

## ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ ПОДОТРЯДА ЖВАЧНЫХ (RUMINANTIA)

© А. И. Кулемзина

Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Новосибирск;  
электронный адрес: zakal@mcb.nsc.ru

Подотряд Жвачные (Ruminantia) является самым многочисленным в отряде Китопарнокопытных (Cetartiodactyla) и включает в себя очень разнообразные виды как по морфологии, так и по диплоидному числу хромосом в кариотипах. К настоящему времени по результатам сравнительного хромосомного пэинтинга охарактеризованы основные преобразования хромосом, сформировавшие кариотипы современных представителей этого подотряда. Настоящая работа представляет собой краткий обзор особенностей эволюции кариотипов Ruminantia.

Ключевые слова: подотряд Жвачные (Ruminantia), эволюция кариотипов, сравнительный хромосомный пэинтинг.

Принятые сокращения: ПК — предковый кариотип, П/млн — перестройка на 1 млн лет, CDR — Camelus dromedaries.

Подотряд Жвачные (Ruminantia) является самой многочисленной группой копытных животных и включает в себя удивительно разнообразные виды: от оленька размером с кошку до самого высокого в мире млекопитающего — жирафа. К Ruminantia относят 6 семейств: Antilocapridae (Вилороги), Giraffidae (Жирафовые), Moschidae (Кабарги), Cervidae (Олени), Bovidae (Полорогие), объединенные в группу Ruminantia, или настоящие жвачные, и Tragulidae, которое, согласно молекулярным, морфологическим и палеонтологическим данным, является базальным семейством подотряда. Широкая вариативность диплоидных чисел ( $2n = 6—70$ ), наличие добавочных хромосом и высокая сельскохозяйственная ценность представителей Ruminantia обусловили большой интерес многих исследовательских групп к данному таксону. К настоящему времени геномы представителей всех семейств изучены с помощью молекулярно-цитогенетических методов, что позволило охарактеризовать особенности эволюции хромосом Ruminantia. Здесь представлен краткий обзор о формировании кариотипов представителей современных семейств по результатам сравнительного хромосомного пэинтинга.

### Предковый кариотип Ruminantia и Pecora

Предполагаемый предковый кариотип (ПК) Жвачных (рис. 1) содержит 48 хромосом и довольно схож с вероятным ПК Китопарнокопытных (Kulemzina et al., 2011). 3 слияния, 1 разрыв и 4 инверсии необходимы, чтобы преобразовать ПК Китопарнокопытных в ПК Жвачных (рис. 2). Схожесть кариотипов может объясняться относительно коротким промежутком времени между существованием общего предка для всего отряда и появлением предка Ruminantia. ПК Pecora с  $2n = 58$  (Slate et al., 2002) отличается от ПК Жвачных множественными перестрой-

ками, однако скорость эволюции оказалась одинаковой в линии, ведущей от предка Китопарнокопытных к Жвачным и от предка Ruminantia к Pecora. Интересно, что инверсии, сыгравшие значительную роль в формировании кариотипов современных Ruminantia, происходили в одних и тех же предковых ассоциациях (районы, гомологичные CDR1/17, 3/22, 4/31, 6/27, 10/33 и 23/21/9/13), что свидетельствует о наличии «горячих точек» эволюции на этих хромосомах. Это наблюдение подтверждается также данными по сравнительному хромосомному пэинтингу для других представителей отряда Китопарнокопытных: часть инверсий хромосом в кариотипах Свиных (Suidae) произошла на участках, гомологичных CDR 3/22, 6/27 и 10/33, а у бегемота (Hippopotamidae) — в районах, гомологичных CDR4/31 и 21/13 (Kulemzina et al., 2009).

### Семейство Tragulidae (Оленьковые)

Семейство включает в себя всего 3 рода (*Hyemoschus*, *Moschiola* и *Tragulus*) и является наиболее древним семейством Ruminantia, поэтому данные о сравнительном кариотипировании *Tragulus javanicus* (Kulemzina et al., 2011), человека и одногорбого верблюда оказались необходимыми для изучения ранней эволюции хромосом современных представителей подотряда Ruminantia. Многочисленные перестройки, которые сопровождали формирование современного кариотипа *T. javanicus*, оказались апоморфными и не происходили на хромосомах других видов из группы Pecora. 11 слияний, 3 разрыва и 7 инверсий отличают кариотип яванского оленька от ПК Жвачных, но, поскольку эти изменения кариотипа происходили за большой отрезок времени (примерно за 50 млн лет), скорость перестроек в данной линии (0.4 П/млн) является низкой для отряда Китопарнокопытных. Результаты по

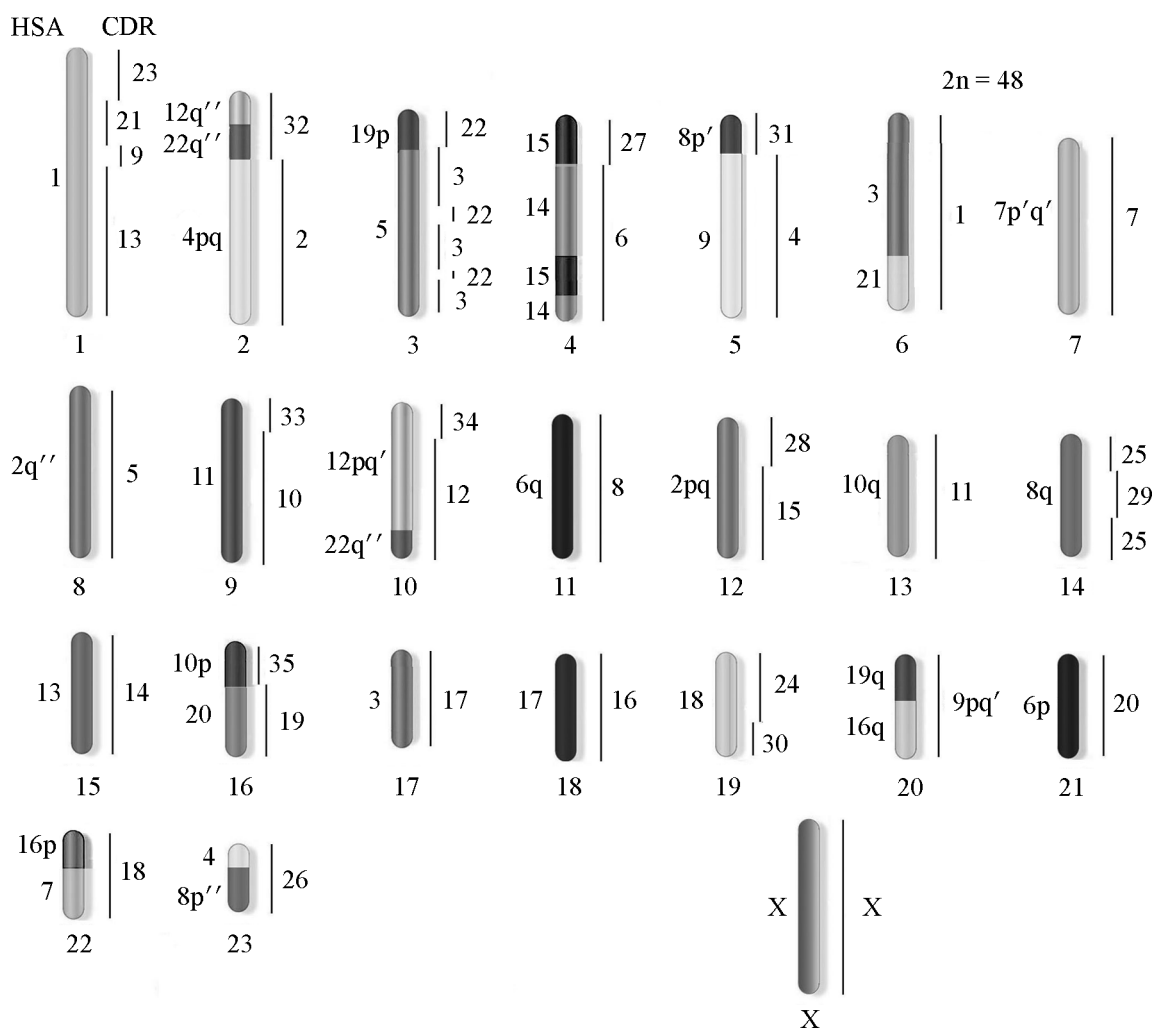


Рис. 1. Предполагаемый кариотип предка Ruminantia.

Соответствие блоков предкового кариотипа Жвачных элементам кариотипов человека (HSA) и одногорбого верблюда (CDR) указано слева и справа соответственно.

сравнительному хромосомному пэинтингу для представителей *Huemoschus* и *Moschiola* помогут понять, какие перестройки являются общими для всего семейства, равномерно ли происходила эволюция кариотипов Tragulidae, или основные изменения произошли до дивергенции видов.

### Группа семейств Ресога (Пекора)

Синтении (CDR 5 + 13 и CDR 15 + 4) и инверсии (CDR 3/22, CDR 4/31, CDR 6, CDR 10/33, CDR 12/34, CDR 13/21/23, CDR 13/21, CDR 15/28 и CDR 24/30) являются цитогенетическими маркерами для группы семейств Ресога (Kulemzina et al., 2011). Относительно систематики внутри группы остается немало спорных вопросов. С помощью метода сравнительного хромосомного пэинтинга обнаружена только 1 инверсия на хромосоме, гомологичной CDR19/35 (рис. 2), которая подтверждает базальное положение Giraffidae относительно остальных семейств Ресога (Su et al., 1999; Matthee et al., 2001; Fernandez, Vrba, 2005). Однако других перестроек хромосом, которые позволили бы разрешить вопрос о филогенетических взаимоотношениях Moschidae, Cervidae и Bovidae,

не обнаружено. По-видимому, это связано с быстрой дивергенцией семейств от общего предка во время похолодания климата в раннем олигоцене 33 млн лет назад (Fernandez, Vrba, 2005).

### Семейство Giraffidae (Жирафовые)

Семейство включает в себя 2 современных вида — жираф *Giraffacamelopardalis* и окапи *Okapia johnstoni*. Эксперименты по сравнительному хромосомному пэинтингу показали, что многочисленные тандемные и робертсоновские слияния элементов ПК привели к уменьшению диплоидного числа хромосом в семействе Giraffidae (Huang et al., 2008). Обнаружена только 1 ассоциация CDR 5 + 16, которая является общей характеристикой кариотипов жирафа и окапи (Kulemzina et al., 2009). Для того чтобы преобразовать предковый кариотип Giraffidae в кариотип окапи, необходимы минимум 4 разрыва, 10 слияний и 1 инверсия. Кариотип жирафа отличается от ПК Giraffidae 13 слияниями. Интересно, что одно из этих слияний (CDR 12/28) характерно и для кариотипа бегемота и, по-видимому, является гомоплазией для этих двух видов.

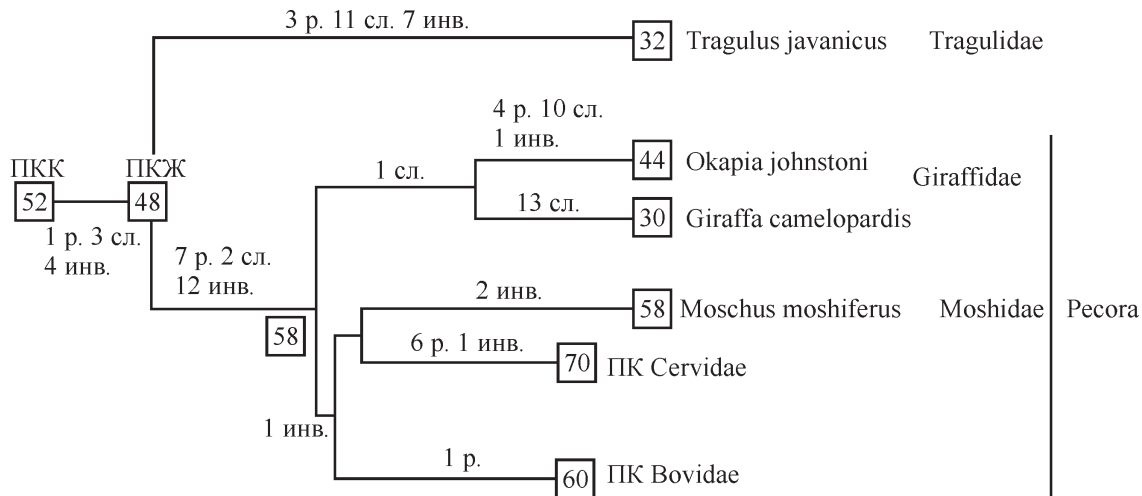


Рис. 2. Филогенетическое древо современных семейств подотряда Ruminantia.

В квадратах указаны диплоидные числа хромосом. Над ветвями древа обозначены перестройки хромосом, сопровождавшие формирование кариотипов: p. — разрыв, сл. — слияние, инв. — инверсия.

Кроме того, в кариотипе жирафа были обнаружены перичентрическая инверсия (в хромосоме GCA8) и сдвиг центромеры (в хромосоме GCA2) (Huang et al., 2008).

### Семейство Moschidae (Кабарги)

Из 4 современных видов Moschidae с помощью сравнительно-хромосомного пэйнтинга были исследованы 2 вида — *Moschus beresovskii* (Chi et al., 2005) и *M. Moschiferus* (Kulemzina et al., 2009). Кариотипы этих двух видов имеют одинаковое диплоидное число хромосом ( $2n = 58$ ) и сходное строение с предковым кариотипом всей группы семейств Pecora (Chi et al., 2005). Отсутствие каких-либо цитогенетических маркеров, отличающих кариотипы Moschidae от ПК, не позволяет установить филогенетическое положение данного семейства относительно Bovidae и Cervidae на основе результатов сравнительного хромосомного пэйнтинга. Согласно молекулярным данным, эти 2 семейства являются сестринскими группами (Su et al., 1999; Fernandez, Vrba, 2005; Price et al., 2005). Однако ряд исследователей (Hassanin, Douzery, 2003; Mahon, 2004; Guha et al., 2007) полагают, что Moschidae и Bovidae — сестринские группы, а Cervidae по отношению к ним занимает базальное положение. Очевидно, что необходимо дальнейшее исследование взаимоотношений между этими таксонами.

### Семейство Cervidae (Олени)

Семейство включает в себя 51 вид (Wilson, Reeder, 2005). Исследование кариотипов 30 видов семейства Cervidae с помощью классических цитогенетических методов показало, что в разных подсемействах преобладают различные типы перестроек хромосом (Fontana, Rubini, 1990). Так, в подсемействе Cervinae при формировании кариотипов в основном происходили робертсоновские транслокации, у Odocoileinae преобладали перичентрические инверсии. У видов Muntiacinae, кариотипы которых содержат самое малое число хромосом среди всех млекопитающих, тандемные слияния предковых элементов сыграли основную роль в эволюции кариотипа. В работах

по сравнительному хромосомному пэйнтингу эти наблюдения были подтверждены и более подробно описаны перестройки хромосом (Yang et al., 1997a, 1997b, 1997c; Bonnet-Garnier et al., 2003; Huang et al., 2006). В настоящее время считается, что ПК Cervidae образовался из ПК Pecora с помощью 6 разрывов и сходен с кариотипом *Mazama gouazoubira* ( $2n = 70$ ).

### Семейство Antilocapridae

Семейство включает в себя только 1 вид — *Antilocapra americana* (вилорог) (Wilson, Reeder, 2005). До настоящего времени не совсем ясно, занимает ли вилорог базальное положение по отношению ко всей группе Pecora (Matthee et al., 2001), или же является сестринским семейством по отношению к Giraffidae (Fernandez, Vrba, 2005). Изучение *Antilocapra americana* с помощью сравнительного хромосомного пэйнтинга, возможно, позволит прояснить филогенетическое положение Antilocapridae.

### Семейство Bovidae (Полорогие)

Накопленные цитогенетические данные по этому семейству позволили проследить эволюцию кариотипов некоторых видов и предположить состав ПК этой группы, хотя к настоящему времени изучено только 10 видов полорогих из существующих 143 (Wilson, Reeder, 2005). Впервые ПК Bovidae ( $2n = 60$ ), идентичный кариотипу коровы, был описан в работе Вурстер и Бениршке (Wurster, Benirschke, 1968). 1 разрыв (CDR11'/11'') отличает ПК Bovidae от ПК Pecora. Кариотипы остальных видов семейства формировались путем тандемных и робертсоновских слияний, что подтверждается работами по сравнительному хромосомному пэйнтингу (Chi et al., 2005; Huang et al., 2005; Rubes et al., 2008; Ropiquet et al., 2010; Cernohorska et al., 2011).

Семейство Bovidae разделяют на 2 подсемейства — Bovinae (трибы Bovini, Tragelaphini и Boselaphini) и Antilopinae (трибы Neotragini, Aepycerotini, Cephalophini, Oreotragini, Hippotragini, Alcelaphini, Caprini, Antilopini и Reduncini). Для кариотипов подсемейства Antilopinae в отличие

от Bovinae характерна одна транслокация ВТА9;14 (Iannuzzi et al., 2001). Однако изучение эволюции хромосом и филогенетических взаимоотношений внутри подсемейств затруднено наличием полиморфизма по центрическим слияниям внутри одного вида (Pagacova et al., 2011) и частым появлением одних и тех же слияний хромосом в неродственных группах (гомоплазий) (Robinson, Ropiquet, 2011).

Работа выполнена при финансовой поддержке программы «Молекулярная и клеточная биология», Российского фонда фундаментальных исследований и СО РАН.

### Список литературы

- Bonnet-Garnier A., Claro F., Thevenon S., Gantie M., Hayes H. 2003. Identification by R-banding and FISH of chromosome arms involved in Robertsonian translocations in several deer species. *Chromosome Res.* 11 : 649—663.
- Cernohorska H., Kubickova S., Vahala J., Robinson T. J., Rubes J. 2011. Cytotypes of Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*, Bovidae) show multiple tandem fusions. *Cytogenet. Gen. Res.* 132 : 255—263.
- Chi J., Fu B., Nie W., Wang J., Graphodatsky A. S., Yang F. 2005. New insights into the karyotypic relationships of Chinese muntjac (*Muntiacus reevesi*), forest musk deer (*Moschus berezovskii*) and gayal (*Bos frontalis*). *Cytogenet. Gen. Res.* 108 : 310—316.
- Fernandez M. H., Vrba E. S. 2005. A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species level supertree of the extant ruminants. *Biol. Rev.* 80 : 269—302.
- Fontana F., Rubini M. 1990. Chromosomal evolution in Cervidae. *Biosystems.* 24 : 157—174.
- Guha S., Goyal S. P., Kashyap V. K. 2007. Molecular phylogeny of musk deer: a genomic view with mitochondrial 16S rRNA and cytochrome b gene. *Mol. Phylogenet. Evol.* 42 : 585—597.
- Hassanin A., Douzery E. J. 2003. Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae. *Syst. Biol.* 52 : 206—228.
- Huang L., Chi J., Nie W., Wang J., Yang F. 2006. Phylogenomics of several deer species revealed by comparative chromosome painting with Chinese muntjac paints. *Genetica.* 127 : 25—33.
- Huang L., Nesterenko A., Nie W., Wang J., Su W., Graphodatsky A. S., Yang F. 2008. Karyotypic evolution of giraffes (*Giraffa camelopardalis*) revealed by cross-species chromosome painting with Chinese muntjac (*Muntiacu sreevesi*) and human (*Homo sapiens*) paints. *Cytogenet. Gen. Res.* 122 : 132—138.
- Huang L., Nie W., Wang J., Su W., Yang F. 2005. Phylogenomic study of the subfamily Caprinae by cross-species chromosome painting with Chinese muntjac paints. *Chromosome Res.* 13 : 389—399.
- Iannuzzi L., Di Meo G. P., Perucatti A., Schibler L., Incarnato D., Cribiu E. P. 2001. Comparative FISH-mapping in river buffalo and sheep chromosomes: assignment of forty autosomal type I loci from sixteen human chromosomes. *Cytogenet. Cell Genet.* 94 : 43—48.
- Kulemzina A. I., Trifonov V. A., Perelman P. L., Rubtsova N. V., Volobuev V., Malcolm A., Ferguson-Smith M. A., Stanyon R., Yang F., Graphodatsky A. S. 2009. Cross-species chromosome painting in Cetartiodactyla: reconstructing the karyotype evolution in key phylogenetic lineages. *Chromosome Res.* 17 : 419—436.
- Kulemzina A. I., Yang F., Trifonov V. A., Ryder O. A., Ferguson-Smith M. A., Graphodatsky A. S. 2011. Chromosome painting in Tragulidae facilitates the reconstruction of Ruminantia ancestral karyotype. *Chromosome Res.* 19 : 531—539.
- Mahon A. A. 2004. Molecular supertree of the Artiodactyla. In: *Phylogenetic supertrees: combining information to reveal the tree of life*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 411—437.
- Matthee C. A., Burzlaff J. D., Taylor J. F., Davis S. K. 2001. Mining the mammalian genome for artiodactyl systematics. *Syst. Biol.* 50 : 367—390.
- Pagacova E., Cernohorska H., Kubickova S., Vahala J., Rubes J. 2011. Centric fusion polymorphism in captive animals of family Bovidae. *Conserv. Genet.* 12 : 71—77.
- Price S. A., Bininda Emonds O. R. P., Gittleman J. L. 2005. A complete phylogeny of the whales, dolphins and even toed hoofed mammals (Cetartiodactyla). *Biol. Rev.* 80 : 445—473.
- Robinson T. J., Ropiquet A. 2011. Examination of hemiplasy, homoplasy and phylogenetic discordance in chromosomal evolution of the Bovidae. *Syst. Biol.* 60 : 439—450.
- Ropiquet A., Hassanin A., Pagacova E., Gerbault-Seureau M., Cernohorska H., Kubickova S., Bonillo C., Rubes J., Robinson T. J. 2010. A paradox revealed: karyotype evolution in the four-horned antelope occurs by tandem fusion (Mammalia, Bovidae, *Tetracerus quadricornis*). *Chromosome Res.* 18 : 277—286.
- Rubes J., Kubickova S., Pagacova E., Cernohorska H., Berardino D. D., Antoninova M., Vahala J., Robinson T. J. 2008. Phylogenomic study of spiral-horned antelope by cross-species chromosome painting. *Chromosome Res.* 16 : 935—947.
- Slate J., Van Stijn T. C., Anderson R. M., McEwan K. M., Maqbool N. J., Mathias H. C., Bixley M. J., Stevens D. R., Molenaar A. J., Beever J. E., Galloway S. M., Tate M. L. 2002. A deer (subfamily Cervinae) genetic linkage map and the evolution of ruminant genomes. *Genetics.* 160 : 1587—1597.
- Su B., Wang Y. X., Lan H., Wang W., Zhang Y. 1999. Phylogenetic study of complete cytochrome b genes in musk deer (genus *Moschus*) using museum samples. *Mol. Phylogenet. Evol.* 12 : 241—249.
- Wilson D. E., Reeder D. M. 2005. *Mammal species of the world*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 2142p.
- Wurster D. H., Benirschke K. 1968. Chromosome studies in the superfamily Bovoidea. *Chromosoma.* 25 : 152—171.
- Yang F., Müller S., Just R., Ferguson-Smith M. A., Wienberg J. 1997a. Comparative chromosome painting in mammals: human and the Indian muntjac (*Muntiacus muntjak vaginalis*). *Genomics.* 39 : 396—401.
- Yang F., O'Brien P. C., Wienberg J., Ferguson-Smith M. A. 1997b. Evolution of the black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) karyotype revealed by comparative chromosome painting. *Cytogenet. Cell Genet.* 76 : 159—163.
- Yang F., O'Brien P. C., Wienberg J., Neitzel H., Lin C. C., Ferguson-Smith M. A. 1997c. Chromosomal evolution of the Chinese muntjac (*Muntiacus reevesi*). *Chromosoma.* 106 : 37—43.

Поступила 26 XI 2012

### KARYOTYPE EVOLUTION OF SUBORDER (RUMINANTIA)

A. I. Kulemzina

Institute of Molecular and Cellular Biology SB RAS, Novosibirsk; e-mail: zakal@mcb.nsc.ru

Suborder Ruminantia is the largest taxa in order Cetartiodactyla and includes species with great differences in morphology and diploid numbers of chromosomes. To date, the main chromosome changes that formed karyotypes of modern species of this suborder have been described by comparative chromosome painting. This paper provides a brief review of the features of the evolution of Ruminantia karyotypes.

Key words: suborder Ruminantia, karyotype evolution, comparative chromosome painting.