

## О МОНОМОРФИЗМЕ КАРИОТИПА ГОЛОГО ЗЕМЛЕКОПА *Heterocephalus glaber* (Rodentia: Heterocephalidae)

© 2020 г. Е. Д. Землемерова<sup>1</sup>, \*, Д. С. Костин<sup>1</sup>, \*\*, Л. А. Лавренченко<sup>1</sup>, \*\*\*

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: zemlemerovalena@ya.ru

\*\*e-mail: ds.kostin@yandex.ru

\*\*\*e-mail: llavrenchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 11.07.2019 г.

После доработки 13.08.2019 г.

Принята к публикации 22.08.2019 г.

Цитогенетический анализ кариотипов голого землекопа показал, что популяции из разных частей ареала этого вида, значительно отличающиеся по мтДНК, обладают одинаковым хромосомным набором ( $2N = 60$ ;  $NF = 98$ ). Предполагаемая стабильность хромосомного набора интерпретируется как фактор, способствующий поддержанию генетического разнообразия при эусоциальном образе жизни.

**Ключевые слова:** *Heterocephalus glaber*, голый землекоп, хромосомный мономорфизм, эусоциальность.

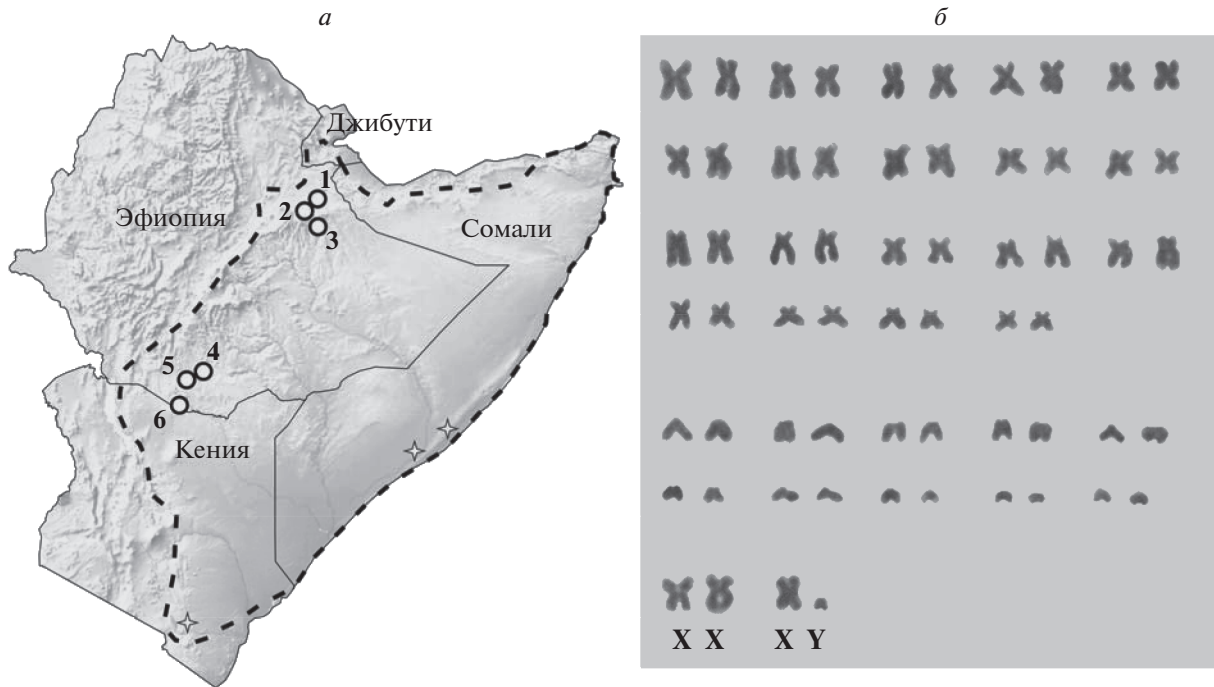
**DOI:** 10.31857/S0016675820070152

Голый землекоп (*Heterocephalus glaber*), в настоящее время выделяемый в монотипическое семейство Heterocephalidae [1], является широко используемым модельным объектом для различных исследований благодаря отдельным уникальным особенностям экологии и физиологии [2–4]. В то же время внутривидовая структура этого вида на всем его ареале, протянувшись от Джибути на севере через Восточную Эфиопию и Сомали на юг вплоть до Южной Кении, остается малоисследованной. В особенности это касается цитогенетической изменчивости вида. Имеющиеся работы немногочисленны и основаны на единичных экземплярах из краевых частей ареала (Джордж, 1979 – 5 экз., Южная Кения [5]; Капана и Мерани, 1980 – 2 экз., Юго-Восточное Сомали [6]; Дев, 2006 [7] – 1 экз., лабораторная колония университета г. Кейптаун, ЮАР). При этом стоит отметить, что результаты молекулярно-генетических анализов, выполненных на основе последовательностей митохондриальной ДНК, обнаруживают достаточно выраженную филогеографическую структуру вида [8, 9]. Так, было показано, что митохондриальный генофонд *H. glaber* представлен двумя хорошо дивергировавшими линиями (КЗР дистанция составляет 11% нуклеотидных замен по гену *cytb*), одна из которых включает популяции с востока Эфиопии, а вторая представлена популяциями из Южной Эфиопии и Кении [9, а также наши неопубликованные данные]. Внутри обеих

линий также выделяются обособленные подклады, что, по всей видимости, связано с изолирующим эффектом отдельных горных хребтов (Черчер на востоке страны и Мега на крайнем юге). Существующее филогенетическое разнообразие *H. glaber* согласуется с предположением о достаточном древнем возрасте вида (возраст дивергенции от сестринского семейства Bathyergidae – 31.2 млн лет, [1]) и подчеркивает необходимость более полного цитогенетического исследования.

Работа была выполнена на 18 экземплярах, пойманных в шести локалитетах на территории Эфиопии (рис. 1,а; табл. 1), популяции которых относятся к основным митохондриальным линиям *H. glaber* [9]. Кариотипирование было проведено по стандартной методике [10], включающей внутрибрюшинную инъекцию колхицина, гипотонирование клеток костного мозга в растворе хлорида калия и последующую фиксацию трехкратным этанол-уксусным раствором. Окрасивание метафазных пластинок проводилось при помощи 2%-ного раствора красителя Гимза в течение 7 мин.

Цитогенетический анализ кариотипов показал, что диплоидный набор голого землекопа состоит из 60 хромосом, из которых 19 пар являются двуплечими (мета- и субметацентриками), а 10 пар представлены акроцентриками, а также средними и мелкими субтелоцентриками (рис. 1,б). X-хромосома представляет собой большой субме-



**Рис. 1.** *a* – карта локалитетов кариотипированных образцов *H. glaber*. Белые кружки – выборки, собранные в рамках настоящего исследования, звездочки – литературные данные Джорджа, 1979 (Кения) [5] и Капана и Мерани, 1980 (Сомали) [6]. Пунктирной линией обозначен ареал голого землекопа (по: Ярвис [11]). Нумерация локалитетов соответствует нумерации в табл. 1; *б* – рутинная окраска кариотипа *H. glaber*. Хромосомная раскладка выполнена на основе образца № 2950 (НП Борена), пара половых хромосом Ху показана для образца № 3058 (НП Борена).

тацентрик, Y-хромосома – мелкий акроцентрик. Таким образом, фундаментальное число хромосом составляет  $NF = 98$ . Полученный результат значительно отличается от немногочисленных и достаточно противоречивых литературных данных. Так, в работе Джорджа [5] значение фундаментального числа равно 120 (все хромосомы, включая мелкие субтелоцентрики, автор учитывал как двуплечие), в то время как Капана и Мерани [6] описывают всего лишь 10 пар двуплечих хромосом, определяя  $NF$  равным 82. Стоит отметить, что описанные различия в оценке числа плеч могут возникать вследствие разных методов кариотипирования. Так, хромосомные препараты, полученные методом внутрибрюшинного колхицинирования с последующим взятием клеток костного мозга, могут обнаруживать большую степень спирализации хромосом, в отличие от препаратов, полученных на основе культуры клеток, что вызывает определенные затруднения при подсчете фундаментального числа, особенно в случае мелких хромосом. Полученный нами результат  $2N = 60$ ;  $NF = 98$  представляется наиболее адекватным вариантом описания кариотипа голого землекопа и согласуется с известными ранее данными, полученными на основе образцов из лабораторной колонии университета г. Кейптаун, ЮАР [7].

Все 18 кариотипированных образцов обнаружили одинаковый кариотип (насколько это позволяет выявить метод рутинной окраски), несмотря на имеющиеся различия по мтДНК [9]. Данные о существовании различий в “длине коротких плеч” между популяциями с территории Кении и Сомали [8] заимствованы из работы Ханекута с соавт. [12], в которой сравниваются результаты ранних работ Джорджа [5] и Капана и Мерани [6]. Таким образом, упомянутый полиморфизм является скорее результатом использования различных методик отдельными исследователями, нежели реально существующим эволюционным паттерном (см. обсуждение выше). Полученные нами результаты вместе с имеющимися литературными данными ранних работ позволяют предположить, что кариотип голого землекопа является достаточно мономорфным на всем протяжении ареала вида, несмотря на имеющиеся генетические различия между отдельными популяциями.

Принимая во внимание ограниченную разрешающую способность метода рутинной окраски хромосом, можно предположить, что дальнейшее использование современных молекулярно-цитогенетических методов позволит более детально охарактеризовать кариотип голого землекопа. Стоит отметить, что у намного более молодого

**Таблица 1.** Список кариотипированных образцов *H. glaber*

№	ID	Локалитет	Координаты		cytb
			с.ш.	в.д.	
1	2946	НП Борена (5)	4°33'58"	38°18'55"	МК795872
2	2950	НП Борена (5)	4°33'58"	38°18'55"	МN296098
3	2953	НП Борена (5)	4°33'58"	38°18'55"	МК795871
4	2954	НП Борена (5)	4°33'58"	38°18'55"	МN296099
5	3058	НП Борена (5)	4°33'58'	38°18'55"	МК795882
6	3119	Лес Ареро (4)	4°49'08'	38°49'08"	МК795887
7	3184	НП Борена, блок Мегаду (6)	3°48'15"	38°05'56"	МК795891
8	3205	НП Борена, блок Мегаду (6)	3°46'53"	38°04'02"	МК795892
9	3408	Джельдесса (1)	9°45'43"	42°16'55"	МN296100
10	3410	Джельдесса (1)	9°45'43"	42°16'55"	МN296101
11	3411	Джельдесса (1)	9°45'43"	42°16'55"	МN296102
12	3449	Дыре-Дауа (2)	9°44'16"	42°15'30"	МN296103
13	3452	Дыре-Дауа (2)	9°44'16"	42°15'30"	МN296104
14	3507	Слоновый заказник Бабиле (3)	9°10'40"	42°14'53"	МN296105
15	3508	Слоновый заказник Бабиле (3)	9°10'40"	42°14'53"	МN296106
16	3510	Слоновый заказник Бабиле (3)	9°10'40"	42°14'53"	МN296107
17	3524	Слоновый заказник Бабиле (3)	9°10'11"	42°15'33"	МN296108
18	3527	Слоновый заказник Бабиле (3)	9°10'16"	42°15'40"	МN296109

Примечание. Нумерация локалитетов соответствует нумерации на рис. 1. НП – национальный парк. Номера последовательностей гена цитохрома b, депонированных в базу данных Генбанк, представлены в колонке *cytb*.

рода *Cryptomys*, входящего в сестринское семейство Bathyergidae, хромосомная изменчивость варьирует в широких пределах: от  $2N = 40$  у *C. mechowi* до  $2N = 78$  у *C. damarensis* [13]. Это позволяет предположить, что выявление выраженного хромосомного полиморфизма в данной группе возможно даже при использовании метода рутинной окраски хромосом.

Процесс адаптации к подземному образу жизни может приводить к снижению уровня дисперсии животных и уменьшению эффективного размера популяции [14]. Это создает условия для возникновения хромосомной изменчивости и именно среди подземных грызунов имеются примеры существования широкого спектра кариотипического разнообразия (например, рода *Stenomys*, *Thomomys*, *Spalax*, *Ellobius*, *Tachyoryctes*) [15–17]. При этом стоит отметить, что дальнейший эволюционный “шаг” – переход от существующего полиморфизма к дивергенции и в конечном результате к про-

цессу видообразования до сих пор остается практически неисследованным [18]. Голый землекоп, по всей видимости, представляет собой пример прямо противоположного эволюционного паттерна, обнаруживая выраженную стабильность кариотипа на всем ареале. Можно предположить, что наблюдаемая картина может быть объяснена, хотя бы отчасти, эусоциальной структурой *H. glaber*. Так, вследствие ограниченной способности к дисперсии и участия в размножении единичных особей в ранних работах было предположено, что колонии голого землекопа характеризуются крайне высокой степенью инбредности [19]. При этом вовлечение в размножение нескольких (2–3) самцов способно лишь незначительно поддерживать генетическое разнообразие в высокополиморфных локусах [8]. В связи с этим единственным путем поддержания генетического разнообразия является приток новых аллелей за счет особей-мигрантов из других колоний. Существование

особой “расселяющейся” морфы, морфологически и физиологически отличающейся от рабочих особей колонии, было показано в исследовании О’Райна с соавт. [20]. Учитывая крайне долгую продолжительность жизни голого землекопа, размножающиеся особи-мигранты увеличивают эффективный размер популяции и могут перемещаться на значительные расстояния, обеспечивая перенос генов между популяциями [14]. Таким образом, при отсутствии иных путей поддержания генетического разнообразия необходимость обеспечения успешного скрещивания с особями из других колоний (что возможно в случае идентичности хромосомных наборов) может быть одним из факторов, сдерживающих хромосомную эволюцию.

Авторы благодарны к. б. н. Д.Ю. Александрову, А.Р. Громову и А.А. Мартынову за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 18-74-00114) (цитогенетические исследования) и в рамках госзадания ИПЭЭ РАН, проект № АААА-А18-118042490058-8 (сбор материала).

Все применяемые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Patterson B.D., Upham N.S.* A newly recognized family from the Horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia: Ctenohystrica) // *Zool. J. Linn. Soc.* 2014. V. 172. № 4. P. 942–963. <https://doi.org/10.1111/zoj.12201>
2. *Kutsukake N., Inada M., Sakamoto S.H., Okanoya K.* A distinct role of the queen in coordinated workload and soil distribution in eusocial naked mole-rats // *PLoS One.* 2012. V. 7. № 9. P. e44584. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044584>
3. *Delsuc F., Tilak M.K.* Naked but not hairless: The pitfalls of analyses of molecular adaptation based on few genome sequence comparisons // *Genome Biol. Evol.* 2015. V. 7. № 3. P. 768–774. <https://doi.org/10.1093/gbe/evv036>
4. *Piersigilli A., Meyerholz D.K.* The “Naked Truth” naked mole-rats do get cancer // *Vet. Pathol.* 2016. V. 53. № 3. P. 519–520. <https://doi.org/10.1177/0300985816638431>
5. *George W.* Conservatism in the karyotypes of two African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae) // *Z. Saugetierkunde.* 1979. V. 44. P. 278–285.
6. *Capanna E., Merani M.S.* Karyotypes of Somalian Rodent populations // *Monit. Zool. Ital. Suppl.* 1980. V. 13. № 1. P. 45–51. <https://doi.org/10.1080/00269786.1980.11758548>
7. *Deuve J.L., Bennett N.C., O’Brien P.C.M. et al.* Complex evolution of X and Y autosomal translocations in the giant mole-rat, *Cryptomys mehowi* (Bathyergidae) // *Chromosome Res.* 2006. V. 14. № 6. P. 681–691. <https://doi.org/10.1007/s10577-006-1080-3>
8. *Faulkes C.G., Bennett N.C., Bruford M.W. et al.* Ecological constraints drive social evolution in the African mole-rats // *Jarvis Source Proc. Biol. Sci.* 1997. V. 264. № 1388. P. 1619–1627. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0226>
9. *Землемерова Е.Д., Костин Д.С., Громов А.Р. и др.* Предварительные сведения по филогеографии голого землекопа *Heterocephalus glaber* (Rodentia: Heterocephalidae) // *Генетика.* 2020. Т. 56. № 3. С. 355–360.
10. *Ford C.E., Hamerton J.L.* A colchicine hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // *Stain Technol.* 1956. V. 31. P. 247–251.
11. *Jarvis J.U.M.* *Heterocephalus glaber* naked mole-rat // *Mammals of Africa: vol. 3. Rodents, Hares and Rabbits / Ed. Happpold D.* London: Bloomsbury Publ., 2013. P. 668–670.
12. *Honeycutt R.L., Allard M.W., Edwards S.V. et al.* Systematics and evolution of the family Bathyergidae // *The Biology of the Naked Mole-Rat / Eds Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Alexander R.D.* Princeton; New Jersey: Princeton Univ. Press, 1991. P. 45–65.
13. *Deuve J.L., Bennett N.C., Britton-Davidian J., Robinson T.J.* Chromosomal phylogeny and evolution of the African mole-rats (Bathyergidae) // *Chromosome Res.* 2008. V. 16. № 1. P. 57–74. <https://doi.org/10.1007/s10577-007-1200-8>
14. *Braude S.* The multiple meanings of inbreeding: the key to understanding the social and genetic structure of subterranean rodent populations // *Subterranean Rodents.* Berlin; Heidelberg: Springer, 2007. P. 331–340. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-69276-8\\_25](https://doi.org/10.1007/978-3-540-69276-8_25)
15. *Lavrenchenko L.A., Bulatova N.S., Potapov S.G. et al.* Genetic and cytogenetic variation of African root-rats *Tachyoryctes splendens* (Mammalia: Rodentia) from Ethiopia // *Rus. J. Theriology.* 2014. V. 13. № 2. P. 109–118.
16. *Баклушинская И.Ю., Романенко С.А., Графодатский А.С. и др.* Роль хромосомных перестроек в эволюции слепушонок рода *Ellobius* (Rodentia, Mammalia) // *Генетика.* 2010. Т. 46. № 9. С. 1290–1293.
17. *Bakloushinskaya I., Lyapunova E.A., Saidov A.S. et al.* Rapid chromosomal evolution in enigmatic mammal with XX in both sexes, the Alay mole vole *Ellobius alaiicus* Vorontsov et al., 1969 (Mammalia, Rodentia) // *Comparative Cytogenetics.* 2019. V. 13. № 2. P. 147. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v13i2.34224>
18. *Баклушинская И.Ю.* Хромосомные перестройки, реорганизация генома и видообразование // *Зоол. журн.* 2016. Т. 95. № 4. С. 376–393. <https://doi.org/10.7868/S0044513416040036>
19. *The Biology of the Naked Mole-Rat / Eds Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Alexander R.D.* Princeton; New Jersey: Princeton Univ. Press, 1991. 536 p.
20. *O’Riain M.J., Jarvis J.U.M., Faulkes C.G.* A dispersive morph in the naked mole-rat // *Nature.* 1996. V. 380. № 6575. P. 619. <https://doi.org/10.1038/380619a0>

## Chromosomal Monomorphism in the Naked Mole-Rat *Heterocephalus glaber* (Rodentia: Heterocephalidae)

E. D. Zemlemerova<sup>a,\*</sup>, D. S. Kostin<sup>a,\*\*</sup>, and L. A. Lavrenchenko<sup>a,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

<sup>\*</sup>*e-mail: zemlemerovalena@ya.ru*

<sup>\*\*</sup>*e-mail: ds.kostin@yandex.ru*

<sup>\*\*\*</sup>*e-mail: llavrenchenko@gmail.com*

Cytogenetic analysis revealed that naked mole-rat populations across whole species distribution range possess identical chromosomal set ( $2N = 60$ ;  $NF = 98$ ) despite substantial differences in mtDNA. Supposed chromosomal stability of this eusocial species considered as a factor, contributed to maintaining of the genetic variability.

**Keywords:** *Heterocephalus glaber*, naked mole-rat, chromosomal monomorphism, eusociality.