

УДК 575.597.5

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА И ГЕНОГЕОГРАФИЯ
ДИКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СООБЩЕНИЕ V. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАССТОЯНИЯ
МЕЖДУ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ РАЗНЫХ РОДОВ
ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ХОМЯКОВ (RODENTIA, CRICETINI)

КАРТАВЦЕВ Ю. Ф., КАРТАВЦЕВА И. В., ВОРОНЦОВ Н. Н.

На основе электрофоретического исследования 18–20 ферментных локусов оценена степень генетически обусловленного сходства (I) пяти видов хомяков Палеарктики. Значение I варьирует для различных сочетаний пар видов от 0,423 до 0,657. В среднем сходство видов группы равно $0,524 \pm 0,023$.

Данные о сходстве генофондов изученных видов в основном согласуются с морфологическими и кариологическими представлениями о системе палеарктических хомяков. Датировка абсолютного времени начала дивергенции группы по методу Нея в целом согласуется с палеонтологическими данными. Последовательность дивергенции между видами по этим данным, однако, находится в противоречии с существующими представлениями о филогении палеарктических хомяков. Сопоставляя изученную ранее группу видов мидий и хомяков, мы рассмотрели филетическую и кладистическую модели эволюционных изменений. Предпочтение отдано филетической модели. Однако подчеркивается мысль, что такое заключение справедливо лишь в отношении изученных структурных генов, кодирующих белки.

В предыдущем сообщении [1] проанализирован уровень наследственно обусловленной изменчивости белков пяти видов хомяков Палеарктики, относящихся к различным родам трибы Cricetini. Кроме изучения собственно изменчивости или гетерозиготности большую ценность имеют данные о генетическом сходстве организмов различных таксономических групп, если их представить на одной унифицированной шкале, каковой, например, является шкала генетических расстояний Нея [2, 3]. Результаты, полученные с использованием белков как маркеров генов, позволили, например, весьма определенно высказаться в пользу филетического пути эволюции у дрозофил группы willistoni и голъянов Калифорнии [4–6]. На основе характера межвидовой изменчивости белков развивается гипотеза о скачкообразности видообразования [7]. Причем эти взгляды параллельно развивались и на другой биологической основе [8].

В настоящее время имеется лишь ограниченное число данных об уровнях генетической дивергенции между таксонами разного систематического ранга [9, 10]. Величины генетической дивергенции между различными родами млекопитающих известны лишь для двух пар родов сусликов [11] и макаков [12]. Соответственно главной задачей настоящей работы было выяснение величины генетических различий между родами изученной нами группы видов палеарктических хомяков (Cricetini).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучено 70 особей, относящихся к пяти видам хомяков: Mesocricetus auratus Waterhouse, Cricetus cricetus L., Cricetulus barabensis Pallas, Tscherskia triton de Winton, Phodopus campbelli Thomas. Число исследованных экземпляров для каждого локуса отдельного вида представлено в табл. 1 предыдущего сообщения [1]. Крахмально-гелевый электрофорез проводили по методикам, описанным ранее [13]. В предыдущем сообщении [1] (см. рис. 1, табл. 1) в сводном виде представлены подробные данные об исследованных ферментах и приведены обозначения кодирующих

Данные о генетическом сходстве и генетические расстояния [2-3] между парами видов исследованных палеарктических хомяков

Вид	1	2	3	4	5
1		0,657	0,515	0,612	0,440
2	0,421		0,531	0,530	0,423
3	0,663	0,633		0,512	0,562
4	0,491	0,635	0,669		0,456
5	0,811	0,859	0,577	0,786	

Примечание. 1 — *C. cricetus*, 2 — *Cr. barabensis*, 3 — *Ph. campbelli*, 4 — *T. triton*, 5 — *M. auratus*. Выше диагонали — индексы генетического сходства, ниже — генетические расстояния. Рассчитаны по данным табл. 1 сообщения I [1].

их локусов. Исследованы 12 ферментных систем и тотально окрашиваемые белки мышц: α -глицерофосфатдегидрогеназа (К.Ф. 1.1.1.8, локус α Gpdh), лактатдегидрогеназа (К.Ф. 1.1.1.27, Ldh-1 и Ldh-2), малатдегидрогеназа (К.Ф. 1.1.1.37, Mdh-1 и Mdh-2), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (К.Ф. 1.1.1.44, 6Pgdh), глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа (К.Ф. 1.2.1.12, G3Pdh), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (К.Ф. 2.6.1.1, Got-1 и Got-2), фосфоглюкомутаза (К.Ф. 2.7.5.1, Pgm), супероксиддисмутаза (К.Ф. 1.15.1.1, Sod-1 и Sod-2), каталаза (К.Ф. 1.11.1.6, Cat), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (К.Ф. 1.1.1.43, G6Pgdh), гексокиназа (К.Ф. 2.7.1.1, Hk), неспецифичная эстераза (Est-1 и Est-2), общие белки (Gr-1, Gr-2 и Gr-3).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Электрофорез белков всех видов проводили одновременно. Поэтому трудностей с идентификацией подвижностей отдельных фракций не возникло. Методика оценки сходства состоит в идентификации электрофоретической подвижности генетически детерминированных вариантов отдельных ферментов (аллозимов) различных пар видов и в дальнейшем в определении некоторой формализованной доли таких совпадающих аллозимов [3].

Исследованные виды палеарктических хомяков хорошо отличаются по электрофоретическим спектрам белков и соответственно по наборам аллелей, кодирующих эти белки. Однако не менее 39% аллелей у любой пары исследованных видов остаются идентичными (табл. 1). Это позволяет, с одной стороны, четко отличать данные виды, с другой — оценить степень относительного сходства генофондов различных видов (или обратные величины — генетические расстояния D).

Настоящие палеарктические хомяки Cricetini по строению пищеварительной системы и ряду морфологических признаков четко разделяются на несколько групп: *Cricetus* (1 вид), *Cricetulus* (7 видов), *Allocricetulus* (2 вида), *Tscherskia* (1 вид), *Phodopus* (3 вида), *Mesocricetus* (4 вида) [14]. Среди изученных представителей этих групп наиболее близкими, если судить по генетическим дистанциям (рис. 1), оказались *Cricetus* и *Cricetulus*, более сходные по некоторым другим особенностям: по морфологии [14], биохимии [15] и кариологии [16-18]. Крысовидный хомячок *T. triton* на основании морфологических особенностей считается очень близким к видам рода *Cricetulus* и до недавнего времени входил в состав этого рода. На основании морфо- и кариологических данных, однако, *Tscherskia* выделен в самостоятельный монотипический род [19, 20]. Эта точка зрения подтверждается и данным исследованием и согласуется с полученными нами ранее электрофоретическими данными [15]. Обособленное положение *Mesocricetus auratus* (см. рис. 1) по отношению к другим изученным видам хомяков Палеарктики подтверждает результаты, полученные ранее для рода *Mesocricetus* [15, 16, 19, 21-23].

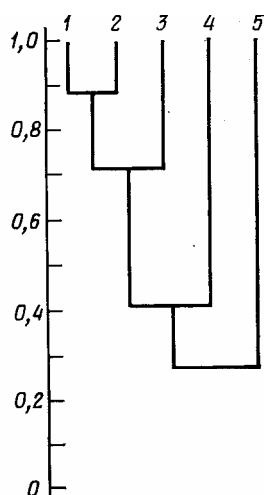


Рис. 2

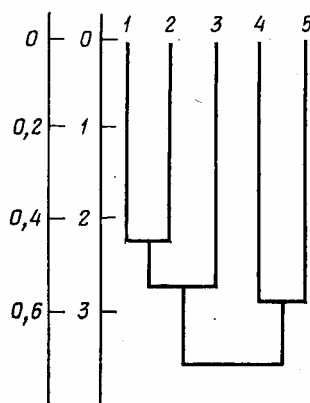


Рис. 1

Рис. 1. Фенограмма, иллюстрирующая степень генетической дифференциации изученных видов млекопитающих. На осях отложены генетические расстояния [2, 3] (слева) и абсолютное время (T) дивергенции (справа). $T=5 \cdot 10^6 \cdot D$. Группировка видов проведена парно-групповым методом без взвешивания средних [3]: 1 — *C. cricetus*; 2 — *Cr. barabensis*; 3 — *Ph. campbelli*; 4 — *T. triton*; 5 — *M. auratus*

Рис. 2. Фенограмма кариологического сходства пяти видов палеарктических хомяков. На шкале — величина кариологического сходства. Группировка видов проведена парно-групповым методом без взвешивания средних (см., например, [3] по данным табл. 2). Остальные обозначения см. рис. 1

Сводные данные по сходству хромосом палеарктических хомяков¹ (табл. 2, рис. 2) в целом согласуются с аллозимными данными (см. рис. 1). Имеется одно существенное несовпадение в кариологической и генетико-биохимической схемах взаимосвязей в группе. *Ph. campbelli* имеет наи-

Таблица 2

Обобщенное кариологическое сходство (I) пяти видов палеарктических хомяков

Вид	1	2	3	4	Вид	1	2	3	4
2	0,882	—	—	—	4	0,418	0,431	0,414	—
3	0,718	0,720	—	—	5	0,184	0,231	0,469	0,201

Примечание. Виды: 1 — *C. cricetus*, 2 — *Cr. barabensis*, 3 — *Ph. campbelli*, 4 — *T. triton*, 5 — *M. auratus*. Величина I рассчитана как соотношение числа сходных плеч и общего числа плеч у пары сравниваемых видов.

меньшее число общих плеч хромосом с другими видами палеарктических хомяков (табл. 2, рис. 2), тогда как по генетико-биохимическим данным этот вид ближе к паре *C. cricetus* — *Cr. barabensis*, о чем уже сообщалось выше. Представленные кариологические данные (см. табл. 2, рис. 2) не согласуются с опубликованными ранее результатами [17] об отсутствии кариологического сходства *Ph. sungorus* и *M. auratus* и трех других исследу-

¹ Дифференциальное окрашивание хромосом *M. auratus*, *C. cricetus*, *Ph. sungorus*, *Cr. barabensis* и *T. triton* в нашей работе дает в целом согласующуюся с литературными данными [16–18] картину. Дополнительно удастся лишь проследить сходство некоторых хромосом *M. auratus* и *Ph. sungorus* с остальными тремя видами изученной группы.

дованных нами видов хомяков Палеарктики. Причины этих расхождений будут обсуждены в отдельном сообщении.

Из-за обычно довольно больших стандартных ошибок генетических расстояний (при числе сопоставляемых локусов порядка 15–20) [24], объединению видов в группы на фенограмме нельзя придавать абсолютного значения. Различия величин D в точках ветвления видов *T. triton*, *Ph. sungorus*, *M. auratus* очень незначительны, поэтому изменение числа маркеров при оценке D может привести к перегруппировке последних видов на фенограмме. Соответственно подобные ошибки возможны и при определении последовательности дивергенции. Согласно полученным данным (см. рис. 1), последовательность дивергенции осуществлялась так: *C. cricetus* — *Cr. barabensis* — 2 млн. 125 тыс. лет, данная пара видов — *Ph. sungorus* — 2 млн. 775 тыс. лет. Приблизительно в то же время разошлись *T. triton* и *M. auratus*, объединившись здесь в отдельную группу.

Фенограмма (см. рис. 1), построенная на основании сходства генофондов пяти родов хомяков, в основном подтверждая предыдущие таксономические сведения по этой группе, недостаточно хорошо согласуется с существующими сейчас представлениями о ее филогении, хотя величины D по теории должны отражать давность дивергенции видов [3]. Наиболее древним элементом изученной группы, по-видимому, является *C. cricetus* [23, 25]. Согласно нашим расчетам абсолютного времени дивергенции, *C. cricetus* отошел от общего предка с *Cr. barabensis* даже несколько позже, чем представители остальных групп один от другого (см. рис. 1). Сейчас, таким образом, учитывая возможные ошибки в определении последовательности дивергенции, позволительно предполагать лишь о примерном совпадении оценок начала дивергенции *Cricetini* по палеонтологическим данным (миоцен — плиоцен [23, 25]) и по анализу дифференциации генофондов (~4 млн. лет назад; см. рис. 1).

Аналогичные нашим оценки генетического сходства и генетических расстояний для хомяков были получены на *Peromyscus* [9, 26]. Сходство по Нею для алловидов *Peromyscus* — 0,783, для «хороших» видов — 0,686, для надвидов — 0,683 [10]. Коэффициент сходства Роджерса для полувида *Peromyscus* равен 0,825, для видов — 0,728, для надвидов — 0,623, для подвидов — 0,560 [10]. Наши расчеты для родов *Cricetini* ($0,524 \pm 0,023$) близки к величинам, которые можно ожидать для межродовых расстояний у грызунов.

В общем по материалам этой статьи, а также по другим данным [3, 9, 10, 26–28] следует, что виды, филогенетически наиболее молодые, имеют между собой наименьшую степень дивергенции по белкам или кодирующим их структурным генам. Это заключение может даже показаться тривиальным с учетом возможности филетической эволюции, т. е. продолжения процесса генетической дивергенции после завершения видообразования. Однако правомочно проанализировать и альтернативную — кладиристическую модель, в которой возрастание генетической дивергенции в таксоне будет сопряжено с числом видообразовательных актов. Для проверки этих двух возможных моделей (обозначим их № 1 и 2) было предложено сопоставить [5, 29] таксоны приблизительно равного эволюционного возраста, но прошедшие через небольшое число видообразовательных актов (поэтому бедных видами) и прошедшие через большое число видообразовательных актов (богатых видами).

Согласно полученным данным, для хомяков Палеарктики (см. табл. 2, рис. 1, 2) и мидий [30] можно судить в первом приближении, что две изученные группы *Cricetini* и *Mytilidae* сопоставимы по эволюционному возрасту. Семейство, к которому относятся исследованные мидии, много более богато видами (~50), чем триба палеарктических хомяков (12–16 видов [14, 15, 20, 21]). Но степень дивергенции видов в этих двух таксонах оказалась одинакова: среднее генетическое расстояние для *Cricetini* равно $0,655 \pm 0,044$, а для *Mytilidae* — $0,645 \pm 0,058$ [30]. По теоретическим расчетам [31], эти цифры не соответствуют результатам, ожидаемым из модели № 2. Отношение средних значений генетических расстояний, или их дисперсий, в богатой видами — бедной видами группах должно быть

>1. В реальности эти величины равны 1,0 и 1,8. Можно сравнить уровень генетической дивергенции хомяков из изученных родов *Cricetini* с таковым для американских хомяков *Peromyscus*, которые дали пышную видовую радиацию в Северной Америке. Генетическое сходство видов рода *Peromyscus* равно, например, 0,686 [10], а величины сходства родов палеарктических хомяков — $0,524 \pm 0,023$. Беря, как требуется, соотношение средних значений обратных величин — генетических расстояний, получим для последних групп величину 0,5, что также противоречит предсказаниям второй модели.

Можно назвать вслед за Эвайсом [29] два основных возражения против предлагаемой трактовки: 1) различия в темпах видообразования или в числе видообразовательных актов в сравниваемых группах сильно завышены из-за чрезмерного деления (по морфологическим критериям) одной из групп на виды, таковыми в природе не являющимися; 2) скорости вымирания в сопоставляемых группах сильно различались, и поэтому по представленному материалу нельзя тестировать модель № 2. Не менее чем видовой ранг сравниваемых хомяков и мидий не вызывает сомнений ни по морфолого-кариологическим, ни по генетическим данным. Поэтому первое возражение в данном случае вряд ли правомочно. Скорость вымирания в двух сравниваемых группах также не могла сильно исказить тестируемые данные. Палеарктические *Cricetini*, возникновение которых относится к мио-плиоцену, никогда не имели большого видового разнообразия, а третичная фауна мидий весьма разнообразна, т. е. мидии — безусловно более многочисленная по видовому составу группа. Представленные данные, таким образом, дают право предпочесть филетическую модель эволюционной дифференциации видов по структурным генам. Исходя из других многочисленных сейчас работ, в которых были определены генетические дистанции для различных таксономических групп [5, 9, 32], можно предположить в общем отсутствие связи акта видообразования (создания репродуктивной изоляции между исходными дочерними популяциями) со значительной реорганизацией генома по структурным генам, кодирующим белки. Ясно, что модель № 2 не подтверждается для таких структурных генов. Однако это пока не дает оснований отвергать кладистическую модель в целом. Вполне справедливо предположить, что при видообразовании чаще происходят изменения не структурных, а каких-то других генов. И сейчас уже многие авторы [10, 33, 34] указывают, что наиболее существенную роль в эволюции таких групп, как позвоночные, по-видимому, играют изменения регуляторных генов.

Каков характер эволюции организмов по этим генам, предстоит исследовать экспериментально.

ЛИТЕРАТУРА

1. Картавец Ю. Ф., Картавец И. В., Воронцов Н. Н. Популяционная генетика и геогеография диких млекопитающих. Сообщение IV. Уровень гетерозиготности у пяти видов палеарктических хомяков (Mammalia: Cricetini). — Генетика, настоящий номер, с. 954.
2. Nei M. Genetic distance between populations. — Amer. Naturalist, 1972, v. 106, p. 283.
3. Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam — Oxford: North-Holland publ. co., N. Y.: Amer. Elsevier publ. co., 1975. 288 p.
4. Ayala F. J., Tracey M. L., Hedgecock D., Richmond R. C. Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. — Evolution, 1974, v. 28, p. 576.
5. Avise J. C., Ayala F. J. Genetic differentiation in species versus depauperate phylads: evidence from the California minnows. — Evolution, 1976, v. 30, p. 46.
6. Avise J. C., Smith J. J., Ayala F. J. Adaptive differentiation with little genetic change between two California minnows. — Evolution, 1975, v. 29, p. 3.
7. Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм и его возможное биологическое значение. — Журн. общ. биологии, 1982, т. 33, с. 281.
8. Carson H. L. The genetics of speciation at the diploid level. — Amer. Naturalist, 1975, v. 109, p. 83.
9. Avise J. C. Genetic differentiation during speciation. — In: Molecular Evolution / Ed. Ayala F. J. Massachusetts: Sinauer Assoc., Inc. Sunderland, 1976, p. 106.
10. Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы. — Журн. Всесоюз. хим. о-ва имени Д. И. Менделеева, 1980, т. 25, № 3, с. 205.

11. *Gothran E. G., Zimmerman E. G., Nadler C. F.* Genetic differentiation and evolution ground squirrel subgenus *Ictidomys* (genus *Spermophilus*).— *J. Mammal.*, 1977, v. 58, № 4, p. 610.
12. *Avise J. C., Duvall S. W.* Allozyme expression and genetic distance in hybrid Macaque monkeys.— *J. Heredity*, 1977, v. 68, p. 23.
13. *Картавцев Ю. Ф.* Генетическая изменчивость двусторчатого моллюска мидии Грейяна *Srenomytilus greyanus* (Mytilidae).— *Генетика*, 1978, т. 14, № 2, с. 273.
14. *Воронцов Н. Н.* Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 234 с.
15. *Фомичева И. И., Воронцов Н. Н.* Электрофоретическое исследование белковых фракций сыворотки крови некоторых видов хомяков (Rodentia, Cricetidae).— *Зоол. журн.*, 1973, т. 52, в. 3, с. 403.
16. *Gamperl R., Vistorin G., Rosenkranz W.* Comparison of chromosome banding patterns in five members of Cricetinae with comments of possible relationships.— *Cariologia*, 1978, v. 31, № 3, p. 343.
17. *Раджабли С. И.* Карпиологическая дифференциация хомяков Палеарктики (Rodentia, Cricetidae).— *Докл. АН СССР*, 1975, т. 225, № 3, с. 697.
18. *Раджабли С. И., Крюкова Е. П.* Сравнительный анализ двух видов хомячков: даурского и китайского.— *Цитология*, 1973, т. 15, с. 12.
19. *Воронцов Н. Н.* Система хомяков (Cricetidae) мировой фауны и их филогенетические связи.— *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.*, 1959, т. 64, № 5, с. 157.
20. *Воронцов Н. Н., Раджабли С. И.* Хромосомная и видовая самостоятельность *Tscherskia albipes* (Rodentia, Cricetidae).— В кн.: *Млекопитающие (эволюция, карпология, систематика, фаунистика)*. Новосибирск, 1969, с. 96.
21. *Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C.* Checklist of Palearctic and Indian mammals. London: Brit. Mus., 1951. 840 p.
22. *Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чанский К. К.* Определитель млекопитающих СССР. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 638 с.
23. *Воронцов Н. Н.* Историческая зоогеография мышеобразных (Muridea) грызунов.— *Проблемы эволюции*, 1968, т. 1, с. 116.
24. *Nei M., Roychoudhury A. K.* Sampling variances of heterozygosity and genetic distance.— *Genetics*, 1974, v. 76, p. 379.
25. *Топачевский В. А.* Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. Киев: Наук. думка, 1973, с. 235.
26. *Zimmerman E. G., Kilpatrick C. W., Hart B. J.* The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*.— *Evolution*, 1978, v. 32, № 3, p. 565.
27. *Soulé M.* Allozyme variation: its determination in space and time.— In: *Molecular Evolution* / Ed. Ayala F. J. Massachusetts: Sinauer Assoc., Inc. Sunderland, 1976, p. 60.
28. *Carson H.* The unit of genetic change in adaptation and speciation.— *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1976, v. 63, № 2, p. 210.
29. *Avise J. C.* Is evolution gradual or rectangular? Evidence from living fishes.— *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 1977, v. 74, № 11, p. 5083.
30. *Картавцев Ю. Ф.* Популяционная и экологическая генетика митилид.— В кн.: *XIV Тихоокеанский научный конгресс. Тезисы докл.* Хабаровск, FIIa, 1979, с. 165.
31. *Avise J. C., Ayala F. J.* Genetic change and rates of cladogenesis.— *Genetics*, 1975, v. 81, № 4, p. 757.
32. *Nevo E., Kim D. J., Shaw C. R., Thaler C. S.* Genetic variation, selection, and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers.— *Evolution*, 1974, v. 28, p. 1.
33. *Wilson A. C.* Gene regulation in evolution.— In: *Molecular Evolution* / Ed. Ayala F. J. Massachusetts: Sinauer Assoc., Inc. Sunderland, 1976, p. 225.
34. *Markert C. L., Shaklee J. B., Whitt G. S.* Evolution of a gene.— *Science*, 1975, v. 189, № 4197, p. 102.

Институт биологии моря;
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток;
Институт биологии развития
имени Н. К. Кольцова АН СССР, Москва

Поступила в редакцию
20.IV.1983
Окончательный вариант получен
24.X.1983

POPULATION GENETICS AND GENO GEOGRAPHY IN WILD MAMMALS

V. GENETIC DISTANCES BETWEEN REPRESENTATIVES OF DIFFERENT
GENERA OF PALEARCTIC HAMSTERS (RODENTIA, GRICETINI)

KARTAVTSEV Yu., Ph., KARTAVTSEVA I. V., VORONTSOV N. N.

*Institute of Marine Biology, Institute of Biology and Pedology,
Far East Scientific Center, Vladivostok; N. K. Koltzov Institute
of Developmental Biology, Academy of Sciences of the USSR,
Moscow, 117334*

S u m m a r y

The extent of genetically determined similarity (I) for five Palearctic hamster species has been estimated on the basis of electrophoresis of 18 to 20 enzyme loci. Values of I vary for different species pairs from 0.423 to 0.657. Mean genetic similarity of genera of the group is equal to 0.524 ± 0.023 .

The data on gene pools similarity of species are basically in agreement with morphological views on taxonomy of Palearctic hamsters. The absolute divergence time of the group which is calculated by the method of Nei is in agreement with paleontological data. However, the sequence of divergence between species, as proved by these data, contradicts to the traditional phylogenetic views on hamsters of Palearctic. On the basis of the genetic differentiation of the group of hamsters and of some of mussel species previously studied, both phyletic and cladogenetic models of evolutionary changes are tested. The first one is thought to be preferable, which agrees with Avise and Ayala. However, it is underlined that the study only concerns the structural genes coding for proteins and so far can not be extended to other kinds of genes.