



СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЦИТОГЕНЕТИКА ХОМЯКОВ РОДА *CALOMYSCUS*

О.В.Саблина¹, А.С.Графодатский¹, М.Н.Мейер², В.Г.Маликов²,
Е.А.Исакова¹, В.А.Трифонов¹, А.В.Поляков¹, Т.П.Лушникова¹,
Н.В.Воробьева¹, Н.А.Сердюкова¹, П.Л.Перельман¹, П.М.Бородин¹,
П.Бенда³, Д.Фринта³, Л.Лейкепова³, П.Маклингер³, Й.Садлова³, Я.Зима^{3,4},
А.Вазири⁵, Ф.Назари⁵

¹ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

² Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

³ Отделение зоологии Карлова университета, Прага, Чехия

⁴ Институт биологии позвоночных Чешской Академии наук, Брно, Чехия

⁵ Исследовательский институт заболеваний и вредителей растений, Тегеран, Иран

Институт цитологии и генетики СО РАН
630090, Новосибирск, пр. акад. Лаврентьева, 10
тел.: (3832) 33–38–57, факс: (3832) 33–12–78

Хомяков рода *Calomyscus*, включающего в настоящее время пять видов: *Calomyscus bailwardi*, *C. hotsoni*, *C. mystax*, *C. tsolovi*, *C. urartensis* – обычно относят к подсемейству Cricetinae семейства Cricetidae [1], хотя систематическое положение этого рода остается неясным. На территории прежнего СССР были обнаружены 4 различные кариотипические расы *Calomyscus*, в Иране – 4 другие хромосомные расы. Две из них отождествлены с видами *Calomyscus urartensis* (Нахичевань, $2n = 32$) и *Calomyscus mystax* (Северо-Западный Туркменистан, $2n = 44$) [2], другие, возможно, представляют собой самостоятельные виды.

Для выяснения филогенетических отношений между известными видами и хромосомными расами мы провели сравнительный анализ G- и C-окрашенных хромосом этих рас. У них была также исследована хромосомная локализация тандемных 353 кб Bsp R1 повторов. Кроме того, был изучен мейоз у лабораторных и естественных гибридных потомков родителей с разными кариотипами.

Материалы и методы

Исследованные экземпляры были собраны в 22 точках естественных мест обитания, находящихся в Азербайджане, Туркменистане и Иране. Всего было изучено 34 особи.

Экспериментальные гибриды были получены в лаборатории от следующих родительских комбинаций: *Calomyscus urartensis* × хромосомная раса 2 (2 самца); *Calomyscus urartensis* × хромосомная раса 1 (2 самца); *C. mystax* × хромосомная раса 1 (2 самца); хромосомная раса 1 × хромосомная раса 2 (3 самца).

Препараты метафазных хромосом клеток костного мозга приготавливались с использованием общепринятого метода. G-окрашивание проводилось согласно Seabright [3] в модификации Графодатского и Раджабли [14]. C-окрашивание проводилось по Sumner [5].

Препараты синаптонемных комплексов в сперматоцитах первого порядка гибридных самцов были приготовлены по методу Chandley [6], окрашены нитратом се-

ребра [7] и исследованы и сфотографированы в электронном микроскопе JEM-1250 (JEOL).

Обнаруженный в гидролизатах высокомолекулярной ДНК, выделенной из тканей животных хромосомной расы 1 и обработанной рестриктазами Sau 3A и Bsp RI, тандемный повтор 353 кб был использован для приготовления меченого биотином зонда и флюоресцентной гибридизации *in situ* с хромосомами *C. urartensis*, *C. mystax*, хромосомных рас 1, 2, 3 и 4 согласно методу Pinkel et al. [8].

Результаты

C-окрашенные кариотипы исследованных видов и рас представлены на рисунке 1. Виды и расы различаются, как правило, только количеством гетерохроматина; локализуется он в прицентромерных областях акроцентриков или формирует добавочные плечи двуплечих хромосом. Сравнительный анализ G-окрашенных хромосом показывает высокий уровень гомологии кариотипов животных, принадлежащих разным хромосомным расам (рис. 2, а, б, в). X-хромосомы имели идентичные эухроматиновые части во всех изучаемых популяциях, наблюдающиеся различия в размере обусловлены наличием добавочных гетерохроматиновых плеч.



Рис. 1. C-окрашенные кариотипы *Calomyscus urartensis* (A), *C. mystax* (B), хромосомных рас 1 (C), 2 (D), 3 (E), 4 (F), 5 (G).

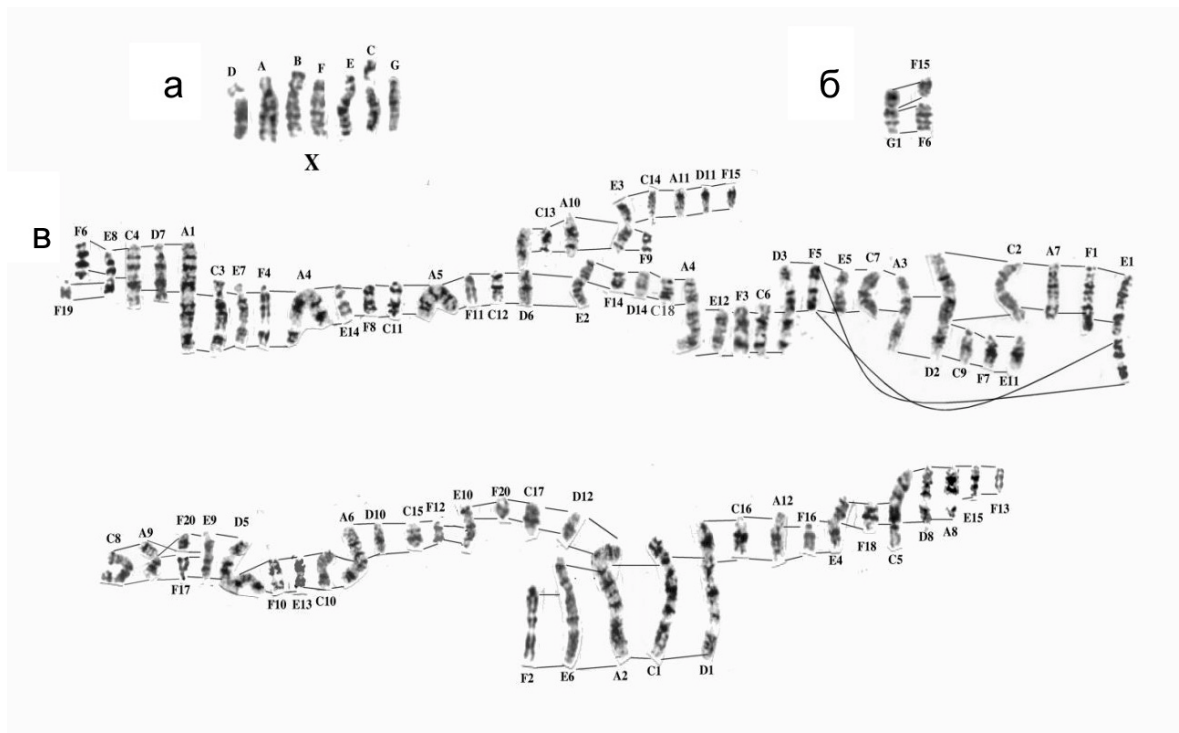


Рис. 2. Сравнение G-окрашенных кариотипов видов и хромосомных рас. А – X-хромосомы *Calomyscus urartensis* (А), *C. mystax* (В), хромосомных рас 1 (С), 2 (D), 3 (Е), 4 (F), 5 (G); В – Робертсоновское слияние в кариотипе хромосомной расы 5. Линии указывают районы гомологии; С – сравнение G-окрашенных аутосом *C. urartensis* (А), хромосомных рас 1 (С), 2 (D), 3 (Е) и 4 (F). Линии указывают районы гомологии.

Кариотипы хромосомных рас 4 и 5 очень близки и отличаются единственным центромерным слиянием (рис. 2,б) и количеством гетерохроматина (рис. 1, F, G).

Кариотип хромосомной расы 6 был идентичен кариотипу *C. mystax*. Кариотип хромосомной расы 1 также довольно близок к ним, отличаясь только количеством и местоположением гетерохроматина.

Кариотип хромосомной расы 3 отличается от кариотипа *C. mystax* тремя робертсоновскими слияниями. Непарная хромосома 1 образована центромерным слиянием двух хромосом, ее плечи гомологичны соответствующим непарным акроцентрикам.

Во всех изученных кариотипах тандемные Bsp RI 353 кб повторы локализируются в прицентромерных районах и в добавочных плечах почти всех хромосом, совпадая по локализации с С-гетерохроматином. Нуклеотидная последовательность этого повтора (EMBL, No X59439) не обнаруживает гомологии с каким-либо известным повтором, найденным у грызунов или других млекопитающих.

Хромосомы в мейозе гибридов между *C. mystax* и хромосомной расой 1 конъюгируют полностью; гетерохроматиновые плечи хромосом расы 1, по-видимому, не вовлекаются в формирование боковых элементов синаптонемного комплекса.

В пахитене гибридов между хромосомной расой 2 и *C. mystax*, отличающихся друг от друга семью робертсоновскими транслокациями, мы нашли 7 робертсоновских тривалентов, каждый из которых состоял из одного метацентрика и двух акроцентриков, гомологичных плечам метацентрика (рис. 3). Как правило, синапс между метацентриками и их акроцентрическими гомологами был полным.

К сожалению, наиболее интересный гибрид между хромосомной расой 2 и *C. urartensis*, являющийся сложной робертсоновской гетерозиготой с монобрахи-

альной гомологией, был недоступен для исследования синаптонемного комплекса. В мейотических препаратах этого гибрида мы нашли несколько клеток в стадии диакинез – метафаза I, содержавших четыре мультивалента (рис. 4). Это соответствует результатам сравнительного анализа G-окрашенных хромосом родительских рас.

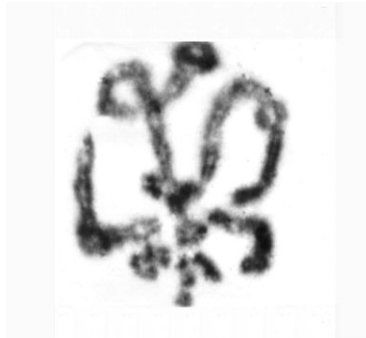


Рис. 3. Электронная микрофотография пахитены гибрида между *C. mystax* и хромосомной расой 2. Стрелки указывают на добавочные гетерохроматиновые плечи хромосом расы 2 в составе Робертсоновских тривалентов.

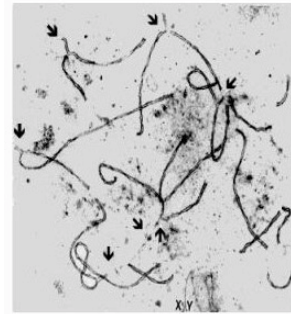


Рис. 4. Хромосомы в диакинезе-метафаза I гибрида между *C. urartensis* и хромосомной расой 2.

Обсуждение

Сравнительный анализ хромосом разных видов и рас рода *Calomyscus* показал, что кариотипические различия между ними обусловлены Робертсоновскими и тандемными слияниями или разделениями и амплификацией гетерохроматина. Каждая из рас и видов занимает, по-видимому, ограниченный участок ареала рода. Иранские расы известны только из отдельных точек, поэтому невозможно оценить границы их ареалов. Следует, однако, отметить, что в каждом из исследованных районов Ирана был найден отличный от других кариотип. Поэтому желательно дальнейшее исследование индивидуумов из новых точек Ирана, Пакистана, и Афганистана.

Наличие естественных гибридов между хромосомными расами 1 и 2, так же, как и существование лабораторных гибридов между четырьмя разновидностями *Calomyscus*, указывает на то, что эти расы или разновидности филогенетически близки друг к другу, несмотря на различие их кариотипов. Плодовитость гибридных самок *Calomyscus* указывает на весьма недавнее видообразование. Это заключение подтверждается также наличием высоко специфичных Bsp RI тандемных повторов, обнаруженных во всех исследованных расах и не обнаруженных ни у каких других грызунов. Высокая специфичность этих повторов для данного рода позволяет предполагать также его обособленное таксономическое положение в пределах семейства Cricetidae. Таким образом, хомяки рода *Calomyscus* представляют пример политипической группы, содержащей большое количество хромосомных рас, многие из которых, возможно, могут претендовать на статус вида.

Список литературы

1. *Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S.* Checklist of Palaeoarctic and Indian mammals 1758 to 1946 // Trustees of the British Museum (Natural History), London, 1951. 810 p.
2. *Графодатский А.С., Раджабли С.И., Мейер М.Н., Маликов В.Г.* Сравнительная цитогенетика рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1989. Т. 68. С. 151–157.
3. *Seabright M.* A rapid banding technique for human chromosomes // Lancet. 1971. V. II. P. 971–972.
4. *Графодатский А.С. Раджабли С.И.* Хромосомы домашних и лабораторных животных. Атлас. Новосибирск: Наука, 1988. С. 14–15.
5. *Sumner A.T.* A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exptl. Cell Res. 1972. V. 75. P. 304–306.
6. *Chandley A.C.* The handling and analysis of meiotic cells in domestic and laboratory animals // Cytogenetics of Animals / Ed. C.R.E. Halnan. CAB International, Wallingford. 1989. P. 91–125.
7. *Howell W.M., Black D.A.* Controlled silver staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1 step method // Experientia. 1980. V. 36. P. 1014–1015.
8. *Pinkel D., Straume T., Gray J.W.* Cytogenetic analysis using quantitative, high-sensitivity fluorescence hybridization // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1986. V. 83. P. 2934–2938.