

ХРОМОСОМНЫЙ «ПОРТРЕТ» БУРОЗУБКИ НА ФОНЕ ЛЕДНИКОВ

П.М. Бородин, А.В. Поляков

Павел Михайлович Бородин, доктор биологических наук, профессор Новосибирского государственного университета, заведующий сектором рекомбинационного и сегрегационного анализа Института цитологии и генетики СО РАН. Основные научные интересы связаны с эволюционной цитогенетикой, генетикой мейоза. Руководитель проектов 95-04-12698, 96-15-97738, 98-04-49734, 98-04-49695.

Андрей Викторович Поляков, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник того же института. Область научных интересов — биология популяций.

Первую публикацию см.: Природа. 2001. №1. С.3440.

Что такого необыкновенного в обыкновенной бурозубке, чтобы писать ее «портрет», хотя бы и хромосомный, и почему непременно на фоне ледников? Кто она такая вообще?

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*, L.) принадлежит к обильному видам и родами семейству землероек, которое в свою очередь вместе с семействами ежей и кротов входит в отряд насекомоядных, самый древний и примитивный из всех отрядов в классе млекопитающих (рис.1).

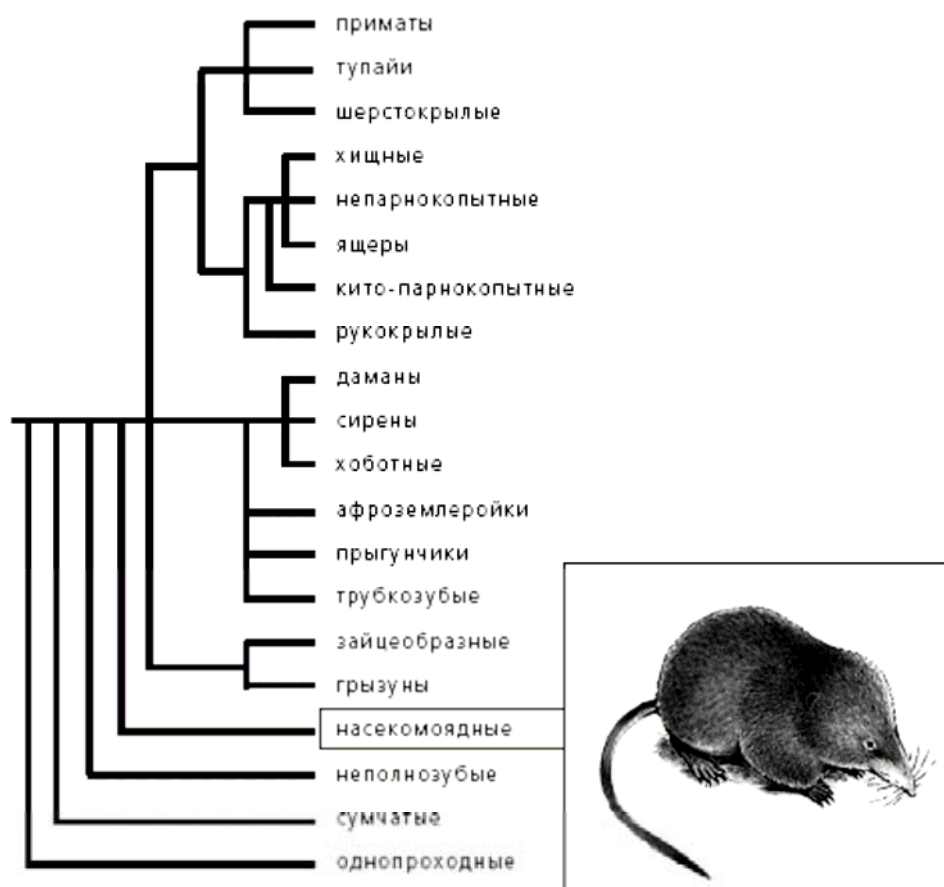


Рис.1. Положение обыкновенной бурозубки на филогенетическом древе млекопитающих.

Здесь сразу стоит развеять некоторые заблуждения, возникающие при чтении всех этих таксономических названий. Во-первых, землеройки, как правило, землю не роют, а пользуют-

ся ходами, прорытыми другими животными. Во-вторых, насекомоядные едят не только и не столько насекомых. В-третьих, многие специалисты считают этот отряд и не отрядом вовсе, а «помойным ведром» (rubbish bin) систематики, в которое помещают виды, не нашедшие места в других отрядах. Совсем недавно из этого «ведра» извлекли африканскую слоновую землеройку и африканского златокрота и объединили их в один отряд афротерриев («африканские звери») с даманом и слоном [1]. Но это отдельная история. Наша обыкновенная бурозубка пока остается среди насекомоядных. И хотя землю эта землеройка не роет, зубы у нее действительно буроватые, и встретить ее можно практически в любом лесу Евразии — от Байкала до Британских о-вов включительно.

Чем интересны хромосомы бурозубки? Тем, что, анализируя их, мы можем восстановить эволюционную историю этого вида и понять его современную структуру.

Изменчивые хромосомы

В школьном учебнике написано, что набор хромосом (кариотип) постоянен для всех представителей одного вида. Все это верно для подавляющего большинства млекопитающих, но не для обыкновенной бурозубки: число хромосом в ее кариотипе варьирует в разных популяциях от 20 до 33.

Причины такой изменчивости выяснились, когда с помощью дифференциального окрашивания хромосом появилась возможность персонифицировать каждое отдельное хромосомное плечо. Плечи хромосом, составляющих кариотип бурозубки, стали обозначать буквами латинского алфавита. Оказалось, что популяции (или группы популяций) различаются по композициям плеч в двуплечих (метацентрических) хромосомах и/или по соотношению в кариотипе двуплечих и одноплечих (acroцентрических) хромосом. 12 акроцентрических хромосом бурозубки — *g, h, i, j, k, l, m, n, o, p, q, r* — составляют переменную часть ее кариотипа. Они могут сливаться между собой в произвольном порядке (рис.2) и образовывать 66 комбинаций метацентрических хромосом (41 из них уже обнаружена в природных популяциях [2]). Еще три пары метацентрических хромосом бурозубки (*af, bc, и tu*), которые тоже, видимо, возникли когда-то от слияний соответствующих акроцентрических хромосом, инвариантны — они наблюдаются у всех особей данного вида.

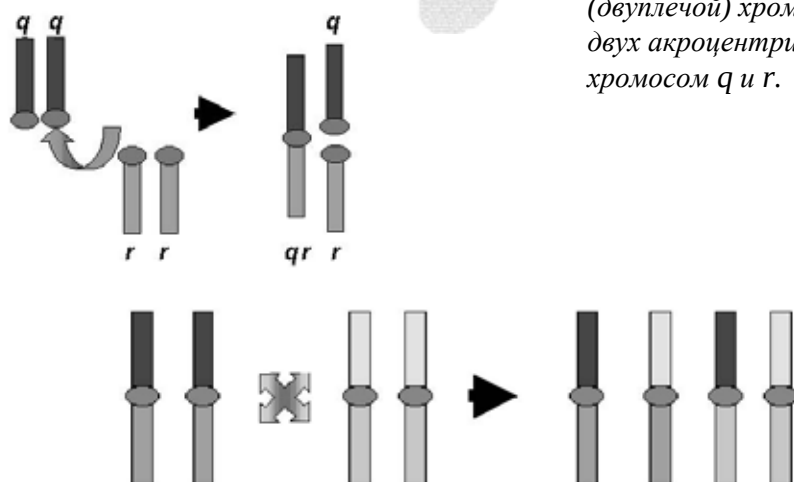


Рис.2. Образование метацентрической (двуплечой) хромосомы *q r* при слиянии двух акроцентрических (одноплечих) хромосом *q* и *r*.

Рис.3. Обмен плечами между двумя разными метацентрическими хромосомами (*km* и *qr*) с образованием хромосом с новыми сочетаниями плеч (*kr* и *mq*).

Как только была обнаружена кариотипическая изменчивость бурозубки, в разных частях ее ареала нашлись исследователи, которые включились в кариотипический анализ местных популяций. Они выяснили, что каждая популяция обыкновенной бурозубки отличается харак-

терным сочетанием вариабельных плеч. Группы популяций, населяющих единую территорию и имеющих одинаковые сочетания вариабельных плеч, определили как хромосомные расы. Вскоре составили подробную карту хромосомных рас буро зубки в европейской части Палеоарктики.

Пришло время гипотез: по мере накопления информации о составе и распространенности хромосомных рас обыкновенной бурозубки возникли по пытки объяснить их происхождение. Один из наиболее активных исследователей, английский ученый Дж. Сирл предположил, что эволюция хромосомных рас бурозубки шла по пути фиксации вновь сформировавшихся метацентриков в микропопуляциях, которые возникали во время редукции численности бурозубок в период последнего глобального оледенения [3]. Согласно его схеме, на краю ареала некой популяции появляется хромосомная мутация: два акроцентрика, сливаясь, образуют метацентрик. При рез ком снижении численности ареал дробится, и вместо единой свободно скрещивающейся популяции возникает множество мелких. В одной из них хромосомная мутация может уцелеть, а в момент роста численности распространиться и занять достаточно большой ареал (зафиксироваться). По сценарию Сирла, в разных микропопуляциях независимо появляются и фиксируются разные слияния хромосом.

Почти одновременно с Сирлом исследовательница из Финляндии Л. Халка на основе анализа финских рас бурозубки предположила, что новые мета центрические хромосомы возникали за счет обменов плечами между разными метацентриками или между метацентриками и акроцентриками [4]. Такие обмены называются полноплечевыми реципрокными транслокациями (рис.3). Согласно сценарию Халки, это был последовательный процесс: на границе существующей расы появлялась транслокация, она фиксировалась, образовывалась новая раса, после расширения ареала, которой возни кала новая транслокация и т.д.

Обе гипотезы существовали независимо друг от друга, составляя лишь предмет предпочтения их сторонников (рис.4). Нужен был свежий взгляд со стороны, например из Сибири.

Сибирские хромосомные расы

Пионерные работы в Сибири выполнили сотрудники нашего института: С.И. Раджабли, ее ученики и коллеги [5]. Однако к середине 90х годов в Европе было описано около 40 рас, а в России, на которую приходится значительная часть ареала *S.araneus*, — только пять. Таким образом, большая часть хромосомно-географической карты обыкновенной бурозубки оставалась белым пятном. Тогда мы решили включиться в этот марафон и сфокусировать свое внимание на Сибири — наиболее доступном для нас районе. За пять лет при поддержке РФФИ и ИНТАС мы картировали территорию от Байкала до западных склонов Урала, и удивительная по своей простоте и прелести картина эволюции обыкновенной бурозубки предстала во всей красе (рис.5).

Начнем обзор нашей карты с Байкала — юго-восточного края ареала обыкновенной бурозубки. Раса, населяющая этот район, имеет наименьшее число акроцентрических хромосом: всего четыре из 12 плеч вариабельной части ее кариотипа объединены в метацентрики *hi* и *jl*. К северу от байкальской расы обитает стрелкинская, отличающаяся от первой по одному слиянию *go*. Двигаясь на запад вдоль южной границы вида, мы встречаем на Алтае семинскую расу, у которой помимо байкальских пар *hi* и *jl* обнаруживаем также слияние *mn*. К северу от семинской находится алтайская раса, в кариотипе которой появляется еще одна пара — *gk*. По 54-й параллели алтайская раса граничит с томской, имеющей дополнительное слияние *qr*. Таким образом, выстраиваются две довольно изящные цепочки: Байкал—Стрелка и Байкал—Сема—Алтай—Томск, где каждая раса отличается от соседней одним слиянием.

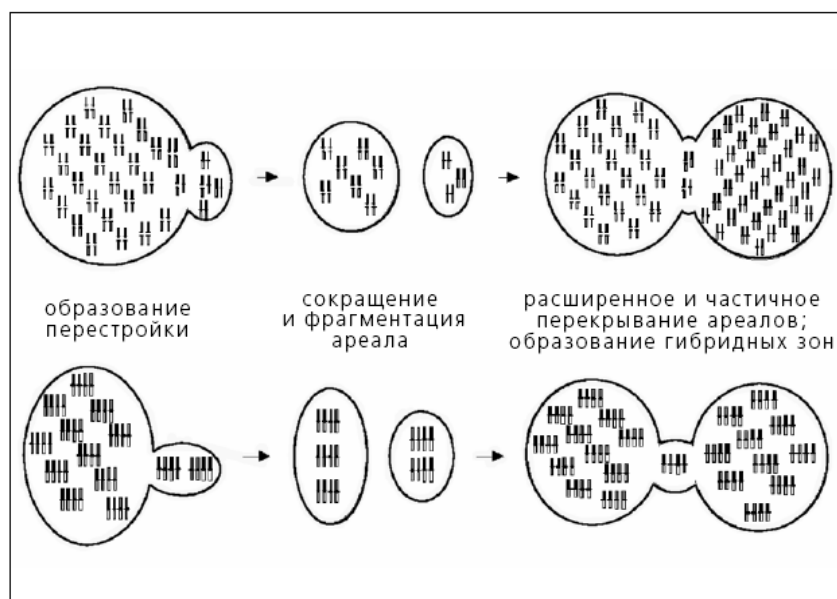


Рис.4. Фиксация слияний хромосом (вверху) и реципрокных транслокаций (внизу) в малых изолированных популяциях на краю ареала. При резком снижении численности ареал уменьшался и фрагментировался. Вместо единой свободно скрещивающейся популяции возникало несколько мелких. В одной из таких мелких популяций хромосомная мутация могла уцелеть и зафиксироваться. В период возрастания численности ареалы прежде изолированных популяций перекрывались и на их границах образовывались гибридные зоны, где только и встречались гетерозиготы.

Проблемы возникают с ермаковской и иглгинской расами, которые населяют территории, расположенные между ареалами двух производных ветвей байкальской расы. Филогенетически эти близкие друг другу расы не связываются напрямую со своим окружением, а их происхождение требует дополнительных построений.

Но что совершенно невозможно, так это связать новосибирскую расу с любой из сибирских, настолько сильно она отличается от всех них. Хотя новосибирская раса занимает почти половину сибирской части ареала обыкновенной бурозубки, произошла она не от сибирских, а от уральских предков. Причем предок ее был открыт, как в свое время планета Плутон, — на кончике пера.

В 1994 г. группа финских исследователей опубликовала схему, в соответствии с которой кариотипы рас, населяющих восток Скандинавского п-ова, через серию последовательных полноплечевых реципрокных транслокаций эволюционно связаны с кариотипом новосибирской расы. В этой серии не хватало только одного звена, который они восполнили, предположив, что где-то в Сибири должна существовать переходная раса, названная ими древней северной [6]. Год спустя нам посчастливилось обнаружить таковую в окрестностях г. Серова. Эта раса, судя по исследованным точкам, распространена на всей территории восточного предгорья Урала, и даже на правом берегу Оби, севернее впадения в нее р. Иртыш. Кариотип ее, как и новосибирской расы, полностью состоит из метацентрических хромосом, и достаточно единственной полноплечевой реципрокной транслокации, чтобы одна из них трансформировалась в другую: серовская $ip, km \rightarrow ik, mp$ новосибирская.

Совершенно неожиданно оказалось, что к западу от серовской обитают две расы, кариотипы которых в точности совпадают с кариотипами двух финских рас. Мы нашли их на западных склонах Урала: юрюзанскую — в окрестностях одноименного города в Челябинской обл., а сокскую, описанную на основе выборок из популяций, — на р. Сок в Самарской обл. и на р. Усень в Башкирии. Две последние расы, крайние в этой последовательности с запада, полностью идентичны по наборам хромосом финским расам Кумо и Иломанси соответственно, которые открывают на востоке последовательность скандинавских рас. Кариотипы

трех смежных уральских рас отличаются друг от друга одной полноплечевой реципрокной транслокацией: Сок $kq,mr \rightarrow kr,mq$ Юрюзань $kr,mq \rightarrow km,qr$ Серов $ip,km \rightarrow ik,mp$ Новосибирск.

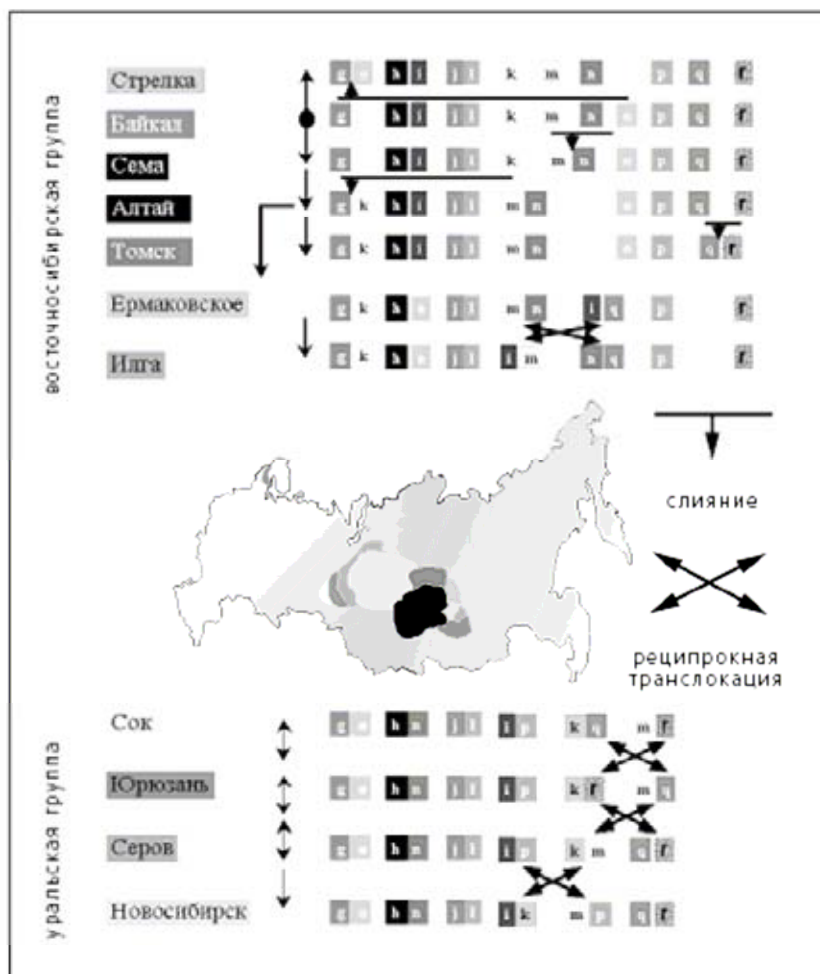


Рис.5. Распределение хромосомных рас обыкновенной бурозубки и филогенетические связи между ними. В эволюции восточносибирской группы рас (вверху) основную роль играли слияния хромосом, тогда как в уральской группе (внизу) эволюция шла по пути фиксации реципрокных транслокаций.

Итак, на территории Сибири и Урала нам удалось выявить две независимые филогенетические группы бурозубок. Корень сибирского дерева находится на Байкале, а само оно представлено серией рас, каждая из которой отличается от соседней одним слиянием хромосом. Причем, чем дальше на север обитает раса, тем больше метацентриков в ее кариотипе. Уральская группа — это цепочка полных метацентриков, где смежные расы отличаются друг от друга комбинацией плеч в вариабельных хромосомах и в каждом случае отличие определено единственной реципрокной транслокацией.

Вот теперь, когда мы имеем хромосомный «портрет» азиатских популяций обыкновенной бурозубки, давайте рассмотрим его ретроспективно, на фоне ледников.

Сибирские бурозубки до и после оледенения

Позднейший цикл четвертичного периода охватывает около 130 тыс. лет. Он включает в себя межледниковье и последовавшую за ним ледниковую эпоху. Во время межледниковья, когда, как принято считать, и сформировался вид обыкновенной бурозубки, структура зональности в Сибири была близкой к современной.

До оледенения вдоль южной границы Палеоарктики должна была располагаться популяция бурозубок с неразрывным ареалом, охватывавшим Европу и Сибирь. Реликты этой эпо-

хи, метацентрики *hi* и *jl*, — общие для всех хромосомных рас материковой Европы и Азии. По-видимому, они были первыми метацентриками (из обсуждаемой здесь вариабельной части кариотипа), которые образовались еще в доледниковый период и распространились по всему ареалу вида. Однако вряд ли можно утверждать, что этими двумя метацентриками исчерпывалось разнообразие кариотипов той эпохи. Как мы покажем позже, есть некоторые основания полагать, что и у современных рас, и у доледниковых количество метацентрических хромосом в кариотипе увеличивалось с юга на север. Но с приходом ледника почти все разнообразие хромосом пошло прахом.

В эпоху максимального похолодания, 20—18 тыс. лет назад, в Северной Евразии сложилась экстремально суровая экологическая обстановка. Это была мощная экспансия многолетней мерзлоты далеко на юг. Резко сократился и фрагментировался пояс лесов. Вместе с ним сократились и раскололись ареалы обитания лесных видов млекопитающих и, конечно же, обыкновенной бурозубки. На севере Западно-Сибирской равнины образовался гигантский ледниковый щит, препятствовавший свободному стоку вод в Северный Ледовитый океан. Вся Западно-Сибирская равнина оказалась во власти необъятного подпружного озера, воды которого и в то время, и еще долго после пика оледенения уходили в Каспийское море через Тургайский прогиб. Урал был надежно и надолго отрезан от Сибири, в которой тогда существовали лишь три зональных типа растительности — тундростепной, тундровой и лесотундровой. Лесотундра располагалась южнее 56й параллели, в при уральской и приенисейской частях равнины, а также по южным берегам при ледникового озера [7]. Таким образом, от лесов, где только и могли обитать бурозубки, в ледниковый период осталась лишь узкая цепочка островков вдоль южной окраины Палеоарктики. Холмы и горы юга Урала, Саян и Алтая служили тогда убежищем (рефугиумом) для древесных видов и для связанных с ними видов животных. Этими рефугиумами и ограничивалась, видимо, в то суровое время область распространения обыкновенной бурозубки.

По мере сокращения северной части ареала бурозубок должно было уменьшаться и их кариотипическое разнообразие. Эволюционно продвинутые, т.е. насыщенные метацентриками, хромосомные расы, обитавшие до ледника на севере ареала, сохранились лишь кое-где. Одним из таких мест для метацентрических рас стал Южный Урал, а на крайнем юге ареала, в от дельных участках Саян и Алтая, сохранились акроцентрические расы, подобные нынешней байкальской.

С началом потепления вновь стали распространяться на север леса. Вслед за ними расширялся ареал бурозубок. Колонизация Восточной Сибири началась с Саян и Алтая. По мере продвижения бурозубок на север на границе увеличивающегося ареала, в наиболее экстремальных и нестабильных условиях могли периодически возникать изолированные микропопуляции. Именно в них была высока вероятность сохранения и фиксации новых метацентрических хромосом, появляющихся за счет слияния акроцентриков (рис.4). Образование новых метацентриков в процессе распространения бурозубок на север происходило последовательно (рис.5). Другим источником послеледникового расселения бурозубок были рефугиумы южного Урала. Сохранившиеся здесь животные, в отличие от бурозубок из южных рефугиумов Сибири, обладали, видимо, полностью метацентрическими кариотипами.

Новосибирская раса произошла от серовской на восточных склонах Урала и начала свое расселение на восток, занимая территорию, высвобождавшуюся по мере высыхания Западно-Сибирского ледникового озера. На востоке новосибирская раса встретилась с восточносибирским комплексом рас. Этим и объясняется резкий контраст по составу хромосом между ней и смежными с ней алтайской и томской расами. Их разделяют, по меньшей мере, несколько тысячелетий независимой эволюции.

После отступления ледника уральские формы распространились также на запад — через север Восточной Европы в Финляндию и далее в Швецию. Об этом свидетельствует полная идентичность в кариотипах уральских и финских рас: Сок = Кумо и Юрюзань = Иломанси.

(Здесь очень соблазнительно провести параллель между колонизацией Скандинавии бурозубками и расселением людей угрофинской языковой группы с Урала на северо-запад Европы.)

Что касается континентальной Европы, здесь, как и в Сибири, мы обнаруживаем минимальное число метацентриков в кариотипах рас, обитающих на южной окраине ареала. Вероятно, европейские бурозубки прошли тот же эволюционный маршрут, что и восточносибирские. Их акроцентрические предки пережили пик оледенения в горных укрытиях на юге Европы и по мере отступления ледника вернулись в Северную Европу. Продвигаясь на север, европейские бурозубки, как и их восточносибирские родственники, постепенно аккумулировали метацентрические хромосомы.

Таким образом, можно предположить, что все современное разнообразие хромосомных рас обыкновенной бурозубки сформировалось в основном в ходе реколонизации Северной Евразии из трех ледниковых рефугиумов: западноевропейского, саяно-алтайского, южно-уральского (рис.6). Причем в первых двух пик оледенения пережили маргинальные акроцентрические расы, а в Уральском — уцелели эволюционно более продвинутые метацентрические расы.

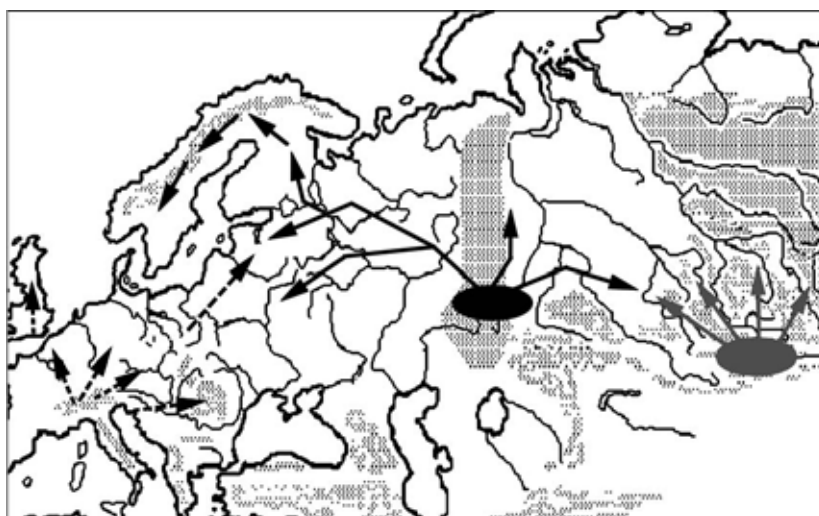


Рис.6. Современная структура вида обыкновенной бурозубки. Она сформировалась в послеледниковое время в процессе реколонизации ареала из ледниковых рефугиумов: саяно-алтайского (серый), уральского (черный) и западноевропейского (штриховка).

Эволюционные взаимоотношения хромосомных рас обыкновенной бурозубки в европейской части России также становятся все более определенными благодаря активной работе наших московских коллег. Они показали, что восток этой территории населен расами уральского происхождения [8]. Многочисленные расы бурозубки, обитающие в западных областях России и в Польше, имеют, видимо, гибридное происхождение: они возникли в результате встречи двух мощных эволюционных потоков — уральско-скандинавского и европейского.

Итак, на основе анализа сибирских хромосомных рас складывается единая картина эволюции обыкновенной бурозубки на всем ареале вида. И не только оттого, что мы оказались самыми прозорливыми и, наконец, заполнили белые пятна на карте хромосомных рас. Дело в том, что довольно монотонные ландшафты и суровый климат Сибири привели к формированию более простой структуры вида обыкновенной бурозубки по сравнению с таковой в Европе.

Это в свою очередь позволило однозначно определить филогенетические взаимоотношения сибирских рас, показать их несомненную связь с европейскими. Стало ясно, что хромосомные расы возникали не мозаично, а последовательно, одна за другой, по мере заселения территории, освобождавшейся от ледникового плена. И тем самым они маркировали последовательность этого послеледникового заселения. Но ведь этим же путем должны были идти и

другие виды животных и растений. Конечно, бурозубка не была для них «лоцманом», просто благодаря ей мы теперь можем восстановить этот путь. Может быть, стоит попытаться проследить его и на других видах?

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Springer M.S. et al. // *Nature*. 1997. V.388. P.61—64.
- 2 <http://meiosis.bionet.nsc.ru/isacc/litrace/race1.html>
- 3 Searle J.B. // *Systematic Zool.* 1984. V.33. P.184—194.
- 4 Halkka L. et al. // *Hereditas*. 1987. V.106. P.257—275.
- 5 Kral B., Radjabli S.I. // *Folia Zool.* 1974. V.23. P.217—227.
- 6 Halkka L et al. // *Ann. Zool. Fennici*. 1994. V.31. P.283—288.
- 7 Величко А.А. Развитие ландшафтов и климата северной Евразии. М., 1993. Вып.1. С.102.
- 8 Bulatova N. et al. // *Acta Theriologica*. 2000. V.45. Suppl.1. P.33—46.

