Востока России. Тем не менее, хромосомные числа видов в различных родах рукокрылых варьируют от 14 до 62 (Baker, 2006; Volleth, Heller, 2007). Прimitивным кариотипом рукокрылых Бэкер (Baker, 1970) предложил принять кариотип с диплоидным числом 44 и числом плеч хромосом 50 (*Myotis-type* кариотип). Это предложение было основано на том, что $NFa = 50$ имеют многие представители семейства, а различие числа хромосом обусловлено робертсоновскими слияниями акроцентрических хромосом. Использование дифференциального G-окрашивания хромосом позволило идентифицировать пары хромосом рукокрылых с *Myotis-type* кариотипом (Bickham, 1979) и применить его для сравнительного анализа структуры кариотипов в дальнейшем. Применение методов дифференциального окрашивания для выявления структурного гетерохроматина (С-окраска) и ЯО районов (NORs-окраска) в ряде случаев позволило дифференцировать виды с одинаковой хромосомной формулой (Ono, Obara, 1994; Volleth et al., 2001).

Первые работы по хромосомным исследованиям рукокрылых Дальнего Востока России были начаты Н.Н. Воронцовым с коллегами (Воронцов и др., 1969) и продолжены коллегами и учениками Николая Николаевича (Волобуев, Стрелков, 1971; Кораблев и др., 1989; Картавцева, Докучаев,

1999). На сегодняшний день информация о кариотипах рукокрылых российского Дальнего Востока запутана в силу частой смены таксономического статуса того или иного вида, подвида и даже рода.

В настоящей работе проведен обзор кариологических данных рукокрылых Дальнего Востока России с целью уточнения их хромосомных характеристик и постановки задач для дальнейших исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе также использован собственный материал, определены хромосомные характеристики двух видов летучих мышей, отловленных в Приморском крае: бурый ушан (*Plecotus ognevi*): 3024 (♂), окрестности г. Владивосток, форт № 6, 2011 г. (с.ш. 43°11'35", в.д. 131°57'15") и двухцветный кожан (*Vespertilio murinus*): 1348 ♂, 2000 г. и 2857 (♀), 2010 г., Приморский край, г. Владивосток, здание БПИ ДВО РАН, ст. Академическая (с.ш. 43°11'32", в.д. 131°55'18"). Для ревизии хромосомной изученности видов рукокрылых, распространенных на территории Дальнего Востока России, использованы оригинальные литературные источники (таблица).

Хромосомные препараты приготовлены из клеток костного мозга и селезенки по общепринятой методике (Ford, Hamerton, 1956). Для стимуляции деления клеток животным вводили суспензию пекарских дрожжей за сутки до забоя (Lee, Elder, 1980). Хромосомные препараты просматривали под микроскопом Axioskop (Zeiss, Германия). Для регистрации и обработки микроизображений использовали CCD-камеру AxioCam HR и программное обеспечение AXIOVISION (Carl Zeiss MicroImaging GmbH, Германия) центра коллективного пользования микроскопии БПИ ДВО РАН, Владивосток.

Для иллюстрации изученности кариотипов и их изменчивости у видов рукокрылых Дальнего Востока России дана таблица. В графе «синоним» приведены видовые названия, указанные в литературных источниках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ хромосомных исследований рукокрылых Дальнего Востока России

Род *Myotis*. Из семи видов рода *Myotis*, обитающих на территории Дальнего Востока России, хромосомные наборы без дифференциального окрашивания хромосом исследованы для четырех: *M. sibirica*, *M. petax*, *M. ikonnikovi*, *M. macrodactylus*. Для *M. bombinus* и *M. frater* хромосомные характеристики даны для особей из Японии. Дифференциальное G-, С- и NOR-окрашивание хромосом сделаны для многих японских видов

Хромосомные характеристики рукокрылых Спиргера Дальнего Востока России

Вид	Регион	Синоним	2n	М-SM Число пар (крупные + + средние + + мелкие)	ST	A	NFa	X	Y	NOR Число пар (номера пар)	Дифферен- циальные окраски	Число исследо- ванных особей	Литературный источник
Семейство Гладконосые — Vespertilionidae Gray 1821													
<i>Myotis bombinus</i> Thomas 1905 — нощница амурская	ДВР Я	<i>M. bombinus</i> <i>M. nattereri</i> <i>bombinus</i>	— 44	— 3 + 0 + 1	—	17	50	M	A	— II (7–15, 19, 22) смс	— G	— 1m	— Ono, Obara, 1994
	Я	<i>M. nattereri</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	SM	—	—	C	1f	Harada, Yosida, 1978
<i>M. sibirica</i> Kaschenko 1905 — нощница сибирская	ДВР (Кам) Р (Сиб)	<i>M. brandti</i> <i>M. brandti</i>	44* 44*	3 + 1 + 0 3 + 0 + 1	—	17	50	M	A	—	—	1m 1f 2m	Картавцева, Докучаев, 1999 Кораблев и др., 1989
<i>M. gracilis</i> Ognev 1927 — нощница уссурийская	ДВР	<i>M. gracilis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. petax</i> Hollister 1912 — нощница восточная	ДВР (При) Кор	<i>M. daubentoni</i> <i>M. daubentoni</i>	44* 44*	3 + 0 + 1 3 + 0 + 2	—	17	50	M	A	—	—	1m 2f	Кораблев и др., 1989 Yoo, Yoon, 1992
<i>M. frater</i> G. Allen 1823 — нощница длиннохвостая	ДВР Я	<i>M. frater</i> <i>M. frater</i>	— 44	— 3 + 0 + 2	—	16	52	M	— ST	— 13 (8–11, 13– 15, 18–23) смс	— —	— 4f	— Ono, Obara, 1994
	Я	<i>M. frater</i>	44*	—	—	—	50	M-SM	SM	—	C	—	Ando et al., 1980
	Я	<i>M. frater</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	M-SM	—	—	C, G, Q	3m 4f	Ando et al., 1987
	Я	<i>M. frater</i> <i>kagiyae</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	SM	A	—	G, C	6m	Harada, Yosida, 1978

Таблица. Продолжение

Вид	Регион	Синоним	2n	М-SM Число пар (крупные + + средние + + мелкие)	ST	A	NFa	X	Y	NOR Число пар (номера пар)	Дифферен- циальные окраски	Число исследо- ванных особей	Литературный источник
<i>M. ikonnikovi</i> Ognev 1912 — ночица Иконникова	ДВР (При)	<i>M. ikonnikovi</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	SM	—	—	—	1f	Кораблев и др., 1989
	Я	<i>M. hosonoi</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	SM	A	—	C, G	10m 14f	Harada, Yosida, 1978
	Я	<i>M. hosonoi</i>	44	3 + 0 + 2	—	16	50	SM	A	—	—	1f 2m	Harada, 1973
	Я	<i>M. hosonoi</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	M-SM	—	—	C, G, Q	5m 3f	Ando et al., 1987
	Я	<i>M. hosonoi</i>	44	5 + 0 + 0	—	16	52	SM	A	—	—	1m	Tsuchiya et al., 1972
	Я	<i>M. hosonoi</i>	44	3 + 0 + 2	—	16	52	M	A	5 (7, 13, 14, 22, 23) смс	—	2m	Ono, Obara, 1994
	ДВР (При)	<i>M. sarassinii</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	M	A	—	—	—	1m
<i>M. macrodactylus</i> (Temminck 1840) — ночица длиннопалая	Кор	<i>M. macrodactylus</i>	44	3 + 1 + 0	—	17	50	SM	A	—	—	—	Park, Won, 1978
	Я	<i>M. macrodactylus</i>	44	3 + 0 + 2	—	16	50	SM	A	—	C, G	4m 6f	Harada, Yosida, 1978
	Я	<i>M. macrodactylus</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	M-SM	—	—	C, G, Q	8m 2f	Ando et al., 1987
	Я	<i>M. macrodactylus</i>	44	3 + 0 + 2	—	16	50	SM	A	—	—	2m 2f	Harada, 1973
	Я	<i>M. macrodactylus</i>	44	3 + 0 + 2	—	16	52	M	A	6 (18–23) смс	—	7m 5f	Ono, Obara, 1994
	Я	<i>M. macrodactylus</i>	44	3 + 0 + 2	—	16	50	M-SM	SM	—	C	—	Ando et al., 1980
	Я	<i>M. macrodactylus</i>	44+ + B*	—	—	—	50	—	—	—	—	5f 5m	Obara et al., 1976
<i>Plecotus oglevi</i> Kishida 1927 — ушан сибирский	ДВР (При)	<i>P. auritus</i>	32	9 + 0 + 1	—	5	50	SM	—	4	C	1f	Кораблев и др., 1989
	ДВР (При)	<i>P. oglevi</i>	32	9 + 0 + 1	—	5	50	SM	A	—	—	1m	наши данные
	Р (Сиб)	<i>P. auritus</i>	32	9 + 0 + 1	—	5	50	SM	A	—	G, Q, FISH	1m	Kulemzina, et al., 2011

Таблица. Продолжение

Вид	Регион	Синоним	2n	М-SM Число пар (крупные + + средние + + мелкие)	ST	A	NFa	X	Y	NOR Число пар (номера пар)	Дифферен- циальные окраски	Число исследо- ванных особей	Литературный источник
<i>P. sacramentis</i> G.M. Allen 1908 — ушан обыкновенный	ДВР	<i>P. sacramentis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Я	<i>P. auritus</i> <i>sacramentis</i>	32	9 + 0 + 1	—	5	50	M	A	4 (21–24) cmc	G	3f 1m	Ono, Obara, 1994
	Я	<i>P. auritus</i> <i>sacramentis</i>	32	9 + 0 + 1	—	5	50	SM	A	—	—	2f	Narada, 1973
	Я	<i>P. auritus</i> <i>sacramentes</i>	32*	—	—	—	—	—	—	—	—	1f 1m	Tsuchiya, 1979
<i>Barbastella</i> <i>darjelingensis</i> (Hodgson 1855) — широкоушкая азиатская	ДВР	<i>B. darjelingensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Я	<i>B. leucomelas</i> <i>darjelingensis</i>	32	9 + 0 + 1	—	5	50	M	A	5 (21–25) cmc	G	2m 1f	Ono, Obara, 1994
	Я	<i>B. leucomelas</i>	32*	10	—	5	50	SM	A	—	—	—	Ando et al., 1977
	ДВР	<i>P. abramus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pipistrellus</i> <i>abramus</i> (Temminck 1840) — нетопырь восточный	Кит (Хай)	<i>P. abramus</i>	26	10 + 0 + 0	—	2	44	A	A	—	C, G	1m 7f	Wu et al., 2009
	Кит (Тай)	<i>P. abramus</i>	26	10 + 0 + 0	—	2	44	A	A	—	C, G	9m 6f	Lin et al., 2002
	Кит	<i>P. abramus</i>	26	10 + 0 + 0	—	2	44	A	A	—	—	2m 2f	Wu et al., 2004
	Я	<i>P. abramus</i>	26	10 + 0 + 0	—	2	44	A	A	1 (5) int	G, C	7m 3f	Ono, Obara, 1994
	Я	<i>P. abramus</i>	26	10 + 0 + 0	—	2	44	—	—	—	C	—	Ando et al., 1980
	Я	<i>P. abramus</i>	26*	—	—	—	—	—	—	—	—	1f 1m	Tsuchiya, 1979
	Я	<i>P. abramus</i>	26	6 + 4 + 0	—	2	44	A	M	—	—	2m	Tsuchiya et al., 1972
	Я	<i>P. abramus</i>	26	6 + 4 + 0	—	2	44	ST	—	—	C, G, Q	3m 7f	Ando et al., 1987
	Я	<i>P. abramus</i>	26	6 + 4 + 0	—	2	44	A	A	—	—	3f	Narada, 1973
	ДВР (При)	<i>Pipistrellus savii</i>	44*	3 + 0 + 1	—	17	50	M	—	—	—	1f	Кораблев и др., 1989
Кор	<i>P. savii koreensis</i>	44*	3 + 1 + 0	—	17	50	M	A	—	—	—	Park, Won, 1978	

Таблица. Продолжение

Вид	Регион	Синоним	2n	М-SM Число пар (крупные + средние + + мелкие)	ST	A	NFa	X	Y	NOR Число пар (номера пар)	Дифферен- циальные окраски	Число исследо- ванных особей	Литературный источник	
<i>Vespertilio murinus</i> Linnaeus 1758 — кожан двухцветный	ДВР (При)	<i>V. murinus</i>	38*	6 + 0 + 1	—	11	50	M	—	—	—	1f	Кораблев и др., 1989 наши данные	
	ДВР (При)	<i>V. murinus</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M	A	—	—	1m 1f		
	Р (Сиб)	<i>V. murinus</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M	A	—	—	2m	Воронцов и др., 1969	
	Р (Сиб)	<i>V. murinus</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M	A	—	G, Q, FISH	1m	Kulemzina, et al., 2011	
	Е	<i>V. murinus</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M	—	—	G, Q	1m 1f	Volleth, 1985	
	Е	<i>V. murinus</i>	38*	—	—	—	50	—	—	—	—	1m	Volleth, 1987	
<i>V. sinensis</i> Peters 1880 — кожан восточный	ДВР (ЕАО, При)	<i>V. superans</i>	38*	6 + 0 + 1	—	11	50	M	A	—	—	2m 2f	Кораблев и др., 1989	
	ДВР (При)	<i>V. superans</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M	A	—	—	3m 2f	Воронцов и др., 1969	
	Я	<i>V. superans</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M	A	2 (15, 23) int	G	3m 5f	Ono, Obara, 1994	
	Я	<i>V. superans</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M-SM	A	—	C	—	Ando et al., 1980	
	Я	<i>V. superans</i>	38	6 + 0 + 1	—	11	50	M	A	—	C, T, Q, FISH	1m	Ono, Yoshida, 1997	
	Я	<i>V. superans</i>	38	6 + 0 + 3	—	9	54	SM	Dot	—	G, C	5m 5f	Harada et al., 1987	
<i>Eptesicus nilssonii</i> Keyserling et Blasius 1839 — кожанок северный	ДВР (Сак)	<i>E. nilssonii</i>	50	—	—	24	48	M	—	1 int	C	2f	Кораблев и др., 1989	
	ДВР (Кам)	<i>E. nilssonii</i>	50*	—	—	24	48	M	A	—	—	2f (1f 1m)	Картавцева, Докучаев, 1999	
	Я	<i>E. nilssonii parvus</i>	50	1	—	23	50	M-SM	A	—	T, Q, FISH	2m 1f	Ono, Yoshida, 1997	
	Я	<i>E. nilssonii</i>	50	—	—	—	48	—	—	—	—	—	Ono, Yosida, 1995	
	Я	<i>E. parvus</i>	50	—	—	—	48	—	—	—	—	1f	Tsuchiya, 1979	
	Я	<i>E. nilssonii</i>	50*	—	—	24	48	—	—	—	—	—	Ando et al., 1977	
	Е	<i>E. nilssonii</i>	50*	—	—	24	48	—	—	—	—	—	McBee et al., 1986 — обзор	
	Е	<i>E. nilssonii</i>	50	—	—	24	48	M-SM	—	—	1 (15) int	G	1f	Volleth et al., 2001
	<i>Murina ussuriensis</i> Ognev 1914 — трубонос уссурийский	ДВР	<i>M. ussuriensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		Я	<i>M. sylvatica</i>	44	3 + 0 + 1	3	14	56	—	—	—	—	2f 1m	Ono, Obara, 1994
Я		<i>M. aurata ussuriensis</i>	44	3 + 0 + 1	3	14	56	SM	A	—	G, C	1m 1f	Harada et al., 1987a	
Я		<i>M. aurata</i>	44*	5	4	12	60	SM	A	—	—	—	Ando et al., 1977	
Я		<i>Murina aurata ussuriensis</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	M	A	—	—	1m	Tsuchiya, 1979	

Таблица. Окончание

Вид	Регион	Синоним	2n	M-SM Число пар (крупные + + средние + + мелкие)	ST	A	NFa	X	Y	NOR Число пар (номера пар)	Дифферен- циальные окраски	Число исследо- ванных особей	Литературный источник
<i>M. hilgendorfi</i> Gray	ДВР	<i>M. leucogaster</i>	44	2 + 1 + 1	—	17	50	SM	A	—	—	1m	Кораблев и др., 1989
1842 — тубоконос сибирский	(При) Р (Сиб)	<i>M. hilgendorfi</i>	44	3 + 0 + 1	3	14	50	SM	A	—	G, Q, FISH	1m	Kulemzina, et al., 2011
	Я	<i>M. leucogaster hilgendorfi</i>	44	3 + 0 + 1	—	17	50	M	A	—	—	1m	Harada, 1973
	Я	<i>M. leucogaster hilgendorfi</i>	44	3 + 0 + 1	3	14	56	SM	A	—	G, C	2m	Harada et al., 1987a
	Я	<i>M. leucogaster</i>	44*	4	4	13	58	SM	A	—	—	—	Ando et al., 1977
	Т	<i>M. leucogaster</i>	44	2 + 1 + 1	—	17	50	SM	A	—	—	2f	McBee et al., 1986
Семейство Длиннокрылые — <i>Mimopteridae</i> Dobson 1835													
<i>Mimopterus fuliginosus</i> Hodgson 1835 — длиннокрыл восточный	ДВР Кит (Хай) Кит	<i>M. fuliginosus</i> <i>M. schreibersi</i> <i>M. fuliginosus</i>	— 46 46	— 2 + 1 + 0 —	— — —	— 19 —	— 50 —	— SM —	— A —	— — —	— — G, Q, FISH	— 1m —	— Wu et al., 2009 Ao et al., 2006
	Я	<i>M. schreibersi fuliginosus</i>	46	2 + 0 + 1	—	19	50	M	A	2 (смс 20; int 23)	G	1m 1f	Ono, Obara, 1994
	Я	<i>M. schreibersi fuliginosus</i>	46	2 + 1 + 1	—	18	52	SM	A	—	—	8m 6f	Harada, 1973
	Я	<i>M. schreibersi fuliginosus</i>	46	2 + 1 + 1	—	18	52	SM	A	—	—	3m 1f	Tsuchiya, 1971
	М	<i>M. schreibersi</i>	46	2 + 0 + 1	—	19	50	SM	A	—	—	1m 1f	Harada, Kobayashi, 1980
	Т	<i>M. schreibersi haradai</i>	46	2 + 1 + 0	1	18	52	SM	A	—	—	2m	McBee et al., 1986
	Т	<i>M. schreibersi</i>	46	2 + 0 + 1	—	19	50	SM	A	—	—	1f	Lin et al., 2002a

Примечание. Для двуплечих мета- и субметацентрических аутосом (M-SM) нами приведены три цифры, которые указывают на число хромосом различных размеров (крупных, средних, мелких). Эти цифры показывают интерпретацию морфологии хромосом авторами, исследовавшими вид. Для ЯО районов приведены число пар хромосом, имеющие эти структуры, и места их локализации в хромосомах. Звездочка над числом хромосом — авторы не привели фото хромосомных раскладок, и мы не смогли провести анализ морфологии и размеров хромосом. Морфология хромосом: М — метацентрическая, SM — субметацентрическая, M-SM — двуплечая (без четкого определения морфологии), ST — субтелоцентрическая, A — акроцентрическая, dot — точечная (очень мелкая, без видимой морфологии). Положение ЯО районов: смс — прицентромерное, int — интерцентриальное (между центромерой и теломерой). Пол: f — самка, m — самец. Сокращения регионов: Е — Европа, Р — Россия, Сиб — Сибирь, ДВР — Дальний Восток России, При — Приморский край, Сах — Сахалинская обл., Кам — Камчатская обл., ЕАО — Еврейская Автономная область, Я — Япония, Т — Таиланд, М — Малайзия, К — Китай, Тай — о-в Тайвань, Хай — о-в Хайнань, Кор — Корея.

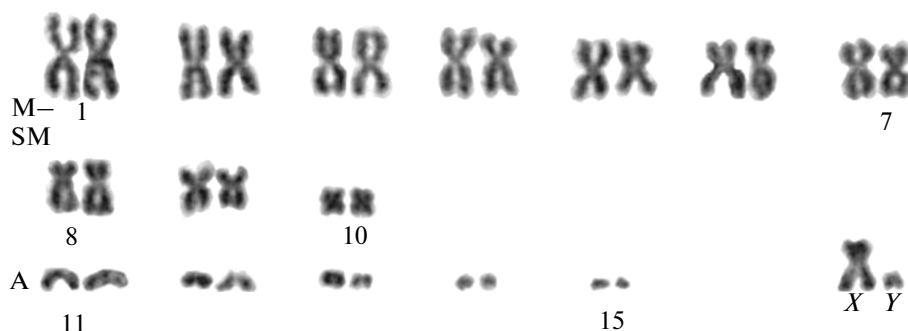


Рис. 1. Кариотип *Plecotus ognevi* Kishida 1927, самец № 3024, окрестности г. Владивосток.

ночниц, за исключением *M. petax* и *M. sibirica*. Кариотипы ночниц практически идентичны ($2n = 44$, $NFa = 50-52$), единственное различие обнаружено в морфологии одной пары аутосом, которая варьирует от точечной хромосомы неясной морфологии до отчетливо двуплечей благодаря наличию или отсутствию коротких гетерохроматиновых плеч. Поэтому число плеч хромосом у видов этого рода варьирует от 50 до 52.

Исходным вариантом для этой хромосомы принято считать маленький акроцентрик (А-тип), наблюдаемый у *M. bombinus*. Благодаря добавочному конститутивному хроматину хромосома приобретает вид маленького метацентрика с полностью гетерохроматиновыми плечами (M^h -тип), как у *M. ikonnikovi*, или субметацентрика с гетерохроматиновыми длинными плечами (SM^h -тип), характерного для *M. frater* и некоторых особей *M. macrodactylus* (где маленький субметацентрик путем перицентрической инверсии может менять морфологию на метацентрическую). Виды летучих мышей с А-типом данной хромосомной пары обитают повсеместно, в то время как виды с M^h -типом описаны только в Азии, SM^h - или М-типы встречаются исключительно в Японии. Поэтому было высказано предположение, что в ходе эволюции эта пара хромосом у видов рода *Myotis* изменялась от акроцентрического состояния к метацентрическому: $A \rightarrow M^h \rightarrow SM^h \rightarrow M$ (Harada, Yosida, 1978).

Интересно, что для одного вида рукокрылых, *M. macrodactylus* из Японии, показано наличие одной В-хромосомы (Obara et al., 1976).

Представители рода *Myotis* обладают различными прицентромерными ЯО районами (Volleth, 1987), локализация этих районов является видоспецифичной и может служить надежным дифференцирующим признаком не только для европейских, но и для дальневосточных видов. Подтверждением этому может служить описание различного числа и локализации ЯО районов на акроцентрических аутосомах у видов ночниц Японии (Ono, Obara, 1994).

Род *Plecotus*. На территории Дальнего Востока России обитают два вида — *Plecotus ognevi* и *P. sacrimontis*. Диплоидное число *P. ognevi*, исследованного нами, равно 32, число плеч аутосом — 50. Аутосомы: 9 пар крупных и средних метацентриков, 1 пара мелких метацентриков и 5 пар акроцентрических хромосом. X-хромосома — средних размеров субметацентрик, Y-хромосома — небольшой акроцентрик (рис. 1). Ранее кариотип самки был описан с территории Дальнего Востока под видовым названием *P. auritus* ($2n = 32$, $NF = 50$) с о-ва Русский, территориально принадлежащего г. Владивосток (Кораблев и др., 1989). Таким образом, нами для этого вида с территории Дальнего Востока России впервые описана морфология и размеры Y-хромосомы.

Дифференциальное С- и NOR- окрашивание хромосом приведено в работе Кораблева с соавторами (Кораблев и др., 1989). При С-окрашивании крупные прицентромерные С-блоки выявлены во всех двуплечих хромосомах и небольшие С-блоки — в акроцентрических аутосомах, за исключением первой пары. Районы ядрышкового организатора локализованы в прицентромерных районах четырех пар акроцентрических хромосом. Аналогичные данные получены для *P. auritus* из европейских популяций — показана локализация районов ядрышкового организатора в плечах пар хромосом № 20, 22, 24 и 25 стандартного кариотипа *Myotis* (Volleth, 1987). Дифференциальные G- и Zoo-FISH окрашивания хромосом исследованы для особи из популяции в Сибири (Kulemzina et al, 2011).

Для второго дальневосточного вида ушана *P. sacrimontis*, обитающего в Японии и островной части Дальнего Востока России, хромосомные наборы с российской территории не исследованы. Для особей из Японии изучены хромосомные наборы, как и для вида *P. ognevi*, под видовым названием *P. auritus* и с той же хромосомной формулой: $2n = 32$, $NFa = 50$. Для дальневосточного ушана из популяции в Японии описаны ЯО районы, которые расположены на 4 парах акроцентрических хромосом (хромосомные плечи 21–24

стандартного кариотипа *Myotis*) (Ono, Obara, 1994). Таким образом, можно предположить, что, поскольку ЯО районы у двух видов расположены на одних и тех же четырех парах хромосом, то кариотипы исследованных видов идентичны.

Род *Barbastella*. На территории Дальнего Востока России обитает один вид – *B. darjelingensis*, но хромосомные наборы известны только для особей из Японии: $2n = 32$, $NFa = 50$ (таблица).

Кариотип широкоушек очень сходен с кариотипом рода *Plecotus*: 9 пар крупных, 1 пара мелких метацентриков и 5 пар акроцентрических аутосом. X-хромосома – средних размеров субметацентрик, Y-хромосома – небольшой акроцентрик. Данный род также обладает прицентромерным типом распределения ядрышковых организаторов: ЯО районы расположены на 5 парах акроцентриков (хромосомные плечи № 21–25 стандартного кариотипа *Myotis*) (Ono, Obara, 1994). Интересно, что на о-ве Кунашир и в Японии обитают широкоушки, которые имеют, возможно, самостоятельный видовой ранг (данные М.П. Тиунова).

Род *Pipistrellus*. На Дальнем Востоке обитает один вид – восточный нетопырь (*P. abramus*), кариотип которого на данной территории не изучен, однако хорошо исследован из различных популяций Китая и Японии (таблица). Хромосомный набор восточного нетопыря характеризуется низким диплоидным числом ($2n = 26$, $NFa = 44$). Дифференциальное G-окрашивание хромосом указывает на наличие у восточного нетопыря трех пар больших метацентриков стандартного *Myotis*-подобного кариотипа и семи пар двуплечих хромосом, для пяти из которых состав хромосомных плеч не ясен. Пара маленьких субметацентриков стандартного кариотипа не была обнаружена, по всей вероятности, из-за сложных хромосомных перестроек (Ono, Obara, 1994). Многие авторы по-разному интерпретируют морфологию двуплечих хромосом: часть авторов дополнительно выделяет группу хромосом среднего размера. Большинство исследователей определяет X-хромосому как среднего размера акроцентрик, однако для *P. abramus* префектуры Фукуока (Fukuoka, Япония) X-хромосома описана как субтелоцентрик (Ando et al., 1987). Y-хромосома обычно определяется как наименьший акроцентрик набора, однако для нетопырей из префектуры Гунма (Gunma) в Японии Y-хромосому описывают как маленький метацентрик (Tsuchiya et al., 1972).

P. abramus обладает интерстициальным типом (intNOR) распределения ядрышковых организаторов: вставочные ЯО районы расположены на проксимальных участках длинных плеч пятой пары метацентриков, соответствующей акроцентрикам № 14 и № 7 стандартного кариотипа (Ono, Obara, 1994).

Для китайских (острова Тайвань и Хайнань) и японских популяций восточного нетопыря пока-

зано наличие больших блоков прицентромерного гетерохроматина на пяти больших и средних парах двуплечих аутосом, одной паре акроцентриков и X-хромосоме; Y-хромосома полностью гетерохроматиновая (Ando et al., 1980; Ando et al., 1987; Lin et al., 2002; Wu et al., 2009). Любопытно, что для восточных нетопырей префектур Аомори (Aomori) и Сайтама (Saitama) C-окраска хромосом выявила наличие крупных блоков конститутивного гетерохроматина только на трех парах больших метацентриков по обе стороны от центромеры (Ono, Obara, 1994).

Виды рода *Pipistrellus* обладают значительным внутривидовым кариологическим полиморфизмом и внутривидовой стабильностью (Воронцов и др., 1969). Число хромосом в этом роде варьирует от 26 до 44, а NFa от 44 до 56 (Baker, 1970), поэтому для представителей этого рода хромосомные характеристики являются надежным видовым признаком. В одной из первых работ, посвященных оригинальным хромосомным исследованиям рукокрылых России и сравнительной кариологии семейства Vespertilionidae показано, что род *Pipistrellus* четко распадается на две группы: европейскую и амфиоцифическую (куда на тот момент вошли *P. abramus* в Азии и *P. hesperus* в Америке) (Воронцов и др., 1969).

Род *Hypsugo*. Кожановидный нетопырь (*Hypsugo alashanicus* (Bobrinskoj 1926)) сравнительно недавно был выделен из состава близкого европейского вида *H. savii* (Bonaparte 1837). Ранее оба вида рассматривались под одним названием *Pipistrellus savii* Bonaparte 1837 (Тиунов, 1997). Особенности кариотипа кожановидных нетопырей подтверждают выделение видов рода *Hypsugo* из рода *Pipistrellus* (Volleth et al., 2001).

Хромосомы кожановидного нетопыря *H. alashanicus* ($2n = 44$, $NFa = 50$) консервативны и сходны с таковыми рода *Myotis* (таблица). Числа хромосом этого вида с территории Дальнего Востока определены для особей из России (Кораблев и др., 1989) и Кореи (Park, Won, 1978). Для этого вида информация о дифференциальном окрашивании хромосом и типе распределения ядрышковых организаторов неизвестна.

Род *Vespertilio*. На территории Дальнего Востока России обитает два вида кожанов: двухцветный кожан (*V. murinus*) и восточный кожан (*V. sinensis*).

Кариотип исследованной нами особи *V. murinus* из окр. г. Владивосток имеет $2n = 38$, $NFa = 50$. Аутосомы: 6 пар крупных мета- и субметацентриков, 1 пара мелких субметацентриков и 11 пар убывающих по величине акроцентриков. X-хромосома – средних размеров субметацентрик, Y-хромосома – акроцентрическая (рис. 2). Впервые описание кариотипа этого вида было дано Воронцовым с соавторами (1969) с территории Сибири, а для территории Дальнего Востока России – в работе Кораблева с соавторами (1989) для самки из

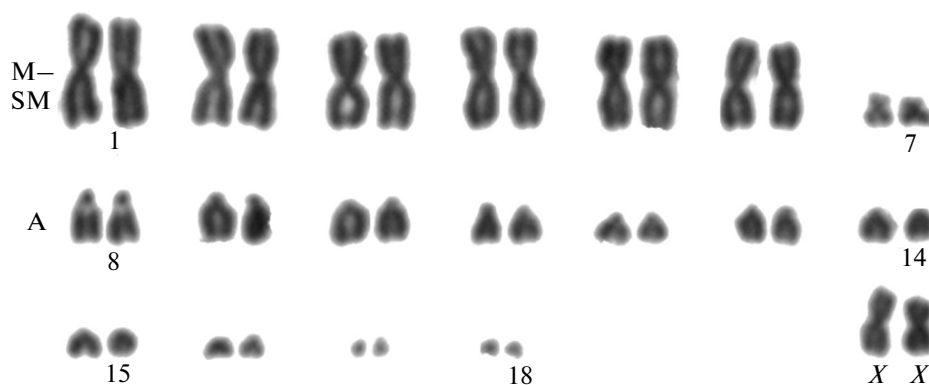


Рис. 2. Кариотип *Vespertilio murinus* Linnaeus 1758, самка № 2857, г. Владивосток.

окрестностей г. Владивосток, без фото набора хромосом. Наше описание хромосомного набора *V. murinus* полностью совпадает с опубликованными ранее данными. Подобный кариотип характерен для всех кариотипически исследованных дальневосточных представителей рода *Vespertilio* (Bickham, 1979b; Volleth, 1987; Ono, Obara, 1994).

При сравнении кариотипов двухцветного кожана (*V. murinus*) из сибирских, европейских и дальневосточных популяций ($2n = 38$, $NFa = 50$) различий не обнаружено. ЯО районы хромосом исследованы только для европейских представителей вида. Интерстициальные крупные ЯО районы выявлены в местах вторичной перетяжки двух пар акроцентриков (плечи № 15 и № 23 стандартного кариотипа *Myotis*) (Volleth, 1987).

Хромосомный набор восточного кожана (*V. sinensis*) практически идентичен таковому *V. murinus*: 7 пар двуплечих хромосом и 11 пар акроцентриков, из которых три пары больших метацентриков образованы слияниями шести пар акроцентриков *Myotis-type* кариотипа. В С-окраске между японскими популяциями выявлены различия (Ando et al., 1980). Слабо окрашенные блоки гетерохроматина обнаружены в прицентромерных участках двух пар больших и одной пары маленьких двуплечих аутосом, отчетливые прицентромерные С-блоки — в остальных парах хромосом, за исключением полностью гетерохроматиновых двух пар самых мелких акроцентриков. Однако в следующей статье (Harada et al., 1987) авторы описывают иное распределение гетерохроматина. Так, они отмечают заметные прицентромерные С-блоки на трех парах крупных метацентрических парах и одной паре мелких субметацентриков и небольшие прицентромерные блоки гетерохроматина на трех других парах метацентриков, при этом у двух пар на одном из плеч расположены слабо окрашивающиеся вставочные С-блоки. Две пары самых мелких хромосом двуплечие и полностью гетерохроматиновые, у большинства акроцентриков конститутив-

ный гетерохроматин локализован прицентромерно, одна из пар несет вставочный блок гетерохроматина в районе вторичной перетяжки.

Отличий в локализации конститутивного гетерохроматина на половых хромосомах не выявлено: X-хромосома обладает неотчетливым прицентромерным С-блоком, Y-хромосома — полностью гетерохроматиновая (Ando et al., 1980; Harada et al., 1987).

Для *V. sinensis* с помощью метода флюоресцентной *in situ* гибридизации исследована локализация теломерных последовательностей $(TTAGGG)_n$; кроме концевых теломерных участков, в прицентромерном районе всех 7 двуплечих хромосом обнаруживался едва заметный гибридационный сигнал, для 8 пар акроцентриков (№ 18–25) и Y-хромосомы в прицентромерном районе гибридационный сигнал был интенсивным. Любопытно, что участки конститутивного гетерохроматина в самой маленькой паре акроцентриков и Y-хромосоме показали полную гибридизацию, в то время как интерстициальные С-блоки на двух крупных метацентрических парах и одной паре акроцентриков не подверглись гибридизации. Вставочные теломерные последовательности наблюдали внутри участков конститутивного гетерохроматина или сателлитной ДНК, что может свидетельствовать о недавних хромосомных перестройках, произошедших в процессе эволюции (Ono, Yoshida, 1997).

Распределение ядрышковых организаторов полностью идентично их распределению у *V. murinus*: 2 крупных блока ЯО районов локализованы в местах вторичной перетяжки на двух парах акроцентриков — плечи № 15 и № 23 стандартного кариотипа *Myotis* (Ono, Obara, 1994). Различий между исследованными видами не выявлено.

Род *Eptesicus*. С территории Дальнего Востока России кариотип северного кожана (*E. nilssonii*) ($2n = 50$, $NFa = 48$) описан для особей из двух географических регионов — Камчатки и Сахалина (таблица). Локализация ядрышковых организа-

торов известна для летучих мышей о-ва Сахалин и Европы. ЯО районы локализованы в месте вторичной перетяжки одной пары акроцентрических хромосом (Кораблев и др., 1989; Volleth et al., 2001). Северный кожанок распространен на территории Евразии от Скандинавии, п-ова Ютландия, до тихоокеанского побережья. На всем ареале хромосомные характеристики вида стабильны: все аутосомы акроцентрические (Tsuchiya, 1979, McBee et al., 1986), однако для популяции на о-ва Хоккайдо описана одна пара двуплечих аутосом (Ono, Yosida, 1997).

Род *Murina*. Уссурийский (малый) трубконос (*M. ussuriensis*) — редкий слабоизученный вид, хромосомные характеристики известны только из Японии под разными видовыми названиями: *M. aurata* (Ando et al., 1977; Tsuchiya, 1979; Harada et al., 1987a) и *M. sylvatica* (Ono, Obara, 1994). Число хромосом (44) всегда стабильно, но числа плеч хромосом в различных работах варьируют ($N_{Fa} = 50, 56, 60$). Одни исследователи не выделяют субтелоцентрические элементы и описывают одноплечие аутосомы как 17 пар акроцентриков, число плеч хромосом в таком кариотипе равно 50 (Tsuchiya, 1979). Другие — показывают наличие пяти пар двуплечих (мета-субметацентрика) и четырех пар одноплечих аутосом (субтелоцентриков), с числом плеч хромосом равным 60 (Ando et al., 1977) или четыре двуплечих и три пары одноплечих хромосом с $N_{Fa} = 56$ (Harada et al., 1987b; Ono, Obara, 1994). ЯО районы распределены по многим акроцентрическим парам, которые остались не определены (Ono, Obara, 1994).

Сибирский (большой) трубконос (*M. hilgendorfi*) сравнительно недавно выделен из вида *M. leucogaster* Milne-Edwards 1872 на основе морфологических и молекулярных данных (Kruskop, 2005; Крускоп, 2012). Предполагается, что на территории Дальнего Востока России распространен один вид — *M. hilgendorfi*. С территории Дальнего Востока России (Приморский край, пещера Великан) описан кариотип под видовым названием *M. leucogaster* ($2n = 44$, $N_{Fa} = 50$): аутосомы представлены 2 парами крупных метацентриков, 1 парой средних метацентриков (примерно равна плечу крупной пары), 1 парой мелких метацентриков и 17 парами субтело- или акроцентрических хромосом (Кораблев и др., 1989). Такой кариотип описан для *M. leucogaster* из Таиланда (McBee et al., 1986).

Примечательно, что кариотипы сибирской и японской популяции *M. hilgendorfi*, по-видимому, состоят из: трех пар крупных метацентриков, одной пары мелких субметацентриков, трех пар субтелоцентрических хромосом и 14 пар акроцентриков, при этом одни авторы учитывают субтелоцентрические хромосомы при подсчете числа плеч хромосом (Harada et al., 1987a), другие — нет (Kulemzina et al., 2011).

Нет единого мнения относительно числа двуплечих хромосом данного вида в японских популяциях. Так, Харада (Harada, 1973) указывает на наличие только четырех пар двуплечих хромосом, а Андо с соавторами (Ando et al., 1977) дополнительно выделяют 4 пары субтелоцентриков из числа акроцентрических хромосом.

Интересно, что сходный кариотип описан и для *M. leucogaster* из южного Китая — провинции Гуйчжоу (Guizhou) (Gu, 2006). Для китайских трубконосов (исследованы две особи) указано не три, а четыре мелкие субтелоцентрические хромосомы. Последние молекулярно-генетические и морфологические данные показали видовое многообразие рода *Murina* в Юго-Восточной Азии (Francis, Eger, 2012), кариотипы которых не известны. В связи с этим можно предположить, что китайскими исследователями был кариотипирован вид, близкий к *M. leucogaster*.

Таким образом, можно заключить, что кариотипы особей сибирской и японской популяций (*M. hilgendorfi*) сходны по наличию трех крупных пар хромосом и различаются числом субтело- и акроцентрических хромосом. Такую изменчивость можно объяснить разными подходами к оценке хромосом с короткими плечами при подсчете N_{Fa} . Кариотипы особей из Приморья и Таиланда (*M. leucogaster*) сходны по наличию двух пар крупных метацентрических хромосом. На различие кариотипов *M. leucogaster leucogaster* Таиланда и *M. leucogaster hilgendorfi* Японии было обращено внимание и ранее (McBee et al., 1986, Volleth, 2006).

Возможно, на территории Приморского края обитают два вида — *M. leucogaster* и *M. hilgendorfi*, для уточнения числа видов необходимо дальнейшее исследование с применением NOR- и G-окраски хромосом и молекулярных методов.

Род *Miniopterus*. Род *Miniopterus* значительно отличается от представителей семейства Vespertilionidae по структуре верхней поверхности языка, морфологии зубной системы, строению сперматозоидов, а также по ряду важнейших эмбриологических признаков (Тиунов, 1997). По совокупности морфологических и молекулярных данных длиннокрылы вынесены в отдельное семейство, Miniopteridae, представляя собой крайне уклонившуюся линию, родственную гладконосым, и в некоторых анализах оказываются сестринской группой для бульдоговых и наталид (Hooper, Van Den Bussche, 2003). Недавние молекулярные исследования (цитохром *b*), показали, что обыкновенный длиннокрыл (*M. schreibersi* (Kuhl 1819)), представляет собой сборный таксон, включающий несколько неродственных видов, при этом дальневосточную популяцию длиннокрылов относят к *M. fuliginosus* (Tian et al., 2004).

Кариотип *M. fuliginosus*, описан ($2n = 46$, $N_{Fa} = 50-52$) для особей из Китая, Японии, Таиланда

и Малайзии (таблица), для популяций Дальнего Востока России данных нет. Кариотип состоит из 19 пар акроцентриков и двух пар крупных метацентриков; третья пара крупных метацентриков и пара мелких субметацентриков *Myotis-type* кариотипа по данным G-окраски образуют 3 дополнительные пары акроцентриков (центрическое разделение и перичентрическая инверсия) (Bickham, 1979b; Оно, Obara, 1994). Разные исследователи описывают различное число двуплечих хромосом или дополнительно выделяют субтелоцентрическую пару, вероятно, это свидетельствует о внутривидовом хромосомном полиморфизме или о различной видовой принадлежности исследованных животных. NOR-окрашивание приведено только в одной работе, где выявлены один прицентромерный и один вставочный ЯО районы на двух парах акроцентриков – прицентромерный на плече № 20 и вставочный на плече № 23 стандартного кариотипа (Оно, Obara, 1994).

Таким образом, можно заключить, что хромосомные наборы рукокрылых Дальнего Востока исследованы недостаточно полно. Из 18 видов рукокрылых территории Дальнего Востока России кариотипы не исследованы для семи: *Myotis bombinus*, *M. frater*, *Plecotus sacrimontis*, *Barbastella darjelingensis*, *Pipistrellus abramus*, *Murina ussuriensis*, *Miniopterus fuliginosus*, однако для этих видов имеются данные из других географических регионов; кариотип *M. gracilis* все еще не известен. В представленном обзоре показана значимость цитогенетических характеристик для решения таксономических задач в данной группе, поэтому дальнейшие хромосомные исследования рукокрылых Дальнего Востока России представляются актуальными и перспективными.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке ДВО РАН (12-П-СО-06-018).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боевский Г.Г., Картавцева И.В., Загороднюк И.В., Белянин А.Н., Ляпунова Е.А., 1995. Ядрышкообразующие районы и В-хромосомы лесных мышей (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Генетика. Т. 31. № 2. С. 185–192.
- Волобуев В.Т., Стрелков П.П., 1971. Идентичность кариотипов в роде *Myotis* // Зоологический журнал. Т. 4. № 12. С. 1892–1894.
- Воронцов Н.Н., 1958. Значение хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол. Т. 6. № 2. С. 5–36.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., Волобуев В.Т., 1969. Сравнительная кариология летучих мышей семейства Vespertilionidae (Chiroptera) // Млекопитающие (эволюция, кариология, систематика, фаунистика). Новосибирск: Наука. С. 16–21.
- Картавцева И.В., 2002. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток: Дальнаука. 142 с.
- Картавцева И.В., Докучаев Н.Е., 1999. Исследование хромосом двух видов летучих мышей Камчатки // Материалы 6-й Конференции териологического общества. 13–16 апреля 1999. С. 67–68.
- Кораблев В.П., 1987. Локализация районов ядрышкового организатора у млекопитающих // Вопросы эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 37–44.
- Кораблев В.П., Якименко Л.В., Тиунов М.П., 1989. Кариотипы летучих мышей Дальнего Востока // Современные подходы к изучению изменчивости (сборник научных трудов). Владивосток: ДВО АН СССР. С. 95–98.
- Крускоп С.В., 2012. Отряд Chiroptera // В кн.: Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.) Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 73–126.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 406 с.
- Стрелков П.П., 2006. Кризис политипической концепции вида на примере рода *Plecotus* // *Plecotus et al.* Т. 9. С. 3–7.
- Тиунов М.П., 1984. Отряд Chiroptera Blumenbach, 1779 – Рукокрылые. Наземные млекопитающие Дальнего Востока. М.: Наука. С. 73–102. – 1997. Рукокрылые Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 134 с.
- Ando K., Harada M., Uchida T.A., 1987. A karyological study on five Japanese species of *Myotis* and *Pipistrellus*, with special attention to composition of their C-band materials // *J. Mamm. Soc. Japan.* V. 12. № 1–2. P. 25–29.
- Ando K., Tagawa T., Uchida T.A., 1977. Considerations of karyotypic evolution within Vespertilionidae // *Experientia.* V. 33. P. 877–879.
- Ando K., Tagawa T., Uchida T.A., 1980. The C-banding pattern of 6 Japanese species of vespertilionine bats (Mammalia: Chiroptera) // *Experientia.* V. 36. P. 653–653.
- Ао L., Gu X., Feng Q., Wang J., O'Brien P.C., Fu B., et al., 2006. Karyotype relationships of six bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) from China revealed by chromosome painting and G-banding comparison // *Cytogenetic and Genome Research.* V. 115. № 2. P. 145–153.
- Baker R.J., 1970. Karyotypic trends in bats // *Biology of Bats.* New York: Academic Press. V. 1. P. 65–95. – 2006. Order Chiroptera // *Atlas of Mammalian Chromosomes.* Hoboken: John Wiley & Sons. P. 378–380.
- Baker R.J., Bickham J.W., 1980. Karyotypic evolution in bats: evidence of extensive and conservative chromosomal evolution in closely related taxa // *Systematic Zoology.* V. 29. № 3. P. 239–253.

- Bickham J.W., 1979. Banded karyotypes of 11 species of American bats (genus *Myotis*) // Cytologia. V. 44. P. 789–797. — 1979a. Chromosomal variation and evolutionary relationship of vespertilionid bats // Journal of Mammalogy. V. 60. № 2. P. 350–363.
- Ford C.E., Hamerton J.L., 1956. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technology. V. 31. P. 247–251.
- Francis C.M., Eger J.L., 2012. A review of tube-nosed bats (*Murina*) from Laos with description of two new species // Acta Chiropterologica. V. 14. № 1. P. 15–38.
- Gu X.-M., 2006. The karyotypes of six species of bats from Guizhou // Chinese Journal of Zoology. V. 41. № 5. P. 112–116.
- Harada M., 1973. Chromosomes of nine Chiropteran species in Japan // La Kromosomo. V. 91. P. 2885–2895.
- Harada M., Ando K., Uchida T.A., Takada S., 1987. Karyotypic evolution of two Japanese *Vespertilio* species and its taxonomic implication (Chiroptera: Mammalia) // Caryologia. V. 40. № 3. P. 175–184. — 1987a. A karyological study on two Japanese species of *Murina* (Mammalia: Chiroptera) // Journal of the Mammalogical Society of Japan. V. 1–2. P. 15–23.
- Harada M., Kobayashi T., 1980. Studies on the small mammal fauna of Sabah, East Malaysia. II. Karyological analysis of some Sabahan mammals // Contributions from the Biological Laboratory. V. 26. P. 83–95.
- Harada M., Yosida T.H., 1978. Karyological study of four Japanese *Myotis* bats (Chiroptera, Mammalia) // Chromosoma (Berl.). V. 65. P. 283–291.
- Hofer S.R., Van Den Bussche R.A., 2003. Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae // Acta Chiropterologica. V. 5. P. 1–63.
- Kruskop S.V., 2005. Towards taxonomy of the Russian *Murina* (Vespertilionidae: Chiroptera) // Russian Journal of Theriology. V. 4. № 2. P. 91–99.
- Kulemzina A.I., Nie W., Trifonov V.A., Staroselec Y., Vasenkov D.A., et al., 2011. Comparative chromosome painting of four Siberian Vespertilionidae species with *Aseliscus stoliczkanus* and human probes // Cytogenetic and Genome Research. 134. P. 200–205.
- Kruskop S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V., Lim B.K., Eger J.L., 2012. Genetic diversity of northeastern Palearctic bats as revealed by DNA barcodes // Acta Chiropterologica. V. 14. № 1. P. 1–14.
- Lee M.R., Elder F.F.B., 1980. Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigations // 'Cytogenetics and Cell Genetics. V. 26. P. 36–40.
- Lin L.-K., Motokawa M., Harada M., 2002. Karyological study of the house bat *Pipistrellus abramus* (Mammalia: Chiroptera) from Taiwan with comments on its taxonomic status // The Raffles Bulletin of Zoology. V. 50. № 2. P. 507–510. — 2002a. Karyology of ten vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Taiwan // Zoological studies. V. 41. № 4. P. 347–354.
- Matthey R., 1973. The chromosome formulae of eutherian mammals // Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. London: Academic Press. P. 531–616.
- McBee K., Bickham J.W., Yehbutra S., Nabhitabhata J., Schlitter D.A., 1986. Standard karyology of nine species of vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Thailand // Annals of Carnegie Museum. V. 55. № 5. P. 95–116.
- Obara Y., Tomiyasu T., Saitoh K., 1976. Chromosome studies in the Japanese vespertilionid bats: I. Karyotypic variation in *Myotis macrodactylus* Temminck // The Japanese journal of genetics. V. 3. № 51. P. 201–206.
- Ono T., Obara Y., 1994. Karyotypes and Ag-NOR variations in Japanese vespertilionid bats (Mammalia: Chiroptera) // Zoological Science. V. 11. № 3. P. 473–484.
- Ono T., Yoshida M.C., 1995. Banded karyotype of *Eptesicus nilssonii parvus* (Mammalia: Chiroptera) // Chromosome Information Service. V. 59. P. 19–21. — 1997. Differences in the chromosomal distribution of telomeric (TTAGGG)_n sequences in two species of the vespertilionid bats // Chromosome Research. V. 5. P. 203–212.
- Park S.R., Won P.O., 1978. Chromosomes of Korean bats // Journal of the Mammalogical Society of Japan. V. 7. P. 199–203.
- Sánchez A., Burgos M., Jiménez R., Díaz de la Guardia R., 1990. Variable conservation of nucleolus organizer regions during karyotypic evolution in Microtidae // Genome. V. 33. № 1. P. 119–22.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E., 2006. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results // Zoologica Scripta. V. 35. P. 187–230.
- Tian L., Liang B., Maeda K., Metzner W., Zhang S., 2004. Molecular studies on the classification of *Miniopterus schreibersii* (Chiroptera: Vespertilionidae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences // Folia Zoologica. V. 3. № 53. P. 303–311.
- Tiunov M.P., 2011. Distribution of the bats in Russian Far East (Problems and questions) // Proceedings of the Japan-Russia cooperation symposium on the conservation of the ecosystem in Okhotsk. Sapporo. P. 359–369.
- Tsuchiya K., 1979. A contribution to the chromosome study in Japanese mammals // Proceedings of the Japan Academy. V. 55 (B). № 4. P. 191–195. — 1971. Chromosomes of two insectivorous bat species from Japan // Journal of the Mammalogical Society of Japan. V. 5. № 3. P. 114–116.
- Tsuchiya K., Harada M., Yosida T.H., 1972. Karyotypes of four species of bats collected in Japan // Annual Report of National Institute of Genetics (Japan). № 22. P. 50–51.
- Volleth M., 1985. Chromosomal homologies of the genera *Vespertilio*, *Plecotus* and *Barbastella* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Genetica. V. 66. P. 231–236. — 1987. Differences in the location of nucleolus organizer regions in European vespertilionid bats // 'Cytogenetics and Cell Genetics. V. 44. P. 186–197. — 2006. Karyotype analysis of *Murina suilla* and *Phoniscus atrox* from Malaysia (Chiroptera: Murininae, Kerivoulinae) // Lynx (Praha). n.s. V. 37. P. 275–284.
- Volleth M., Bronner G., Gopfert M. C., Heller K.-G., von Helversen O., Yong H.-S., 2001. Karyotype comparison and phylogenetic relationships of *Pipistrellus*-like bats (Vespertilionidae; Chiroptera; Mammalia) // Chromosome Research. V. 9. P. 25–46.
- Volleth M., Eick G., 2012. Chromosome evolution in bats as revealed by FISH: The ongoing search for the ancestral

- chiropteran karyotype // Cytogenetic and Genome Research. 137. P. 165–173.
- Volleth M., Heller K.-G., 1994. Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis // Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. V. 32. P. 11–34. — 2007. Chromosome number reduction accompanied by extensive heterochromatin addition in the bat *Glauconycteris beatrix* (Mammalia; Chiroptera, Vespertilionidae) // Cytogenetic and Genome Research. V. 119. P. 245–247.
- Yoo D.H., Yoon M.H., 1992. A karyotypic study on six Korean vespertilionid bats // Korean Journal of Zoology. V. 35. № 4. P. 489–496.
- Wu Y., Harada M., Li Y., 2004. Karyology of seven species bats from Sichuan, China // Acta Theriologica Sinica. V. 24. № 1. P. 30–35.
- Wu Y., Motokawa M., Li Y.-C., Harada M., Chen Z., Lin L.-K., 2009. Karyology of eight species of bats (Mammalia: Chiroptera) from Hainan Island, China // International Journal of Biological Sciences. V. 5. P. 659–666.

THE CURRENT STATUS OF CHROMOSOMAL INVESTIGATIONS OF BATS (CHIROPTERA) FROM THE RUSSIAN FAR EAST

I. V. Kartavtseva, U. V. Gorobeiko, M. P. Tiunov

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia
e-mal: irina-kar52@rambler.ru, ich_tu_dir_weh@bk.ru

A review of available karyological data on bats from the Russian Far East is presented. Karyotypes of eight species out of 18 species of bats from the Russian Far East have not been investigated yet. The chromosomal data on seven species (*Myotis bombinus*, *M. frater*, *Plecotus sacrimontis*, *Barbastella darjelingensis*, *Pipistrellus abramus*, *Murina ussuriensis*, and *Miniopterus fuliginosus*) among these ones are known from some other geographical regions. A chromosomal set for *Myotis gracilis* is still unknown. The differences found in the number of large pairs of metacentric chromosomes in *Murina hilgendorfi* from different geographic populations attest that two species, *M. hilgendorfi* and *M. leucogaster* inhabit the Russian Far East. The interspecies differences in the number and location of NOR among the chromosomes of *Myotis* species can be used for the solution of taxonomic problems. For bats from the Russian Far East, the NOR was described only for *Plecotus ognevi* and *Eptesicus nilssoni*. Further investigations of bats from the Russian Far East can help to detect their karyological peculiarities.

Keywords: Chromosomes, karyotypes, bats, Chiroptera, Far East.