

УДК 575.597.5

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА И ГЕНОГЕОГРАФИЯ  
ДИКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ  
СООБЩЕНИЕ IV. УРОВЕНЬ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ У ПЯТИ ВИДОВ  
ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ХОМЯКОВ (MAMMALIA, CRICETINI)

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

Проанализирована изменчивость 18–20 белковых локусов из популяций пяти видов различных родов палеарктических хомяков. Средняя гетерозиготность особей ( $\bar{H}$ ) изученных видов варьирует в диапазоне  $4,7 \pm 1,8\%$  –  $6,0 \pm 3,6\%$ . Полученные величины согласуются с другими данными о меньшей гетерозиготности млекопитающих и позвоночных в целом в сравнении с беспозвоночными. Обусловленность обнаруженных различий  $\bar{H}$  экологическими причинами, как предполагают ряд авторов, нуждается в дополнительной аргументации.

Благодаря разработке методов гелевого электрофореза белков с их дальнейшим использованием как маркеров изменчивости соответствующих локусов в генетике сильный толчок получило эволюционное направление исследований [1–4]. Анализ изоферментов и их аллельных вариантов — аллоферментов [5] стал постоянным инструментом исследователей и во многих других областях биологии.

Несмотря на то что данный подход, как любой другой, не лишен недостатков [1, 2, 4], достоинства в нем преобладают. В качестве доказательства сказанного можно напомнить некоторые из полученных результатов. В первую очередь назовем оценку уровня изменчивости видов. Проблема степени изменчивости естественных популяций видов долгие годы занимала генетиков и эволюционистов. Сейчас известно, что у многих видов средняя гетерозиготность на особь ( $\bar{H}$ ) — наиболее часто употребляемый индикатор изменчивости — может достигать 20% и более [2]. Эта величина, относясь в основном к ферментам, по-видимому, переоценивает существующий уровень гетерозиготности организмов [6]. Некоторые авторы отмечали большие различия  $\bar{H}$  в таких группах, как позвоночные и беспозвоночные [7–8]. В свою очередь изучение гетерозиготности видов подняло дискуссию о роли естественного отбора в поддержании белкового полиморфизма в популяциях и в эволюции макромолекул.

Число генетически изученных объектов увеличилось и в настоящее время равно ~250 вследствие относительной легкости маркирования генов при анализе изоферментов. Однако серьезные таксономические и эволюционные сопоставления на многих группах требуют изученности гораздо большего числа видов. Основная задача настоящей работы — оценка степени наследственно детерминированной изменчивости пяти видов белков разных родов палеарктических хомяков (Cricetini).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выборки животных сделаны в 1975–1978 гг. из естественных популяций. Один вид — *Mesocricetus auratus* Waterhouse — представлен линией лабораторных животных, вывезенных из Сирии в 1922 г. Другие виды хомяков отловлены в нескольких точках территории РСФСР: *Cricetus cricetus* L. — на Южном Урале (30 км к северо-востоку от Перми), *Cricetus barabensis* Pallas — в Приморском крае (окрестности Уссурийска), *Tscherskia triton* de Winton — в Приморском крае (окрестности Уссурийска и пос. Пограничный), *Phodopus campbelli* Thomas — в Тувинской АССР (Эрзинский район, близ пос. Мугыр-Аксы). Число исследованных животных для каждого локуса представлено в таблице.

**Величины выборки, частоты аллелей и гетерозиготность по ферментным и неферментным локусам пяти исследованных видов палеарктических хомяков**

Локус	Аллель	Вид				
		<i>Cricetus cricetus</i>	<i>Cricetulus barabensis</i>	<i>Tscherskia triton</i>	<i>Phodopus campbelli</i>	<i>Mesocricetus auratus</i>
$\alpha$ Gpdh		(2)	(10)	(20)	(5)	(23)
	a	1,00	—	—	—	—
	b	—	—	—	1,00	—
	c	—	1,00	—	—	—
Ldh-1	d	—	—	1,00	—	1,00
		(2)	(11)	(25)	(8)	(12)
	a	1,00	1,00	—	1,00	—
	b	—	—	1,00	—	1,00
Ldh-2		(2)	(11)	(15)	(8)	(12)
	a	—	1,00	1,00	—	—
	b	1,00	—	—	—	1,00
	c	—	—	—	1,00	—
Mdh-1		(3)	(11)	(25)	(7)	(23)
	a	—	1,00	—	—	—
	b	1,00	—	1,00	1,00	—
	c	—	—	—	—	1,00
Mdh-2		(3)	(9)	(20)	(7)	(13)
	a	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
		(3)	(11)	(25)	(5)	(23)
	a	1,00	—	—	—	—
Pgdh	b	—	0,182	1,00	—	—
	c	—	0,818	—	—	—
	d	—	—	—	1,00	1,00
		(3)	(7)	(17)	(4)	(11)
G3Pdh	b	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
		(3)	(9)	(11)	(5)	(13)
	a	—	—	—	—	1,00
	b	1,00	—	—	—	—
Got-1	c	—	—	—	1,00	—
	d	—	—	1,00	—	—
		(3)	(9)	(21)	(5)	(13)
	a	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Got-2		(3)	(8)	(22)	(6)	(9)
	a	—	1,00	—	—	—
	b	—	—	—	—	1,00
	c	1,00	—	—	1,00	—
Pgm	d	—	—	1,00	—	—
		(3)	(9)	(20)	(6)	(13)
	a	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
		(3)	(9)	(22)	(6)	(20)
Sod-1	a	—	—	—	1,00	—
	b	1,00	1,00	1,00	—	—
	c	—	—	—	—	1,00
		(3)	(1)	(5)	(5)	(13)
Sod-2	a	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
		(3)	(9)	(19)	(3)	(13)
	a	—	0,444	—	—	1,00
	b	1,00	0,556	0,184	0,833	—
Cat	c	—	—	0,816	0,167	—
		(3)	(9)	(19)	(5)	(13)
	a	1,00	—	—	0,100	1,00
	b	—	—	—	—	—
Est-1	c	—	1,00	0,974	0,700	—
		(3)	(9)	(19)	(5)	(13)
	a	—	—	—	—	—
	b	1,00	—	—	—	—
Est-2	c	—	—	0,026	0,200	—
	d	—	—	—	—	—

Локус	Аллель	Вид				
		<i>Cricetus cricetus</i>	<i>Cricetulus barabensis</i>	<i>Tscherskia triton</i>	<i>Phodopus campbelli</i>	<i>Mesocricetus auratus</i>
Gr-1		(3)	(1)	(5)	(5)	(13)
	a	—	—	—	1,00	—
	b	1,00	1,00	—	—	—
Gr-2	a	(3)	(1)	(5)	(5)	(13)
		1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Gr-3	a	(3)	(1)	(5)	(5)	(13)
	b	1,00	1,00	1,00	0,100	—
P			11,1%	11,1%	11,1%	
	H	Полимор- физм не об- наружен	4,5±2,5% [4,4%]	2,3±2,0% [1,9%]	6,3±3,8% [5,1%]	Полимор- физм не об- наружен
Число локу- сов		18	18	18	18	18
G6Pgdh		—	(8)	(14)	(1)	(15)
	a	—	1,00	1,00	—	0,167
Hk	a	—	(8)	(15)	—	—
		—	1,00	1,00	—	—
P		—	10,0%	10,0%	15,8%	5,3%
	H	Полимор- физм не об- наружен	4,0±2,8% [4,0%]	2,1±1,8% [1,8%]	6,0±3,6% [4,8%]	1,7±1,8% [1,5%]

Примечание. P — доля полиморфных локусов (при  $q_i \leq 0,99$ ),  $\bar{H}$  — средняя гетерозиготность на особь (ожидаемые из соотношения Харди — Вайнберга  $\bar{H}$  даны в квадратных скобках). В круглых скобках — число изученных животных, a, b, c и т. д. — аллели с соответствующими частотами. Обозначение локусов дано общепринятое. В первую часть таблицы сведены локусы, по которым проведено сопоставление сходств видов. Оценки изменчивости ( $\bar{H}$  и P) получены и для последней, гомологичной, выборки локусов, и для суммарных данных.

Исследованы следующие ферментные и неферментные белки: глицерофосфатдегидрогеназа (К.Ф.1.1.1.8, локус  $\alpha$ Grpdh)<sup>1</sup>, 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.1.1.43, 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).

Электрофорез проводили в блоках крахмального геля (14–15%, горизонтальный вариант). Детали экстракции и электрофореза были описаны ранее [9]. Ферменты всех исследованных видов охарактеризованы по мышечной ткани (бедренные мышцы). Для гистохимического окрашивания использовали известные прописи [4]. Тотально (амидо-черным 10-Б) были окрашены белки сыворотки (общие белки), хотя из-за частичного лизиса эритроцитов часть фракций здесь, по-видимому, представлена гемоглобином.

Расчет стандартных ошибок  $\bar{H}$  проделан согласно разработкам Ней [10]. Поскольку выборки животных, представленные в работе, невелики.

<sup>1</sup> Индексация и обозначение локусов общепринятые [2, 4].

следует напомнить, что при межвидовых сопоставлениях из-за сильного преобладания межлокусных компонентов ошибок выборочности над внутрислокусными важно в первую очередь сравнивать большое число локусов, тогда как число животных может быть небольшим [10].

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные белки подразделяются на три группы: с моно-, ди- и тетрамерной организацией молекул, о чем свидетельствуют приведенные схемы электрофореграмм (рис. 1). Из-за низкой изменчивости ферментов

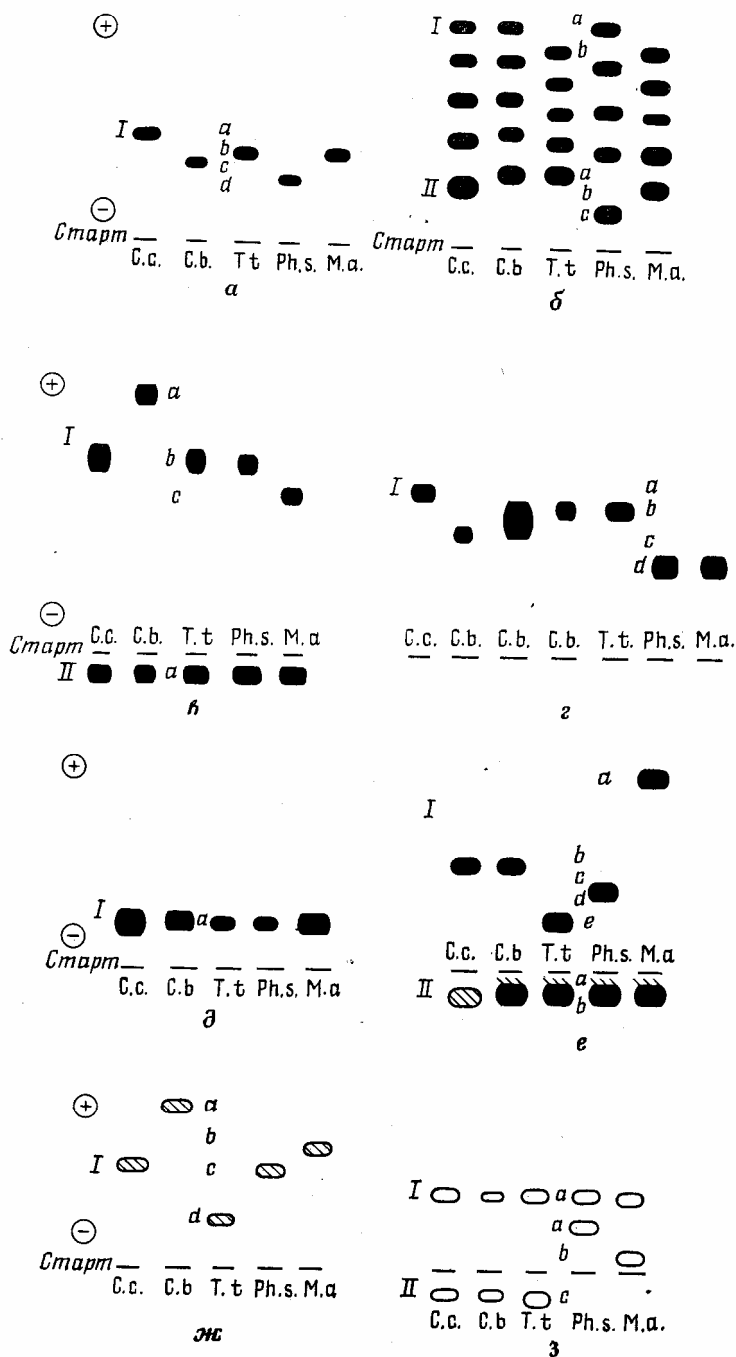


Рис. 1 (продолжение рис. 1 см. на стр. 958)

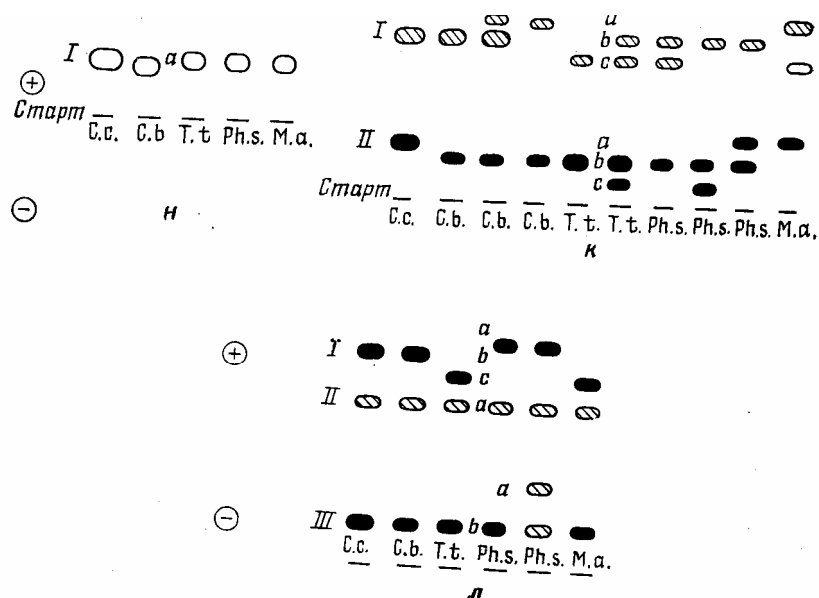


Рис. 1. Схема электрофореграмм белков исследованных видов палеарктических хомяков: *a* —  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназа (локус  $\alpha$ Gpdh, см. таблицу); *b* — лактатдегидрогеназа (Ldh); *c* — малатдегидрогеназа (Mdh); *e* — 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6Pgdh); *d* — глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа (G3Pdh); *e* — глутаматоксалоацетаттрансминаза (Got); *ж* — фосфоглюкомутаза (Pgm); *з* — супероксиддисмутаза (Sod); *и* — каталаза (Cat); *к* — неспецифичная эстераза (Est); *л* — общие белки (Gr). Черточками отмечено начало миграции белков (старт). «-» и «+» — катодная и анодная стороны электрофореграмм. C. c. — *Cricetus cricetus*, C. b. — *Cricetus barabensis*, Ph. s. — *Phodopus sungorus*, M. a. — *Mesocricetus auratus*, T. t. — *Tscherskia triton*. I и II — белки, кодируемые отдельными локусами, *a*, *b*, *c*, *d* — фиксированные аллельные состояния по данному локусу

хомяков вывод о субъединичной структуре их молекул можно сделать лишь в отношении некоторых неспецифичных эстераз, тотально окрашиваемых белков (все они оказались мономерными), 6ФГД и Г-6-ФДГ, оказавшихся димерами (см. рис. 1). Наличие пяти изоферментов ЛДГ у хомяков предполагает тетрамерную четвертичную структуру фермента и одновременно позволяет говорить о дублированности соответствующего локуса у изученных видов хомяков, как и у других млекопитающих.

Анализируя характер распределения белков на электрофореграммах (зимограммах), можно отметить две особенности: 1) среди изученных белков имеются как полиморфные внутри видов, так и монографные (см. табл. 1, рис. 1); 2) отдельные фракции белков совпадают по подвижности лишь у некоторых видов, другие совпадают у всех и третьи — уникальны, не имеют гомологов (см. табл. 1, рис. 1). Эти особенности дают возможность оценить степень изменчивости и сходства видов. Средняя гетерозиготность на особь ( $\bar{H}$ ) и доля полиморфных локусов ( $\bar{P}$ ) для исследованных видов хомяков оценивались по 18–20 ферментным системам (см. табл. 1). Из пяти изученных видов хомяков у четырех видов (*C. barabensis*, *T. triton*, *Ph. sungorus*, *M. auratus*) обнаруживается слабая изменчивость, затрагивающая от одного до трех локусов, у одного (*C. cricetus*), для которого выборка была наименьшей, изменчивости не обнаружено вообще (см. табл. 1, рис. 1). Величины  $\bar{H}$  у четырех изменчивых видов варьируют от  $1,7 \pm 1,8\%$  до  $6,0 \pm 3,6\%$ . Суммарные средние значения гетерозиготности для хомяков составляют  $3,5 \pm 1,3\%$ .

Исследованию уровня белкового полиморфизма посвящено достаточно большое количество работ как на позвоночных [7, 8, 11, 12], так и на беспозвоночных [2, 7, 13–15]. Наиболее изученными объектами оказы-

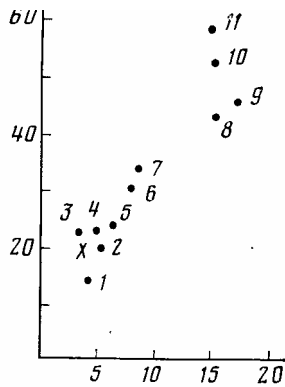


Рис. 2. Средняя гетерозиготность на особь ( $\bar{H}$ ) и доля полиморфных локусов ( $P$ ) у изученных животных (по [8]). По абсциссе — величина средней гетерозиготности на особь, по ординате — доля полиморфных локусов (%). Кружки — средние значения  $\bar{H}$  и  $P$  для изученных видов,  $x$  — палеарктические хомяки, 1 — птицы, 2 — грызуны, 3 — другие млекопитающие, 4 — рептилии, 5 — осы, 6 — рыбы, 7 — амфибии, 8 — наземные брюхоногие моллюски, 9 — растения, 10 — другие насекомые, 11 — морские беспозвоночные

ваются человек, грызуны и дрозофилы [16], хотя к настоящему времени имеются сведения о средней гетерозиготности на особь уже более чем для 200 видов, относящихся к шести типам, включая животных и растений. Степень белковой изменчивости изученных представителей Criseini сопоставима с изменчивостью других видов позвоночных, в частности грызунов (рис. 2). Несмотря на то что и по нашему материалу (у мидий  $\bar{H}=8,3\pm 1,1\%$  [17], у хомяков —  $3,5\pm 1,3\%$ ), и по литературным данным (см. рис. 2) тенденция большей изменчивости беспозвоночных, чем позвоночных, очевидна, любая трактовка этого факта должна быть весьма осторожной, поскольку обнаруживается значительное перекрытие диапазонов изменчивости (см. рис. 2). Во всяком случае объяснение [7], что данные различия в величинах изменчивости связаны именно с различными адаптивными стратегиями крупных мобильных животных (как млекопитающие) и относительно мелких беспозвоночных, должно быть проверено на более компактной таксономической группе.

Имеющиеся сейчас данные не дают возможности получить окончательный вывод. Например, подвижный гребешок *Argopecten irradians* [18] столь же изменчив, как ряд прикрепленных форм [6]. Такой же вывод следует из сопоставления различных двустворок по одному гомологичному локусу, кодирующему фосфоглюкоизомеразу [19]. Можно провести такое сопоставление в настоящее время на млекопитающих. Роиющие виды, например, имели в некоторых случаях несколько более низкую изменчивость, чем наземные, более подвижные виды [20]. Однако ввиду больших стандартных ошибок  $\bar{H}$  трудно говорить о статистической существенности этих отличий. Даже в пределах одного рода [21] разброс оценок  $\bar{H}$  бывает столь значителен, что перекрывает упомянутые различия между роющими и наземными млекопитающими.

Возможно, более общее значение имеет адаптивная стратегия организмов в отношении разнообразия и стабильности трофических ресурсов [22]. Но и здесь однозначное решение пока принять трудно [6], хотя в отдельных случаях удается обнаружить [22] отчетливые корреляции. Обусловлена такая картина, по-видимому, тем, что селективное давление на изменчивость большинства белков невелико. Поэтому лишь по отдельным белковым локусам, очевидно обладающим повышенной селективной ценностью, удастся четко продемонстрировать роль естественного отбора в поддержании внутривидового полиморфизма. Для разрешения вопроса о наличии либо отсутствии экологической обусловленности полиморфизма ферментов при межвидовых сопоставлениях следует прежде всего опираться на гомологичные выборки маркеров, что устранил очень большие межлокусные компоненты ошибок гетерозиготности и, возможно, позволит обнаружить искомые корреляции уровней средовой и генетической изменчивости. Главное, однако, в поиске этих корреляций состоит в единовременном анализе полилокусных систем, которые могут более надежно отражать возможные взаимодействия генотипа со средой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алгузов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 245 с.
2. Lewontin R. C. The genetic basis of evolutionary change. N. Y.: Columbia univ. press, 1974. 346 p.
3. Molecular evolution / Ed. Ayala F. J. Massachusetts: Sinauer Assoc., Inc. Sunderland, 1976.
4. Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И., Аронштам А. А., Боркин Л. Я., Малецкий С. И., Поляков Е. В., Манченко Г. П. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977, с. 278.
5. Prakash S., Lewontin R. C., Hubby J. L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural population. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*.— *Genetics*, 1969, v. 61, p. 841.
6. Манченко Г. П., Глазко В. И. Электрофоретическое исследование внутривидовой изменчивости мембранных белков морских звезд.— Докл. АН СССР, 1981, т. 256, № 2, с. 472.
7. Selander R. K., Kaufman D. W. Genetic variability and strategies of adaptation in animals.— *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 1973, v. 70, p. 1875.
8. Selander R. K. Genetic variation in natural population.— In: *Molecular evolution* / Ed. Ayala F. J. Massachusetts: Sinauer Assoc., Inc. Sunderland, 1976, p. 21–45.
9. Картавцев Ю. Ф. Генетическая изменчивость двустворчатого моллюска мидии Грейяна *Grenomytilus grayanus* (Mytilidae).— *Генетика*, 1978, т. 14, № 2, с. 273.
10. Nei M., Roychoudhury A. K. Sampling variances of heterozygosity and genetic distance.— *Genetics*, 1974, v. 76, p. 379.
11. Avise J. C., Duvall S. W. Allozyme expression and genetic distance in hybrid Macaque monkeys.— *J. Heredity*, 1977, v. 68, p. 23.
12. Gothran E. G., Zimmerman E. G., Nadler C. F. Genetic differentiation and evolution Ground squirrel subgenus (genus *Spermophilus*).— *J. Mammal.*, 1977, v. 58, № 4, p. 610.
13. Powell J. R. Protein variation in natural populations of animals.— *Evol. Biol.*, 1975, v. 8, p. 79.
14. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
15. Lewontin R. C. Population genetics.— *Ann. Rev. Genet.*, 1973, № 7, p. 1.
16. Картавцев Ю. Ф., Ефремов В. В. Генетическая изменчивость и сходство двух видов литторин (Mollusca; Littorinidae).— *Генетика*, 1981, т. 17, № 6, с. 1030.
17. Картавцев Ю. Ф. Популяционная и экологическая генетика мидий (Mollusca; Mytilidae).— В кн.: XIV Тихоокеанский международный конгресс. Тезисы докладов. Хабаровск, 1979, с. 175.
18. Wall J. R., Wall S. W., Castagna M. Enzyme polymorphism and genetic variation in the bay scallop, *Argopecten irradians*.— *Genetics*, 1975, № 3, S. 81.
19. Wilkins N. P., Mathers N. F. Phenotypes of phosphoglucose isomerase in some bivalvia molluscs.— *Compar. and Biochem. Physiol.*, 1974, v. 48B, p. 599.
20. 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.
21. Avise J. C., Smith M. H., Selander R. K. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. VI. The boylii species group.— *J. Mammal.*, 1974, v. 55, p. 751.

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

*Russian J. Genetics, 1984, v. 20, #6,  
p. 954-960*

POPULATION GENETICS AND GENO GEOGRAPHY OF WILD MAMMALS  
IV. THE LEVEL OF HETEROZYGOSITY OF FIVE SPECIES  
OF PALEARCTIC HAMSTERS (MAMMALIA, CRICETINI)

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

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

Summary

The variability of 18–20 protein loci was investigated in populations of five species of different genera of Palearctic hamsters. Mean heterozygosity of these species ( $\bar{H}$ ) varied within the limits of  $3.5 \pm 1.3$  to  $6.0 \pm 3.6\%$ . The  $\bar{H}$  values obtained are in accord with the published data showing a comparatively low heterozygosity both in mammals and in all vertebrates in total, as compared to invertebrates. The ecological reasons for  $\bar{H}$  differences obtained, as suggested by some authors, need additional argumentation.