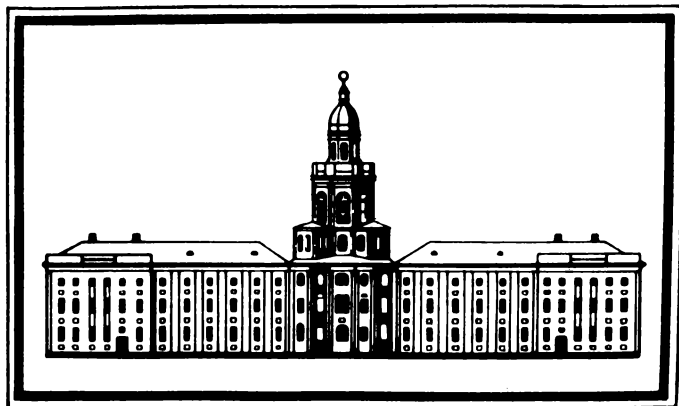


ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР

1983

ТОМ 270 № 2



Э.А. ГИЛЕВА, член-корреспондент АН СССР В.Н. БОЛЬШАКОВ,
О.Ф. САДЫКОВ, Т.И. ОМАРИЕВ

**ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И АБЕРРАНТНОЕ СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ
В ДВУХ УРАЛЬСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА
MYOPUS SCHISTICOLOR LILLJEBORG, 1884**

Лесной лемминг является первым видом Mammalia, у которого обнаружен генетически детерминированный сдвиг соотношения полов в пользу самок. Избыток самок у лесного лемминга (до 78% в природных популяциях и до 82% в лабораторных колониях) наблюдался многими зоологами [1–6].

Фредга и соавт. [7, 8] убедительно показали, что причиной аберрантного соотношения полов у лесного лемминга из разных районов Швеции является необычная генно-хромосомная система определения пола. Помимо самок с двумя X-хромосомами, у лесного лемминга обнаружены многочисленные фертильные самки с кариотипом, идентичным кариотипу самцов, т.е. несущие X-хромосому и Y-хромосому. По всей вероятности, самки XY появляются в результате действия мутантного X-сцепленного гена, подавляющего маскулинизирующую активность Y-хромосомы.

Мутантная X-хромосома (X*) имеется в гетерозиготном состоянии и у части самок с 2 X-хромосомами (самки (X*X)). Благодаря своеобразному механизму двойного нерасхождения половых хромосом в ходе оогенеза самки X*Y продуцируют лишь гаметы с X*-хромосомой и поэтому рожают только дочерей. В потомстве самок X*X также преобладают дочери — исходя из схемы наследования X*-хромосомы, их доля должна равняться 0,75. Лишь в потомстве самок XX соотношение полов близко к 1:1. Таким образом, доля самок в популяциях должна зависеть от частоты X*-хромосомы.

Цитогенетические характеристики до сих пор подробно изучены лишь у лесных леммингов Скандинавии [7, 9]. Для *M. schisticolor*, обитающего на территории СССР, где находится основная часть его ареала, имеются лишь тезисные данные А.И. Козловского [10], сообщившего, что у лесных леммингов из Магаданской области $2n = 34$ и $NF = 62$. В настоящем сообщении описаны кариотипы лесного лемминга с Южного Урала (горный массив Ирмель, Белорецкий район БАССР) и с Северного Урала (горный массив Косьвинский Камень, Карпинский район Свердловской области), а также приведены данные о соотношении полов в этих популяциях.

Для отлова животных использовали ловчие канавки с конусами. Всего отработано более 23 тыс. конусо-суток. Относительная численность лесного лемминга в годы работ (1978–1982) не превышала 2%. Хромосомные препараты были приготовлены общепринятым способом из костного мозга 1 самца и 10 самок с Ирмеля и 1 самца и 2 самок с Косьвинского Камня. С-окрашивание проводили по Самнеру [11], G-окрашивание — по С.И. Раджабли и Е.П. Крюковой [12]. Длину половых хромосом измеряли на фотоотпечатках: X- и Y-хромосомы в 37С- и G-окрашенных клетках и X-хромосому в 49 клетках, окрашенных обычным способом.

У всех животных с Южного Урала, как и у всех шведских лесных леммингов, в диплоидном наборе было 32 хромосомы (рис. 1). Аутосомы представлены

5 парами крупных и средних субметацентриков и субтелоцентриков, 6 парами средних метацентриков и субметацентриков и 4 парами малых субметацентриков и субтелоцентриков. Во всех аутосомах присутствует прицентромерный гетерохроматин, хотя в некоторых случаях в следовых количествах. У хромосом 5 и 12 короткие плечи почти полностью состоят из С-гетерохроматина, X-хромосома – самый крупный двуплечий элемент набора. Ее средний центромерный индекс варьировал у изученных зверьков от 1,61 до 1,97 ($F = 16,83$; $p < 0,001$). Помимо прицентромерного гетерохроматина, в X-хромосоме имеется крупный С-положительный блок, локализованный в дистальной части ее длинного плеча. Субтелоцентрическая Y-хромосома может быть идентифицирована лишь после С- или G-окрашивания, так как по размеру и положению центромеры она сходна с хромосомой 5. Y-хромосома полностью состоит из С-гетерохроматина. Среди исследованных самок у 5 было 2 X-хромосомы, остальные 5 отнесли к типу XY.

Кариотип лесного лемминга с Ирмеля сходен с хромосомным набором шведских *M. schisticolor* по форме аутосом и X-хромосомы, а также по характеру С- и G-окрашивания. Лесные лемминги из этих популяций различаются лишь по морфологии Y-хромосомы, которая у шведских животных представлена метацентриком того же размера, который имеет субтелоцентрическая Y-хромосома южноуральских зверьков. Судя по характеру G-исчерченности, причиной различий в форме Y-хромосомы является перичентрическая инверсия.

У самца и одной из самок с Южного Урала вторая пара хромосом была гетероморфна: наряду с субметацентриком она включала мета-центрическую хромосому (рис. 1б). Как показывает анализ G-окрашенных препаратов, здесь также имела место перичентрическая инверсия. Интересно, что гетероморфизм хромосомы 2 такого же типа обнаружен у лесного лемминга в Швеции [7].

Необычным оказался кариотип лесного лемминга с горы Косьвинский Камень (рис. 2): у всех трех изученных животных в диплоидном наборе была 31 хромосома. Их кариотип включал X- и Y-хромосомы (как у самца, так и у обеих самок), 14 пар аутосом (№1–14), идентичных аутосомам южноуральских леммингов, и одну малую непарную хромосому. Исходя из общепринятых представлений об организации генома зукариот, можно предположить, что гомолог этой хромосомы в результате соответствующей перестройки оказался включенным в состав одной из более крупных хромосом набора. Однако при обычном и С-окрашивании эту перестройку выявить не удастся (G-окраска для этих животных не проводилась). Возможно, наличие непарной хромосомы связано с необычным генно-хромосомным механизмом определения пола у лесного лемминга подобно тому, как это имеет место у одного из подвидов копытного лемминга [13]. Для выяснения этого вопроса необходимы дальнейшие цитогенетические исследования, в том числе в лабораторных колониях лесного лемминга.

По характеру С-окрашивания X-хромосома лесного лемминга с Северного Урала сходна с X-хромосомой южноуральских животных. Ее средний центромерный индекс варьировал у изученных зверьков от 1,23 до 1,51 ($F = 11,86$; $p < 0,001$). Межпопуляционная разница в центромерном индексе X-хромосомы также была статистически достоверна ($t = 9,68$; $p < 0,001$). Внутри- и межпопуляционные различия формы X-хромосомы связаны (по крайней мере отчасти) с вариабельностью размеров С-гетерохроматинового сегмента длинного плеча.

Полностью С-положительная Y-хромосома лесных леммингов с Косьвинского Камня является метацентриком, как и у шведских животных, но ее длина несколько меньше, чем у зверьков из Швеции и с Южного Урала – она примерно равна по размеру метацентрической аутосоме № 11 и составляет по длине 30,3% от X-хромосомы. В то же время для южноуральских леммингов соответствующая оценка равна 41,7% ($t = 9,11$; $p < 0,001$).

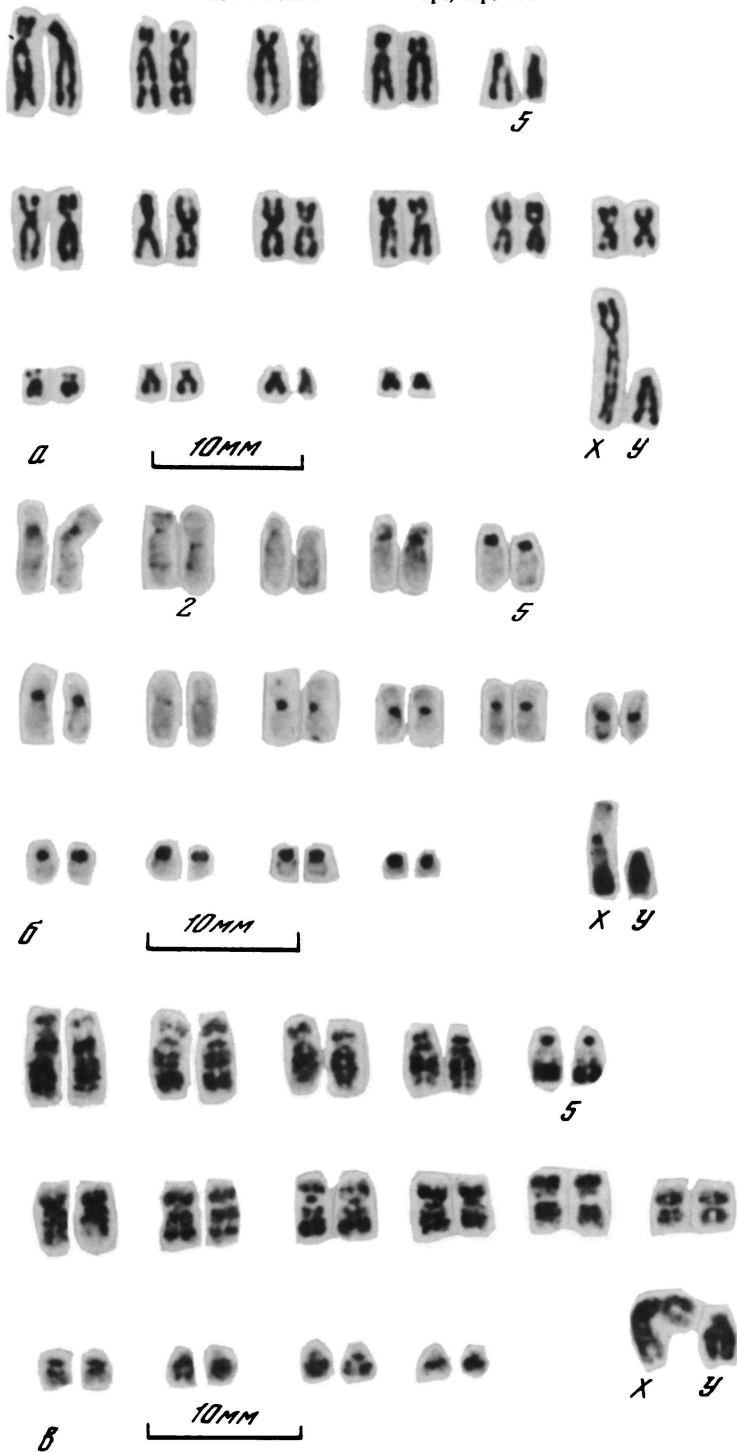


Рис. 1. Кариотип самок XY лесного лемминга с Южного Урала. *a* – обычная окраска, *б* – С-окраска (2-я пара хромосом гетероморфна), *в* – G-окраска

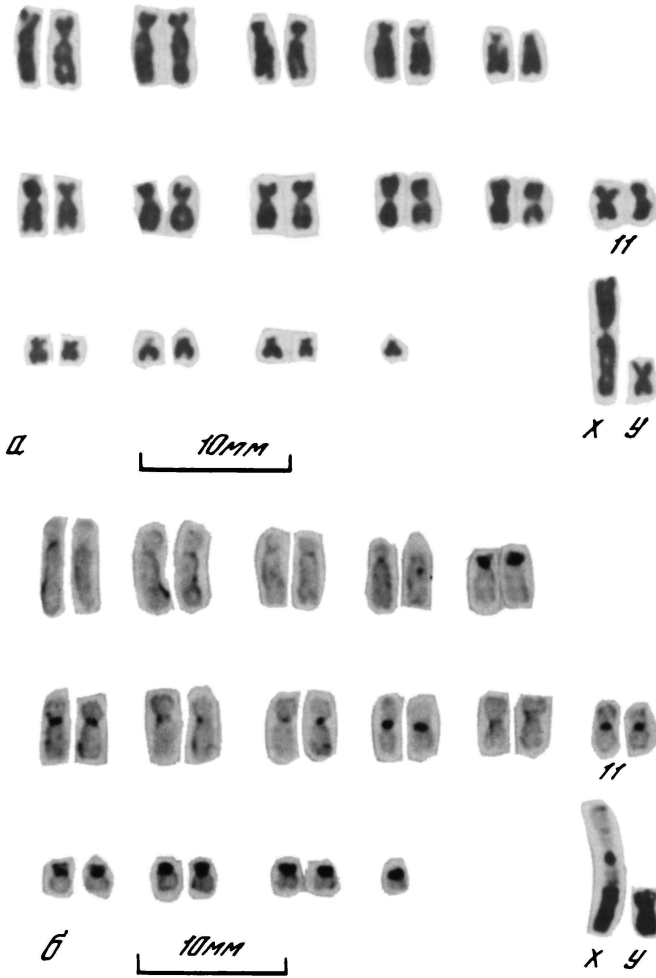


Рис. 2. Кариотип самки XU лесного лемминга с Северного Урала. а – обычная окраска, б – С-окраска

Как упомянуто выше, среди 12 самок лесного лемминга с Южного и Северного Урала, исследованных нами, 7 имели XY-конституцию. Число изученных животных недостаточно велико для того, чтобы однозначно судить о частотах самок XX и XY в природных популяциях. Можно лишь отметить, что наши данные не противоречат наблюдениям Фредги с соавт. [7] и Гроппа с соавт. [14], согласно которым в лабораторных колониях лесного лемминга примерно половина самок относилась к типу XY.

О высокой частоте X*-хромосомы в уральских популяциях лесного лемминга свидетельствует и значительное преобладание в них самок. Отлов на горе Ирмель, проведённый в течение ряда лет, дал следующие результаты:

Животные	Пол	1978	1979	1980	1981	1982	Всего
Перезимовавшие	Самки	1	—	8	1	3	13
	Самцы	2	2	3	—	1	8
Сеголетки	Самки	3	27	37	3	14	84
	Самцы	4	9	12	2	7	34

При суммировании материала за все годы доля самок среди взрослых составляет 0,62, среди сеголеток — 0,71, а во всей популяции 0,70 (две последние оценки достоверно отличаются от 0,5 ($\chi^2 = 18,12$ и $21,76$ соответственно, $p < 0,001$). В то же время обе эти оценки значимо не отличаются от 0,75 ($\chi^2 = 0,92$ и $2,01$, $p > 0,05$) — доли самок, ожидаемой в равновесной популяции при равной фертильности самок XX, X*X и X*Y [15]. В большинстве изученных другими авторами популяций лесного лемминга соотношение полов также близко к 0,75. Так, по Франку [2], в разных местностях от Скандинавии до Урала доля самок колебалась от 0,67 до 0,78, равняясь в среднем 0,70 ($n = 642$).

Хотя различия в соотношении полов между южноуральскими перезимовавшими лесными леммингами и сеголетками статистически недостоверны, нужно отметить, что снижение доли самок среди взрослых животных, по-видимому, типично для лесного лемминга. К такому выводу пришло большинство авторов, исследовавших природные популяции *M. schisticolor* [1,4–6]. Весьма вероятно, однако, что результаты отловов в большой степени отражают пониженную подвижность кормящих самок.

Среди 24 отловленных на Косьюинском Камне лесных леммингов было лишь 3 самца (доля самок составляла 0,88); все животные были сеголетками. По этой небольшой выборке трудно делать заключения о соотношении полов в популяции; все же возможно, что у лесного лемминга Северного Урала наблюдается еще больший, чем в других частях ареала, сдвиг соотношения полов в пользу самок, связанный с цитогенетическим своеобразием этой популяции.

Таким образом, для лесного лемминга характерна как внутри-, так и межпопуляционная хромосомная изменчивость — во всех четырех изученных к настоящему времени частях ареала карютип *M. schisticolor* имеет специфические особенности. В то же время аберрантная система определения пола характерна для вида в целом — об этом свидетельствуют не только цитогенетические данные, но и преобладание самок во всех популяциях.

Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР, Свердловск

Поступило
6 XII 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Skarén U. Arch. Soc. Vanamo, 1963, vol. 18, Suppl., p. 17.
2. Frank F. — Naturwiss., 1966, Bd. 53, 3, S. 90.
3. Kalela O., Oksala T. — Ann. Univ. Turkuensis, Ser. A, II, 1966, p. 1.
4. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.
5. Чернявский Ф.Б., Докучаев Н.Е., Короленко Г.Е. В кн.: Фауна и зоогеография млекопитающих северо-востока Сибири. Владивосток, 1978, с. 26.
6. Ма-

рин Ю.Ф. – Бюл. МОИП. Сер. биол., 1981, т. 86, 3, с. 36. 7. *Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F.* – Nature, 1976, vol. 261, № 5557, p. 225. 8. *Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F.* – Hereditas, 1977, vol. 85, 1, p. 101. 9. *Matthey R.* – Arch. Julius Klaus-Stiftung, 1957, Bd. 32, S. 385. 10. *Козловский А.И.* – В кн.: I Международн. конгр. по млекопитающим. Реф. докл. том 1, М., 1974, с. 280. 11. *Sumner A.T.* – Exp. Cell Res., 1972, vol. 75, 1, p. 304. 12. *Раджабли С.И., Крюкова Е.П.* – Цитология, 1973, т. 15, 12, с. 1527. 13. *Gileva E.A.* – Genetica, 1980, vol. 52/53, p. 99. 14. *Gropp A., Fredga K., Winking H., Frank F.* – Ann. biol. anim. biochim. biophys., 1978, vol. 18, № 2B, p. 367. 15. *Bull J.J., Bulmer M.G.* – Heredity, 1981, vol. 47, 3, p. 347.