

ДОБАВОЧНЫЕ ХРОМОСОМЫ У КРЫСОВИДНОГО ХОМЯЧКА
(*TSCHERSKIA TRITON*)
И ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

И. В. КАРТАВЦЕВА, Ю. М. БОРИСОВ, Е. А. ЛЯПУНОВА,
Н. Н. ВОРОНЦОВ и В. П. КОРАБЛЕВ

Биолого-почвенный институт Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР (Владивосток)
и Институт биологии развития Академии наук СССР (Москва)

Исследованы хромосомные наборы 39 *T. triton* из Южного Приморья; 35 из них имеют $2n=28$. У четырех животных обнаружены дополнительные хромосомы (у трех $2n=28$, 29, у одного $2n=28$, 29, 30 в тканях костного мозга и у трех из этих хомячков в клетках семенников $2n=29$, 30). Приводится С- и G-окраска метафазных хромосом; обнаружены большие гетерохроматиновые блоки у В-хромосом. Изменчивость числа В-хромосом у *T. triton* говорит о том, что предложенное Воронцовым и Раджабли (1969) разделение *Tscherskia* на два вида цитологически не подтверждается.

Из почти 2000 кариологически изученных видов млекопитающих (см. сводки Matthey, 1973; Sharnan, 1973) добавочные или сверхчисленные (В) хромосомы обнаружены пока лишь у 20 видов. В-хромосомы обнаружены у сумчатых *Schoinobates volans* (Hayman, Martin, 1965) и *Echymipera kalabu* (Hayman et al., 1969); землеройки-белозубки *Crociodura suaveolens* (Meylan, Hausser, 1974); разводимых в неволе популяций серебристой морфы американских лис *Vulpes fulva* (Gustavsson, Sundt, 1967; Low, Benirschke, 1972; Беляев и др., 1974; Волобуев и др., 1976) и диких евразийских лис *V. vulpes* (Bucton, Cunningham, 1971; Renzoni, Omodeo, 1972); дикобразного *Proechimys iheringi* (Yonenaga et al., 1976); мешотчатой «крысы» *Peroghathus baileyi* (Patton, 1972, 1977); крыс *Rattus rattus* (Gropp et al., 1970; Yong, Dhalival, 1972; Raman, Sharma, 1974), *R. tunney* и *R. fuscipes* (Baverstock et al., 1977, II); *Uromys caudimaculatus*, *Melomys cervinipes*, *M. littoralis*, *Mastacomys fuscus* (Baverstock et al., 1976, 1977); восточноазиатских мышей *Apodemus peninsulae* (Бекасова, Воронцов, 1975; Воронцов и др., 1977), хромосомный полиморфизм которых по В-хромосомам описывался под названиями *A. spesiosus* (Kral, 1971) и *A. giliacus* (Hayata et al., 1970; Hayata, 1973); копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (Гилева, 1973, 1975); неарктического мышевидного хомячка *Reithrodontomys megalotis* (Blanks, Shellhammer, 1968; Shellhammer, 1969); неотропических хомячков *Oryzomys sp.* и *Akodon sp.* (Yonenaga et al., 1976) и, наконец, у палеарктического крысовидного хомячка *Tscherskia triton* (Борисов и др., 1978). Добавочные В-хромосомы известны у ряда видов растений (например, у кукурузы), у многих видов насекомых. Функция В-хромосом до сих пор не ясна. Быть может, В-хромосомы содержат резервный генетический материал в неактивном, гетерохроматиновом состоянии, который транслокационно может включаться в основной набор А-хромосом и нести функциональную нагрузку.

Для *B*-хромосом характерно варьирование их числа как у разных особей в пределах одной популяции, так и в разных клетках и тканях одной особи. Показано, что в большинстве случаев *B*-хромосомы имеют гетерохроматиновую природу (White, 1973; Müntzing, 1974; Raman, Sharma, 1974; Волобуев и др., 1976; Baverstock et al., 1977, II). В отличие от *A*-хромосом, чья дифференциация, как правило ведет к репродуктивной изоляции (полной или, по крайней мере, частичной), различия по *B*-хромосомам такой роли не играют.

Из Южной Кореи был описан *Cricetulus nestor* Thomas, 1907 (terra typica, 100 км в северо-востоку от Сеула). Позднее Огнев выделил крысовидных хомячков в отдельный род, описав из Уссурийского края *Tscherskia albipes* Ognev, 1914. Аргиропуло (1933) в ревизии хомячков Палеарктики рассматривал *albipes* как синоним *nestor* и отнес наших дальневосточных крысовидных хомячков к *Tscherskia triton nestor* Thom. (terra typica *triton* de Winton, 1899—Северный Шандунь, Китай). Эта точка зрения была принята в сводке (Ellerman, Morrison-Scott, 1951).

Для популяции *T. triton nestor* из Кореи был описан кариотип $2n=30$ (Макино, 1951). Воронцов и Раджабли (1969), изучив кариотипы 10 крысовидных хомячков из окрестностей Уссурийска Приморского края (terra typica *albipes* Ognev 1914), обнаружили у них константный кариотип $2n=28$, на основе чего восстановили видовой статус *T. albipes* для популяции из Южного Приморья. Переисследование кариотипов *Tscherskia* из Центральной Кореи показало, в отличие от предыдущих данных (Макино, 1951), что у них $2n=28$, на основе чего был сделан вывод о конспецифичности *albipes* и *nestor* (Tsuchia, Won, 1976). Создавалось впечатление о том, что Макино ошибся в определении числа хромосом ($2n=30$).

Настоящая работа посвящена изучению кариотипа крысовидного хомячка *Tscherskia triton* и доказательству наличия у некоторых особей данного вида хомячков добавочных хромосом.

Изучены кариотипы 39 особей; 36 крысовидных хомячков (25 ♂♂ и 11 ♀♀) из окрестностей Уссурийска и 3 ♂♂ из окрестностей пос. Пограничный Приморского края, отловленных в 1965—1978 гг. В это число входят вновь просмотренные препараты восьми животных, изученных ранее (Воронцов, Раджабли, 1969). Кроме того, изучены препараты мейотических хромосом от 24 особей. Хромосомные препараты приготовлены из клеток костного мозга и семенников по общепринятым методикам. С-окраску хромосом получали по методу Самнера (Sumner, 1972), G-окраску — по методу Сибрайта (Seabright, 1972). От каждого животного проанализировано от 13 до 178 метафазных пластинок.

У 35 животных кариотипы оказались стабильными — $2n=28$ (рис. 1, а). Они имели постоянное число хромосом во всех изученных тканях (табл. 1). Очень незначительное отклонение от основного числа хромосом носит, как правило, гиподиплоидный характер и может быть, по-видимому, объяснено потерями хромосом за счет погрешностей методики.

У четырех самцов были обнаружены метафазные пластинки с изменчивым числом хромосом: у трех животных $2n=28, 29$, у одного — $2n=28, 29, 30$ в тканях костного мозга (табл. 2) и у трех изученных хомячков в клетках семенников присутствовало 29—30 хромосом. Полиморфизм по числу хромосом обусловлен наличием мелких акроцентрических хромосом, хорошо отличающихся от хромосом основного набора (рис. 1, б, в). Если в наборе две придаточные хромосомы, они парные.

Помимо того, что добавочные хромосомы встречаются только у редких особей крысовидного хомячка, они регистрируются меньше, чем в 50% клеток (табл. 2). В частности, у хомячка № 9672 в 2% клеток костного мозга одна *B*-хромосома, в 5% — две. У трех других животных

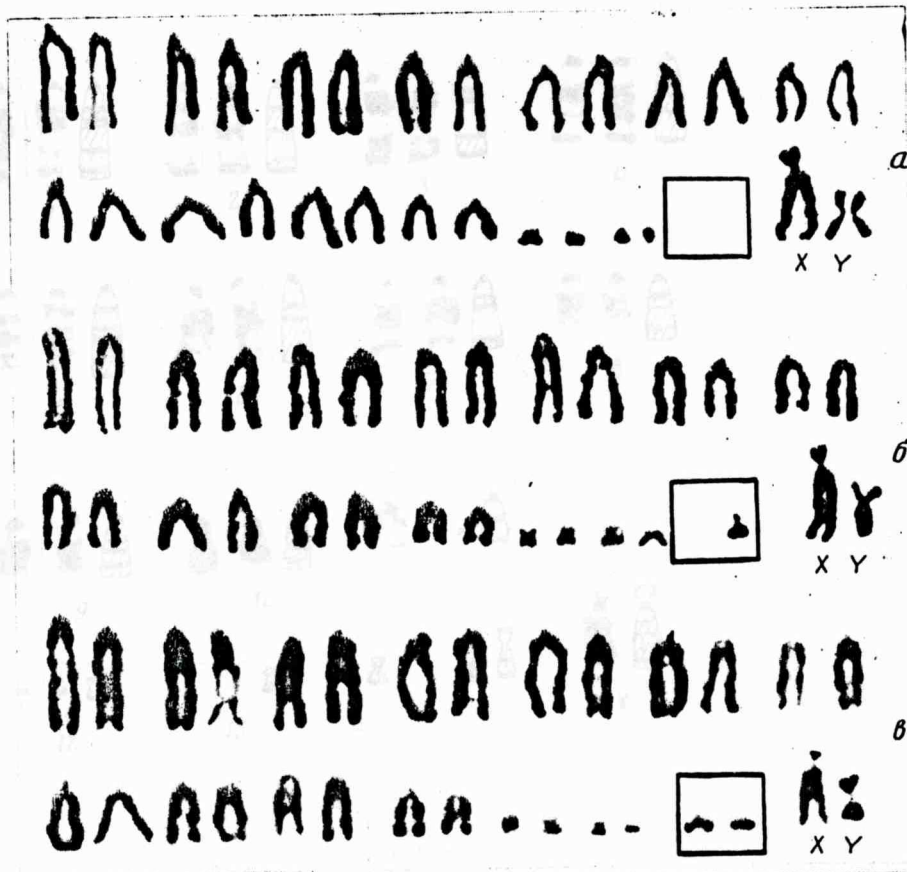


Рис. 1. Хромосомные наборы (а—в) и мейотические пластинки (е—д) крысовидного хомячка *Tscherskia triton*: а—без дополнительных хромосом ($2n=28$); б—с одной В-хромосомой; в—с двумя В-хромосомами ($2n=30$); е—15 бивалентов; д—14 бивалентов; стрелками указаны биваленты мелких хромосом

Зоологический журнал, № 6 (вклейка к ст. Картавцевой и др.).

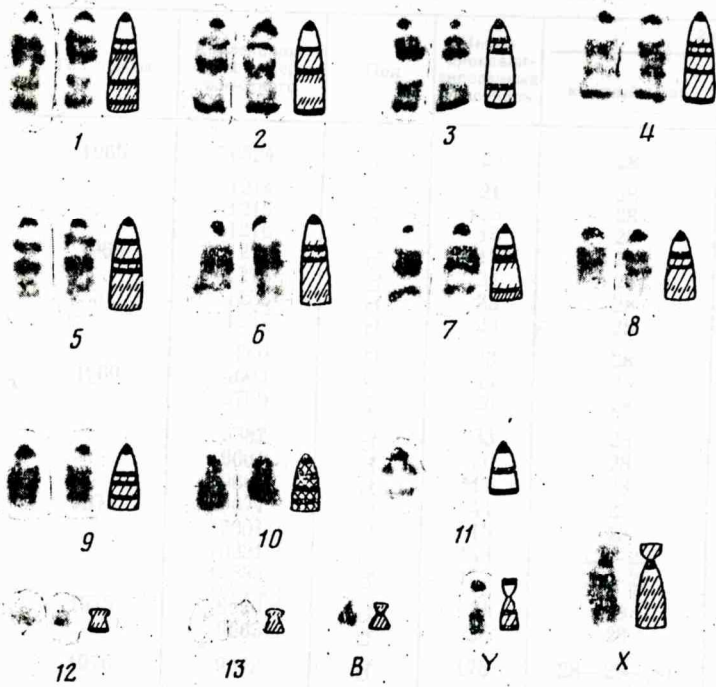


Рис. 2

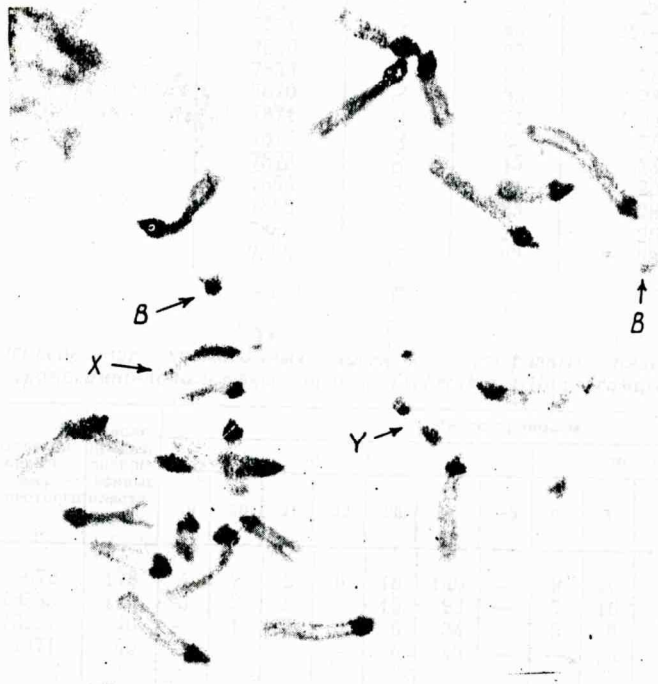


Рис. 3

Рис. 2. Карнограмма дифференциально окрашенных хромосом с одной *B*-хромосомой и схема *G*-полос крысовидного хомячка *Tscherskia triton* из Южного Приморья (♂ № 13333, $2n=29$)

Рис. 3. *C*-окрашенная метафазная пластинка крысовидного хомячка *Tscherskia triton* с двумя *B*-хромосомами (♂, № 9672, $2n=30$)

Таблица 1

Вариация числа хромосом в метафазных пластинках костного мозга и семенников у *Tscherskia triton*

Год отлова	Коллекционный номер животного	Пол	Число проанализированных пластинок	2n	
				костный мозг	семенники
1965	6524	♀	20	28	—
	1214	♂♂	21	28	28
	1215		115	28	—
1216	13		28	28	
1968	1217	♂♂	19	28	28
	1218		22	28	28
	1236		23	28	28
	1237		20	28	28
	4240		23	28	—
1969	4605	♂♂	44	28	—
	5700		26	28	—
	9382		33	28	28
1973	9601	♂♂	20	28	28
	9602		17	28	28
	9677		44	28	—
	7301		15	28	—
	13221		149	28—29	29—30
1975	13333	♂♂	153	28—29	29—30
	9620		21	28	— 28 13446
	9663		28	28	—
1976	9672	♂	178	28—29—30	29—30
	7544		17	28	— по 1 таб
1977	7574	♂♂	26	28	— 4x5
	7572		40	28	28
	7573		32	28	28 по 1 таб
	9699		25	28	28
	9700		19	28	28 по 1 таб 4x5
	7543		20	28	—
	7571		49	28—29	—
	7849		27	28	—
	7853		23	28	28
	7870		33	28	28
7871	21	28	28		
7872	25	25	— по 1 таб		
7873	15	28—29—30	28		
7884	21	28	28		
7885	23	28	28		
7886	21	28	28		
7885	23	28	28		
	9600	♂	13	28	— по 1 таб
	7560	♀			

Таблица 2

Распределение хромосомных чисел в метафазных пластинках костного мозга у хромосомно-поллимофных особей *Tscherskia triton* (самцы) из Южного Приморья

Коллекционный номер животного	Число проанализированных пластинок	Число хромосом												Процент клеток с В-хромосомами	
		крупных						мелких					B		
		19	20	21	22	23	24	25	2	3	4	5	1		2
9672	178	4	2	2	6	18	146	—	9	20	149	—	42	9	28,3
13333	120	3	2	5	4	13	93	—	7	16	97	—	49	—	40,8
13221	46	—	1	2	3	6	34	—	5	6	35	—	13	—	41,3
7571	49	—	—	—	—	4	45	—	—	4	45	—	6	—	12,2

обнаружено только по одной *B*-хромосоме в 12, 40,8 и 41,3% клеток костного мозга.

Эти добавочные акроцентрические хромосомы в основном интенсивно окрашиваются при *C*-окраске (рис. 2), т. е. имеют гетерохроматинную природу. При *G*-окрашивании они в целом красятся диффузно с несколько большей интенсивностью в теломерном и центромерном районе. Мы не находим сходства *B*-хромосом с какой-нибудь (рис. 3) из *G*-окрашенных хромосом основного набора или ее части и потому не можем говорить о происхождении дополнительных хромосом от основного набора.

В мейозе (3 ♂♂) мы наблюдали пластинки с 14 и 15 бивалентами (рис. 1, 2, 3). Парные добавочные хромосомы конъюгируют между собой. На стадии метафазы все изученные клетки содержали *B*-хромосомы. Число клеток с одной и двумя *B*-хромосомами примерно одинаковое. Отсутствие непарных элементов в диакинезе может навести на мысль, что непарная *B*-хромосома имеет гомологичный участок в какой-нибудь из хромосом основного набора, с которым она, по-видимому, конъюгирует.

X-хромосома конъюгирует с *Y*-хромосомой концами длинных плеч «конец в конец», что свойственно не всем палеарктическим хомячкам. Так, половые хромосомы *Cricetus cricetus*, *Cricetulus griseus* и *Cricetulus migratorius* конъюгируют латерально, а у *Phodopus sungorus*, *Mesocricetus auratus*, *Mesocricetus newtoni* наблюдается концевая конъюгация (Погосянц, 1975).

Различия в диплоидных числах хромосом, описанных Макино (1951) — $2n=30$ и нами (Воронцов, Раджабли, 1969), — $2n=28$ послужили с одной стороны, основанием восстановления видового статуса *T. albipes*, а с другой, — дали основание предположить, что Макино ошибся в определении числа хромосом (Tsuchiya, Won, 1976). На основе последнего предположения эти авторы считают, что разделение вида *T. triton* на *T. triton* de Winton и *T. albipes* Ognev не находит цитологического подтверждения.

Обнаружение полиморфизма по *B*-хромосомам у *T. triton* ($2n=28+0+2$) объясняет нам возможный источник расхождений (Макино, 1951; Воронцов, Раджабли, 1969; Tsuchiya, Won, 1976). Таким образом, цитологических оснований для разделения *Tscherskia* на самостоятельные виды нет, и согласно правилу приоритета единственный вид этого рода должен именоваться *Tscherskia triton*.

Мы глубоко благодарны В. Г. Беляеву за предоставление части животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Аргиропуло А. И., 1933 (1932). Роды и виды хомяков (Cricetidae) Палеарктики. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1, 3—4: 239—248.
- Бекасова Т. С., Воронцов Н. Н., 1975. Популяционный хромосомный полиморфизм у азиатских мышей *Apodemus peninsulae*. Генетика, 11, 6: 89—94.
- Беляев Д. К., Волобуев В. Т., Раджабли С. И., Трут Л. Н., 1974. Полиморфизм и мозаицизм по дополнительным хромосомам у черно-серебристых лис. Генетика, 10, 2: 58—67.
- Борисов Ю. М., Кораблев В. П., Картавцева И. В., Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н., 1978. Добавочные хромосомы у крысовидного хомячка и его систематическое положение. В кн. «11 съезд Всес. териол. о-ва», Тезисы докл.: 13—14, Изд-во «Наука», М.
- Волобуев В. Т., Раджабли С. И., Беляева Е. С., 1976. Исследование природы и роли добавочных хромосом у серебристо-черных лис. Сообщ. III. Характер репликации добавочных хромосом. Генетика, 12, 4: 30—34.
- Воронцов Н. Н., Бекасова Т. С., Крал Б., Коробицына К. В., Иванецкая Е. Ю., 1977. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Apodemus* Сибири и Дальнего Востока. Зоол. ж., 56, 3: 437—449.
- Воронцов Н. Н., Раджабли С. И., 1969. Хромосомы и видовая самостоятельность *Tscherskia triton* (Cricetidae). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 10, 3: 1—10.

- риология, систематика, фаунистика): 96—97. Изд-во «Наука», Сибирск. отд., Новосибирск.
- Гилева Э. А., 1973. В-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus*. Докл. АН СССР, 213, 4: 952—955.—1975. Кариотип *Dicrostonyx torquatus* и необычный хромосомный механизм определения пола у палеарктических копытных леммингов. Докл. АН СССР, 224: 697—700.
- Огнев С. И., 1914. Млекопитающие джозья р. Туман-Гана (Южная часть Приморской области). По сборам А. И. Черского летом 1913 г. Ч. I. Грызуны (Rodentia): Дневник зоол. отд. Импер. о-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. Нов. сер., 2, 3: 101—128+табл. V—VII, М.
- Погосянц Е. Е., 1975. Гетероморфные хромосомы в мейозе (на примере млекопитающих). В кн. «Цитология и генетика мейоза»: 42—57, Изд-во «Наука», М.
- Baverstock P. R., Watts C. H. S., Hogarth J. T., 1976. Heterochromatin variation in the Australian rodent *Uromys caudimaculatus*. Chromosoma, 57, 4: 397—403.—1977. Chromosome studies of Australian rodents. I. The Pseudomyinae, Hydromyinae, and *Uromys (Melomys)*. Chromosoma (Berl.), 61: 95—125.
- Baverstock P. R., Watts C. H. S., Hogarth J. T., Robinson A. C. and Robinson J. F., 1977. Chromosome evolution in Australian rodents. II. The *Rattus* Group, Chromosoma (Berl.), 61: 227—241.
- Blanks G. A., Shellhammer H. S., 1968. Chromosomal polymorphism in California population of harvest mice. J. Mammal., 49, 4: 726—731.
- Buxton K. E., Cunningham, 1971. Variation of chromosomes number in the red fox (*Vulpes vulpes*). Chromosoma (Berl.), 33, 3: 268—279.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C., 1951. Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946: 1—810, Brit. Mus. Nat. Hist., London.
- Gropp A., Marshall J., Flatz G., Olbrich M., Manyanondha K., Santadutsi A., 1970. Chromosomenpolymorphismus durch überzählige Autosomen. Z. Säugetierk., 35, 6: 363—371.
- Gustavsson I., Sundt C. O., 1967. Chromosome elimination in the evolution of the silver fox. J. Heredity, 58, 2: 75—78.
- Hayata I., 1973. Chromosomal polymorphism caused by supernumerary chromosomes in the field mouse, *Apodemus giliacus*. Chromosoma (Berl.), 42, 4: 403—414.
- Hayata I., Shimba H., Kobayashi T., Makino S., 1970. Preliminary accounts on the chromosomal polymorphism in the field mouse *Apodemus giliacus*, a new form from Hokkaido. Proc. Jap. Acad., 46, 6: 567—571.
- Hayman P. L., Martin P. C., 1965. Supernumerary chromosomes in the marsupial *Schoinobates volans* (Kerr.). Austr. J. Biol. Sci., 18, 5: 1081—1082.
- Hayman P. L., Martin P. G., Waller P. F., 1969. Parallel mosaicism of supernumerary chromosomes and sex chromosomes in *Echymipera kalabu* (Marsupialia). Chromosoma (Berl.), 27, 4: 371—381.
- Kral B., 1971. Chromosome characteristics of certain murine rodents (Muridae) of the Asiatic part of the USSR. Zool. listy, 20, 4: 331—347.
- Low R. J., Benirschke K., 1972. Microchromosomes in the American red fox *Vulpes fulva*. Cytologia (Tokio), 37: 1—11.
- Makino S., 1951. Karyotype of *Tscherskia triton* (Muridae—Cricetidae), Kromosomo (Tokyo), 8: 311—312.
- Matthey R., 1973. The chromosome formulae of Eutherian mammals. In: A. B. Chiarelli and E. Capanna (eds.) «Cytotaxonomy and vertebrate evolution»: 531—616, Acad. Press, London.
- Meylan A., Hausser J., 1974. Position cytotaxonomique de quelques musaraignes du genre *Crocidura* an Tessin (Mammalia: Insectivora). Rev. Suisse Zool., 81, 3: 701—710.
- Müntzing A., 1974. Accessory chromosomes. Ann. Rev. Genet., 8: 243—266, Palo Alto, Calif.
- Patton J. L., 1972. A complex system of chromosomal variation in the pocket mouse *Perognathus baileyi* Merriam. Chromosoma, 36, 3: 241—256.—1977. B-chromosome systems in the pocket mouse, *Perognathus baileyi*: meiosis and C-band studies. Chromosoma (Berl.), 60, 1: 1—14.
- Raman R., Sharma T., 1974. DNA replication, G- and C-band and meiotic behaviour of supernumerary chromosomes of *Rattus rattus* (Linn.). Chromosoma (Berl.), 45, 1: 111—119.
- Renzi A., Omodeo S., 1972. Polymorphic chromosome system in the fox. Caryologia, 25, 2: 173.
- Seabright M., 1972. The use of proteolytic enzymes for the mapping of structural rearrangements in the chromosomes of man. Chromosoma (Berl.), 36: 204—210.
- Sharman G. B., 1973. The chromosomes of non-eutherian mammals. In: A. B. Chiarelli and E. Capanna (eds.) «Cytotaxonomy and vertebrate evolution»: 485—530, Acad. Press, London.
- Shellhammer H. S., 1969. Supernumerary chromosomes of the mouse *Reithrodontomys megalotis*. Chromosoma (Berl.), 27, 1: 102—108.
- Sumner A. T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. Exp. Cell Res., 75: 304—306.

- Tsuchiya K., Won P. H., 1976. Karyotype of *Cricetulus triton nestor* (Rodentia, Cricetidae). J. Mammal. Soc. Japan, 6, 5-6: 218-223.
- White M. J. D., 1973. Animal cytology and evolution. 3rd. Edition, Cambridge Univ. Press, 1-961.
- Yonenaga Y., Frota-Pesson O., Kasahara S., Cardose de Aleida E. J., 1976. Cytogenetic studies on Brazilian rodents. Ciencia e cultura, 28, 2: 202-211.
- Yong H. S., Dhalival S. S., 1972. Supernumerary (B-) chromosomes in the Malayan house rat *Rattus rattus diardii* (Rodentia, Muridae). Chromosoma (Berl.), 36, 3: 256-263.

**ACCESSORY CHROMOSOMES IN THE RAT-LIKE HAMSTER
(*TSCHERSKIA TRITON*) AND ITS TAXONOMIC STATUS**

I. V. KARTAVTZEVA, Yu. M. BORISOV, E. A. LYAPUNOVA,
N. N. VORONTSOV and V. P. KORABLEV

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

Summary

Chromosome sets were studied in 39 rat-like hamsters; 35 out of them had $2n=28$. Accessory chromosomes were found in 4 animals (3 of them had $2n=28$, 29 and 1 had $2n=28, 29, 30$ in the bone marrow tissues; 3 of them had $2n=29, 30$ in the testis tissues). C- and G-banding of metaphase chromosomes were shown, as well as large heterochromatin blocks in B-chromosomes. The presence of B-chromosomes in *T. triton* suggests that there are no cytological grounds for the division of *T. triton* in two species proposed by Vorontsov and Radjabli (1969).