

II. БИОЛОГИЯ. ЭКОЛОГИЯ. ГЕОЭКОЛОГИЯ

УДК 575.22:599.323

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ВИД – ВЗГЛЯД С ПОЗИЦИЙ АЛЛОЗИМНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ)

Л.В. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан

Проводится анализ аллозимной дифференциации в процессе видообразования. Статья суммирует данные авторского исследования географической изменчивости, поиска маркеров межвидовых различий и анализа генетических дистанций на базе 26 интерпретационных локусов у 31 вида пяти неблизкородственных родов Rodentia. Показано: 1) структура аллозимной изменчивости и дифференциации адекватно отражает процесс и этапы эволюции таксонов; 2) аллозимные характеристики эффективны для решения таксономических задач на уровнях видов и подвидов Spermophilus, Tamias, Myodes, Microtus, Mus и 3) выяснения истории формирования их ареалов; 4) соотношение кариологической и аллозимной дифференциации может служить характеристикой эволюционной судьбы таксонов.

Реальная сложность процессов возникновения видов в природе предполагает многообразие картин дивергенции и моделей видообразования, обеспечивающих уникальность разнообразия живых форм в пространстве и преемственность во времени. Исследование эволюционных изменений на основе современного биоразнообразия опирается на анализ внутривидовой изменчивости и последующее сопоставление с дифференциацией таксонов более высокого порядка. Внутривидовая изменчивость позволяет охарактеризовать разнообразие внутри- и межпопуляционных взаимоотношений, таких как панмиксия, географическая изоляция, экологическая изоляция, вторичные контакты, и оценить влияние эволюционных факторов, иными словами, рассмотреть начальные этапы микроэволюционного процесса. Сопоставление внутри- и межвидовой дифференциации показывает уровень изменений, накопившихся в процессе видообразования. Интригующей точкой этого сопоставления является определение хиатуса (разрыва) в значениях показателей, характеризующих переход на видовой уровень различий. Слабые различия, как правило, приводят к неоднозначности таксономической интерпретации. Более чем 250-летняя история морфологического описания завершила каталогизацию млекопитающих, но при этом выявила достаточно представительное число форм, о которых не удалось получить единого мнения о таксономическом статусе их различий. Определение ранга дискуссионных таксонов требует комплексного подхода, включающего исследование характеристик надмолекулярных и молекулярных структур. Для бисексуальных диплоидных организмов, в том числе и рассматриваемых в работе представителей мелких млекопитающих (Rodentia), особое место в этом списке занимают полиморфные кодоминантно наследуемые признаки. Именно такими признаками являются множественные молекулярные формы ферментов и других водорастворимых белков, которые активно используются после открытия метода зимограмм (сочета-

ние гельэлектрофореза неочищенных тканевых гомогенатов с последующим гистохимическим окрашиванием на специфическую ферментативную активность) – первого метода генетического исследования, выполняемого на молекулярном уровне. Из первых работ [14, 19] стало понятно, что анализ множественных молекулярных форм белков является потенциальным источником существенного вклада в описание биоразнообразия и проведения таксономических построений. Моногенный и кодоминантный тип наследования большинства из этих дискретных признаков позволяет получить количественные и качественные характеристики дифференциации, хиатуса в показателях внутри- и межвидовых различий и делает их (признаки) незаменимыми при исследовании зон вторичного контакта – природного феномена, как правило, приводящего к неоднозначности таксономической интерпретации формирующих его форм.

Цель данной публикации – описание закономерностей генетической дивергенции (уровня и характера генетической дифференциации) для некоторых таксонов мелких млекопитающих с различающимися спектрами биогеографических и таксономических характеристик.

Работа объединяет результаты трех подходов аллозимного исследования:

1. Описание внутривидовой дифференциации на основе исследования геногеографической изменчивости отдельных генов;
2. Поиск маркеров межвидовых различий;
3. Анализ генетических дистанций.

Представители Sciuridae, Cricetidae и Muridae: суслики – *Spermophilus*, бурундук – *Tamias*, лесные полевки – *Myodes*, серые полевки – *Microtus* и домовые мыши – *Mus* поставляют обширный спектр форм для изучения внутривидовой географической изменчивости и генетической дифференциации в процессе своего эволюционного становления.

Высокая производительность метода зимограмм по-

зволила нам получить сведения о генотипическом составе 31 вида (*Spermophilus unduatus*, *S. parrii*, *S. dauricus*, суслики группы «major», *S. fulvus*, *S. relictus*, *S. pygmaeus*, *S. musicus*, *S. xanthoprinnus*, *S. citellus*, *S. suslicus*, *S. odesanus*, *Tamias sibiricus*, *Microtus oeconomus*, *M. fortis*, *M. sachalinensis*, *M. maximowiscii*, *M. mujanensis*, *M. evoronensis*, *M. gromovi*, *M. arvalis*, *M. rossiaemeridi-analis*, *Myodes rutilus*, *M. rufocaus*, *M. rex*, *M. sikotanensis*, *Mus musculus*, *M. macedonicus*, *M. spicilegus*) мелких млекопитающих Палеарктики. Работа базируется на авторском анализе до 26 интерпретационных локусов у 2762 экз. грызунов из 271 географической точки территории России и прилежащих стран.

1. Геногеографическая изменчивость. При рассмотрении геногеографической изменчивости по выборкам, собранным в локальностях, разделенных небольшими расстояниями и заведомо обменивающимся миграционными потоками (микрореографическая изменчивость), у большинства рассматриваемых нами таксонов обнаруживается преобладание одного и того же аллеля в выборках всех рассматриваемых локалитетов. Мы наблюдали такие картины у обитателей открытых материковых пространств – сусликов рода *Spermophilus* [2], у островных (в пределах одного и того же острова) популяциях рыжих лесных полевок рода *Myodes* и у полевки-экономки рода *Microtus* [6,7]. Для ряда популяций длиннохвостого и берингийского сусликов нам удалось увидеть стабильность подобного распределения аллельных вариантов во времени даже при повторном исследовании более чем через 20 лет (более 20 поколений). Хотя для других популяций обнаруживается статистически достоверное различие частот в разновременных выборках.

Противоположная картина микрореографической изменчивости обнаруживается в природных популяциях домового мыши. Частоты аллелей полиморфных локусов здесь нередко значительно варьируют даже в выборках смежных локальностей. Можно предполагать, что, являясь результатом взаимодействия дрейфа генов и потока миграций, эти различия во времени неустойчивы. Интересно, что такой тип микрореографической изменчивости у домового мыши представлен не только по белковым, но и по другим генетическим и морфологическим характеристикам. Указанные отличия микрореографической изменчивости, по-видимому, являются следствием демовой структуры популяции [19].

Анализ картин макрогеографической изменчивости (геногеографической изменчивости по ареалу вида) позволяет оценить уровень внутривидовой дифференциации и обычно сводится к описанию и обсуждению механизмов пространственного распределения отдельных электрофоретических вариантов одного или нескольких полиморфных белков. Геногеография макрогеографического уровня отражает два противоположных направления эволюционных трендов: накопление различий между популяциями географически изолированных частей ареала и уничтожение дифференциации в результате вторичного контакта ранее изолированных форм. Оба направления широко представлены в исследуемых таксонах и характеризуются следующими картинами.

Распространение одного и того же основного аллеля по ареалу вида

Основным мы называем аллель, частота встречаемости которого в рассматриваемых выборках из популяций превышает величину 0,5. Кроме этого аллеля, в популяциях могут обнаруживаться другие (дополнительные и редкие) аллели. Это вариант географической однородности либо слабой географической изменчивости. Картины такой геногеографии отдельных белков встречаются практически у всех исследованных видов млекопитающих, и рассматриваемые нами не представляют собой исключение. Только такие картины были обнаружены нами при исследовании 14 локусов у *Tamias sibiricus* в выборках из популяций от Перми до Сахалина [5]. Возможная причина появления таких картин – быстрое расширение ареала слабо полиморфного вида. Мы предположили, что *Tamias sibiricus* резко (с эволюционной точки зрения) расширил свой ареал вместе с продвижением лесов на север во время голоценового потепления. Особенно интенсивно это могло происходить после температурного оптимума около трех тысяч лет тому назад.

Естественно, что возникновение таких картин обусловлено отсутствием крупных изолирующих барьеров для распространения этого вида на данной территории и как результат – потоки миграций, сглаживающие возникающие различия.

Островная изоляция при ограниченном времени существования географических барьеров (в рассматриваемых нами случаях – периодически возникающие морские проливы) также может не привести к сколько-нибудь значимой дифференциации популяций изолированных регионов. Так восстановление 10 тыс. лет тому назад Берингова пролива не привело к накоплению значимых частотных различий аллелей трансферринов в изолированных частях ареала на полуостровах Чукотка, Аляска и островах Берингова пролива. При географической однородности либо слабой географической изменчивости основного аллеля различия между локальностями определяют дополнительные и редкие аллели. Когда их положение географически структурировано, эти аллели весьма значимы в эволюционных построениях. Например, они могут нести важную информацию о направлениях миграций. Так, геногеография ряда аллозимных маркеров домового мыши отражает продвижение аллелей *castaneus* (форма, обитающая в юго-восточной Азии) в популяции Приамурья.

Смена основного аллеля при движении по ареалу вида

Такой геногеографии соответствуют несколько типов картин пространственного распределения аллелей. Иногда популяции, несущие один и тот же основной аллель, случайным образом распределены по ареалу (локальная дифференциация). Резкие частотные различия при этом могут наблюдаться в близко расположенных популяциях при сходстве пространственно разобщенных популяций. Картины локальной дифференциации являются характерными для островных популяций, точнее, для популяций небольших островов шельфовых зон, либо островов, отдаленных от материковой части ареала и друг

от друга большими расстояниями. Такие картины были обнаружены нами у *Myodes rufocanus* и *Microtus oeconomus* Курильского архипелага. Что касается обитателей больших островов, то рассматриваемые нами фоновые экологически пластичные виды рыжих лесных полевок *M. rutilus* и *M. rufocanus* острова Сахалин демонстрируют достаточно распространенную картину геногеографической изменчивости, когда в островных изолятах представлены и наиболее распространены те же основные аллели полиморфных локусов, что и в близлежащих материковых популяциях.

На материковой части ареала картины локальной дифференциации естественны для объектов, в ареалах которых представлены фрагменты, разделенные непригодными для заселения пространствами, – своеобразные острова обитания. Такой тип ареала и дифференциации представлен у подольского и краснощекого сусликов [8].

Наиболее интересный вариант геногеографической изменчивости – это региональная приуроченность различных основных аллелей. Такие картины нами обнаружены у всех исследованных видов в материковых частях их ареалов. Как правило, эти картины обусловлены разделением ареала вида географическими барьерами в течение длительного времени.

Иногда изменение частоты основного аллеля по ареалу вида имеет клинальный характер, что обычно является поводом для привлечения гипотезы адаптивности данной характеристики. Иное объяснение клинальной изменчивости базируется на анализе становления ареала, т.е. возникновения вторичного контакта и потоков миграций между некогда разделенными участками ареала, заселенными животными с различающимися генотипами. Плавный характер клинальной изменчивости в такой интерпретации показывает, что за время существования изолирующего барьера не произошло репродуктивно значимого разделения геномов.

Более сложны и интересны случаи вторичного контакта некогда географически изолированных форм, когда возникшая между ними зона интрогрессии имеет весьма ограниченные размеры глубины взаимопроникновения (рис. 1). Подобная зона предполагает либо возникновение вторичного контакта в недавнем прошлом, либо слабый обмен мигрантами в силу каких-либо географических, экологических причин, либо указывает на существование элементов репродуктивной изоляции между исходными аллопатрическими составляющими.

Гибридные зоны широко распространены среди растений и животных. Известно, что от трети до половины видов птиц соединены гибридными зонами [13]. Для *Rodentia* подобных оценок нами не найдено, однако и здесь гибридизация достаточно широко распространена. Согласно традиционным представлениям, гибридизация видов у высших позвоночных рассматривается как показатель несовершенства «репродуктивно изолирующих механизмов» [15]. Судьба гибридных зон в контексте этих взглядов может быть двоякой. С течением времени «изолирующие механизмы» могут совершенствоваться и, в конечном итоге, привести к полной изоляции форм, либо формы в результате широкой гибридизации взаи-

морастворяются и образуют единый таксон гибридогенного происхождения.

Для того, чтобы обойти ограничение биологического определения вида, связанное с гибридизацией, Э. Майр предлагает сохранять видовой ранг тем формам, для которых существование гибридной зоны не приводит к потере различающейся целостности генных пулов аллопатрических частей ареала.

Среди рассматриваемых нами таксонов с гибридными зонами наиболее близки к подобному определению видовой ранга различий оказываются западная и восточная формы длиннохвостого суслика, формирующие гибридную зону в Прибайкалье. Однако для этой зоны не существует никакой информации о возможности репродуктивной изоляции.

Присутствие элементов репродуктивной изоляции известно для европейской зоны гибридизации форм *musculus* и *domesticus* домашней мыши [20, 12]. Но здесь сложно говорить о «целостности различающихся генных пулов аллопатрических частей ареала». Поражает количество и качественное разнообразие зон гибридизации у домашней мыши Евразии (рис. 2). На стыке ареалов евразийских форм известны зоны гибридизации от узкой и стабильной с элементами репродуктивной изоляции (европейская гибридная зона *musculus u domesticus*) до широкой, продолжающей изменять свои очертания в настоящее время, например дальневосточная гибридная зона *musculus – castaneus* [11]. Существуют гибридные зоны и в районах «транзитного» перемещения, например Кавказ и Закавказье, где, по-видимому, происходило образование гибридного генофонда не просто как результата вторичного контакта двух форм, но как продукта одновременных наслоений [4]. И, наконец, известно спорадическое появление характеристик одного таксона в пределах ареала другого далеко от общих границ, обусловленное синантропным «засорением» отдельными экземплярами с включением их характеристик в геном обитателей данного региона. Складывается впечатление, что картины современной геногеографии этого таксона более всего отражают попытку объединения изолированных в досинантропный период частей генофонда.

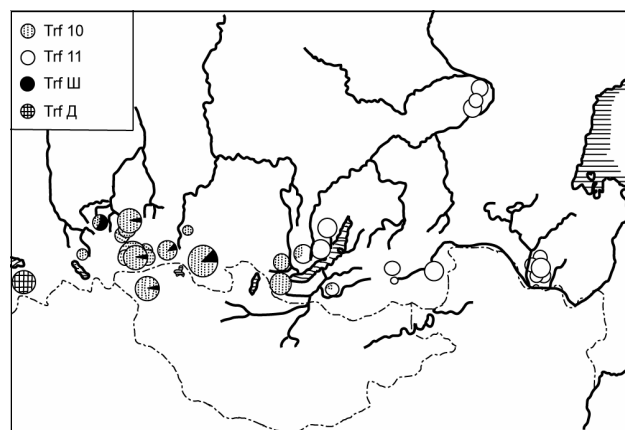


Рис. 1. Геногеография трансферринов (Trf) длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778

Завершающим этапом географической изменчивости локуса представляется полное различие его аллельного состава в аллопатрических популяциях или системах популяций. В системе изолированных популяций длиннохвостых сусликов в альпийской зоне Джунгарского Алатау нами обнаружена мономорфность по трансферрину Д, не встречающемуся более нигде в ареале (рис. 2). Однако сходство по признакам других уровней: морфологическим, физиологическим и т.д. – позволяют идентифицировать этот изолят только в плане подвидовой принадлежности. Лишь данные о дискриминирующих различиях по ряду независимых признаков либо по характеристикам нескольких уровней (надмолекулярных и молекулярных) позволяют обоснованно проводить обсуждение о соответствии изолятов видовому рангу. Кавказский и левобережный малый суслики имеют только один (из 26 рассматриваемых) дискриминирующий белковый признак – трансферрин. Крапчатый и подольский суслики различаются по трем аллозимным характеристикам. Однако в обоих случаях различия синхронны различиям характеристик других структурных уровней, что позволяет обсуждать их видовой ранг, правда, с несколько большей определенностью в случае крапчатого и подольского сусликов.

Итак, анализ картин геногеографической изменчивости белков позволяет оценить уровень внутривидовой дифференциации. При этом следует учитывать, что как у высокодифференцированных, так и у слабо дифференцированных видов существуют белки, в изменчивости которых не обнаруживается сколько-либо выраженная локальная и региональная дифференциация. Только увеличение набора белков (локусов) позволяет определить, является ли наблюдаемая картина результатом эволюции конкретного гена или она отражает, «диагностирует» уровень дивергенции таксона. Анализ геногеографии таких белков совместно с анализом географической изменчивости других характеристик (морфологических, кариологических и т.д.) дает возможность определить вклад различных эволюционных факторов в преобразование вида, и благодаря этому в ряде случаев возникает возможность по картине современного распределения аллелей обосновать те или иные гипотезы об истории таксона.

2. Поиск локусов, разделяющих таксоны, т.е. не имеющих общих аллелей в сравниваемых таксонах, позволяет рассматривать два круга задач. Прежде всего, это обнаружение межвидовых разграничений. Фиксация альтернативных аллелей в исследуемых таксономических

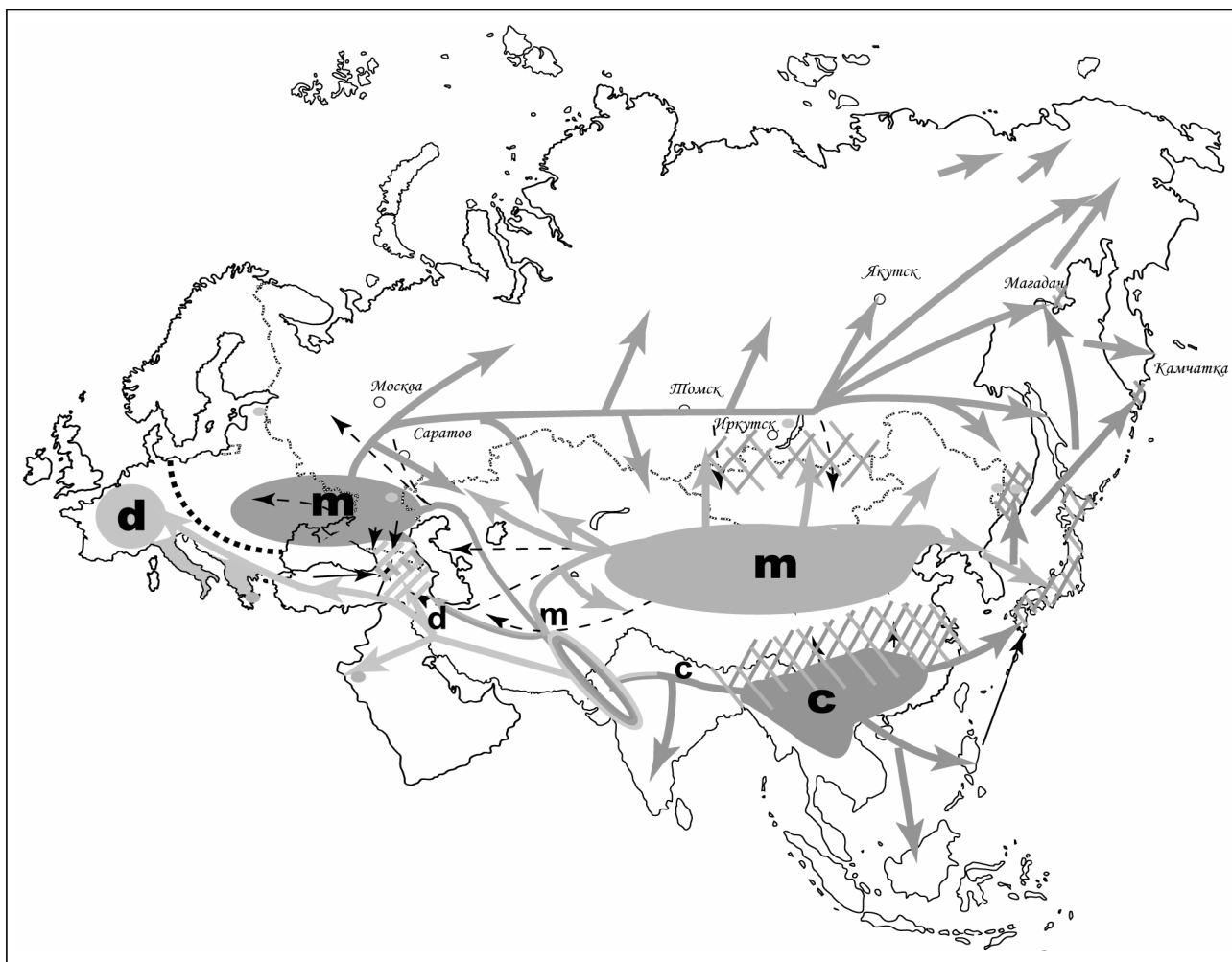


Рис. 2. Схема расселения домашней мыши (*Mus musculus* Linnaeus 1758) по территории Евразии: d – domesticus; c – castaneus; m – musculus; XXX – гибридные зоны

формах, т.е. отсутствие гетерозиготных особей в симпатричной части ареалов, однозначно отражает наличие репродуктивно изолирующих барьеров и бесспорный самостоятельный видовой статус сравниваемых форм, даже в отсутствии различий по характеристикам каких-либо иных структурных уровней. Во многих случаях, даже когда морфологические различия сравниваемых форм столь малы, например виды-двойники, что не удается составить единых представлений о таксономическом уровне их значимости, электрофорез белков обнаруживает четкие диагностирующие маркеры. Подобные картины мы наблюдали при анализе видов-двойников *Microtus rossiaemeridionalis* и *M. arvalis*. Фиксация альтернативных аллелей у видов с парапатричными ареалами отражает поддержание целостности различающихся генных пулов, подтверждая тем самым наличие репродуктивной изоляции и самостоятельный видовой статус каждой из рассматриваемых форм. Подобные примеры мы наблюдали при анализе видов сусликов с парапатричными ареалами: *S. odessanus* и *S. citellus*, *S. pygmaeus* и *S. suslicus*. Выявление ограниченного числа гибридов на стыке ареалов парапатричных видов отражает незавершенность репродуктивной изоляции, не приводящую к разрушению самостоятельных генных пулов.

Для видов с протяженными ареалами фиксация различий даже по одному либо двум локусам требует больших временных отрезков. Не удивительно, что у таких видов обычно определяются различия, накопленные и по другим, не аллозимным, характеристикам, что в сумме отражает уникальность каждого из видовых геномов.

Поиск накопленных фиксаций наряду с определением границ видов оказывается интересным и полезным для описания видообразовательной активности рода, как с точки зрения накопленных генетических различий между видами, так и с точки зрения времени и скорости появления новых видовых форм.

Spermophilus Палеарктики характеризует широкий размах количества дифференцирующих виды аллозимных локусов: от 1 до 13 среди 26 исследованных нами. Распределение значений количества фиксированных локусных различий у *Spermophilus* предполагает импульсивность появления новых видовых форм. Самый близкий к нам во времени этап, характеризующийся минимальным уровнем качественных аллозимных различий (1–3 локуса с фиксированными аллельными различиями) у *Spermophilus*, представлен тремя группами. Первая группа – это западнопалеарктические виды, заселяющие в настоящее время южные районы Восточной Европы *S. musicus*, *S. pygmaeus*, *S. suslicus*, *S. odessanus*. Вторая – представлена центрально-палеарктическим надвидовым комплексом краснощеких сусликов – обитателей Казахстана, Западной и Центральной Монголии. Третья группа представлена западной и восточной формами длиннохвостого суслика, обладающего сходным уровнем аллозимной дифференциации (3 локуса), но значительно более высоким уровнем морфологических различий. Аллозимный анализ позволил предположить несколько этапов радиации у палеарктических *Spermophilus*. Причем виды эволюционно молодых групп (имеются в виду 3 вышепере-

численных) оказались территориально смежными, тогда как генетически более разошедшиеся оказались пространственно разобщены. Уровень аллозимных различий, аналогичный уровню дифференциации эволюционно молодых видов сусликов, представлен во всех исследованных нами родах: разделяет эндемичные виды *Myodes sikotanensis* и *M. rex* от *M. rufocanus*; характеризует *M. maximowiczii* при сравнении с *M. oeconomus* и *M. fortis*; представлен в подроде *Mus* при сравнении *M. spicilegus* и *M. macedonicus*. Различия между родами обнаруживаются при взгляде на максимальное число различающихся локусов. Между видами полевок, эволюционная история которых значительно короче, чем у сусликов, оно доходит до 5–6 локусов, что значительно ниже, чем у *Spermophilus*, история формирования которого в Палеарктике, согласно палеонтологическим данным, длится с нижнего миоцена. Аллозимные различия между *M. musculus* и *M. spicilegus* не превышают уровня максимально различающихся видов среди дальневосточных серых полевок.

3. Анализ генетических дистанций. Все вышеперечисленные задачи опирались на поиск, выявление и описание отдельных белковых маркеров. В то же время, суммируя данные о частотах аллелей по многим локусам, можно количественно оценить генетическое сходство (или генетическое различие – «генетические дистанции») между группами исследованных особей. Анализ генетических дистанций интересен по двум причинам. Во-первых, такой анализ дает возможность оценить изменения уровня генетических различий, которое наблюдается при переходе от более низкого к более высокому таксономическому рангу, например, от популяций к подвидам, от подвидов к видам и т.д. Во-вторых, этот анализ дает возможность провести сравнение генетических различий между таксонами одного уровня в различных группах более высокого иерархического подчинения, т.е. позволяет сравнить уровень генетических изменений, которые сопровождают процесс видообразования в различных таксонах.

На основании литературных и собственных данных нами были построены гистограммы распределений значений генетических дистанций по М. Нею [16] и Дж. Роджерсу [18] для 275 популяций, 30 подвидов и 80 видов грызунов, принадлежащих 17 родам [10]. Эти гистограммы отражают тенденцию в увеличении значений генетических дистанций от популяционного уровня к подвиговому и видовому. Однако дифференциация в процессе видообразования в различных родах неоднозначна. Сопоставляя популяционный и видовой уровни, можно выделить два крайних состояния, иллюстрирующие два способа видообразования. Есть такие таксоны, например *Peromyscus*, для которых характерно достаточно сильное увеличение значений генетических дистанций при переходе от популяций к подвидам и видам [21], что предполагает определяющее влияние географического фактора в процессе видообразования. Обнаружены и такие роды, например *Thomomys*, в которых представлены виды, различающиеся не более, чем популяции [17]. Подобные ситуации характеризуют внезапное (стаিপатрическое) или хромосомное видообразование [1].

В рассматриваемых нами таксонах аллозимные различия между видами, как правило, превышают внутривидовые. Более того, в большинстве рассматриваемых в данной работе видов количественные оценки аллозимных различий между подвидами превышают популяционные, что подтверждает значимое влияние географического фактора на процесс дифференциации.

Говоря об эволюционной истории дальневосточных видов серых полевок *Microtus oeconomus*, *M. fortis*, *M. sachalinensis* и *M. maximowiczii*, чьи морфологические различия минимальны, а кариологический анализ выступает ведущим в определении видовой принадлежности исследуемых особей, следует заметить, что полученные нами данные не вписываются в схему внезапного хромосомного видообразования, свершившегося в недалеком прошлом. Весьма малая внутривидовая аллозимная дифференциация при существующем хиатусе между малыми внутривидовыми и значимыми межвидовыми дистанциями позволяет предположить следующее. Если хромосомные перестройки и были «пусковым механизмом» процесса видообразования в данной группе видов, то событие это столь давнее, что за истекший период успели накопиться аллозимные различия. Либо вообще хромосомная дифференциация в данном случае является не причиной, а следствием (как и аллозимные различия) процесса видообразования.

Появление *M. mujanensis* в Забайкалье и *M. evoronensis* в Приамурье могло быть связано с возникновением в краевых популяциях полевки Максимовича таких хромосомных перестроек, которые изначально выполняли роль частичной репродуктивной изоляции, но в дальнейшем, оказавшись в условиях территориальной обособленности, закрепились в популяции и привели к формированию новых видов. Если такой сценарий имел место, то, скорее всего, возраст события должен быть сравнительно небольшим. Генетические дистанции между видами *M. maximowiczii* – *M. evoronensis* – *M. mujanensis* не превышают межпопуляционные показатели *M. maximowiczii*, что позволяет рассматривать данные виды как пример хромосомного видообразования [9].

Таким образом, несмотря на то, что электрофоретическое исследование обнаруживает только 1/3 аминокислотных замен в белках, объем исследованного материала позволяет рассмотреть эволюцию вида через призму эволюции отдельных генов, а многолокусное исследование независимых признаков, распределенных по различным хромосомам, создает достаточно полную картину накопления различий от уровня популяции до уровня рода. Выделены три последовательных уровня генетической дифференциации общих для представителей рассматриваемых семейств: уровень внутривидовой дифференциации, дифференциация эволюционно-молодых таксонов, как правило, дискуссионного таксономического ранга и дифференциация *species bona*. Тем самым показано, что видообразование шло по градуалистическому пути, исключая хромосомно полиморфные виды *Microtus*. Синхронность генетической дифференциации при градуалистическом видообразовании в рассматриваемых неблизкородственных родовых таксонах позволяет предположить

основополагающую роль макрогеографических событий как пусковых моментов эволюции.

Стремительный прогресс молекулярной биологии привел к разработке широкого спектра методов анализа ядерной и митохондриальной ДНК. Исследование белкового полиморфизма является базой для постановок и ориентиром в пути процесса решения задач эволюционных и таксономических задач новыми молекулярно-генетическими методами.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы интеграционных исследований СО РАН и ДВО РАН.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Воронцов Н.Н. Виды хомяков Палеарктики (Cricetidae – Rodentia) in statu nascendi // Докл. АН СССР. 1960. Т. 132, № 6. С. 1448–1451.
2. Воронцов Н.Н., Фрисман Л.В., Надлер Ч.Ф., Ляпунова Е.А., Хоффман Р.С., Фомичева И.И. Популяционная генетика и геногеография диких млекопитающих. Сообщ. 1. Геногеография трансферринов и варианты глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в популяциях палеарктического длиннохвостого суслика *Citellus (Spermophilus undulatus)* // Генетика. 1978. Т. 14, № 5. С. 805–816.
3. Воронцов Н.Н., Фрисман Л.В., Надлер Ч.Ф., Хоффман Р.С., Сердюк В.А. Популяционная генетика и геногеография диких млекопитающих. Сообщ. 6. Геногеография трансферринов в амфиберингийских популяциях берингийского суслика // Генетика. 1987. Т. 23, № 4. С. 725–738.
4. Милюшников А.Н., Лавренченко Л.А., Лебедев В.С. Происхождение домашних мышей Закавказья (надвидовой комплекс *Mus musculus*). Новый взгляд на пути их расселения и эволюцию // Генетика. 2004. Т. 40, № 9. С. 1234–1250.
5. Фрисман Л.В., Воронцов Н.Н., Тиунов М.П., Попкова С.М. О географической изменчивости азиатского бурундука *Tamias sibiricus* Laxm, 1769 (Rodentia, Sciuridae) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток, 1984. С. 43–54.
6. Фрисман Л.В., Картавцева И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Сузуки Н., Иваса М., Накато К., Чернявский Ф.Б. Геногеографическая изменчивость и генетическая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Приохотья // Генетика. 2002. Т. 38, № 5. С. 655–664.
7. Фрисман Л.В., Картавцева И.В., Костенко В.А., Шереметьева, И.Н., Чернявский Ф.Б. Геногеографическая изменчивость и генетическая дифференциация полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776, Cricetidae, Rodentia) Курильских островов // Генетика. 2003. Т. 39, № 8. С. 1363–1372.
8. Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Брандлер О.В. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld. 1770, Rodentia) // Генетика. 1999. Т. 35, № 3. С. 378–384.

9. Фрисман Л.В., Коробицына К.В., Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., Войта Л.Л. Серые полевки (*MICROTUS* Shrank, 1798) Дальнего Востока России: аллозимная и кариологическая дивергенция // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С.804–812.
10. Фрисман Л.В., Павленко М.В. Генетическая дифференциация в процессе видообразования (на примере грызунов) // Вопросы эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток, 1987. С. 4–36.
11. Якименко Л.В., Коробицына К.В., Фрисман Л.В. Мориваки К., Йонекава Х. Генетические исследования домашних мышей в гибридной зоне Приморского края // Генетика. 2000. Т. 36, № 1. С. 77–86.
12. Britton-Davidian J., Fel-Clair F., Lopez J., Alibert P., Boursot P. Postzygotic isolation between the two European subspecies of the house mouse: estimates from fertility patterns in wild and laboratory-bred hybrids // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. V. 84, № 3. P. 379–393.
13. Hewitt G. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // Molecular Ecology. 2001. V. 10, № 3. P. 537–549.
14. Hubby J.L., Levontin R.C. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1966. V. 54. P. 577–594.
15. Mayr E. What is species and what is not? // Philosophy of Science. 1996. V. 63. P. 262–277.
16. Nei M. Genetic distance between populations // American Naturalist. 1972. V. 106, № 949. P. 283–292.
17. Nevo E., Kim Y.J., Shaw C.R., Thaler J. Genetic variation selection and speciation in *Thomomys talpoides*, pocketed gophers // Evolution. 1974. V. 28, № 1. P. 1–23.
18. Rogers J.S. Measures of genetic similarity and genetic distance // Studies in Genetics VII. Univ. Texas Publ., 1972. V. 7213. P. 145–153.
19. Selander R., Yang S. Protein polymorphism and genic heterozygosity in a wild population of the house mouse (*Mus musculus*) // Genetics. 1969. V. 63, № 3. P. 653–677.
20. Smadja C., Catalan J., Ganem G. Strong premating divergence in a unimodal hybrid zone between two subspecies of the house mouse // J. Evol. Biol. 2004. V. 17, № 1. P. 165–176.
21. Zimmerman E., Kilpatrick C., Hart B. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus* // Evolution. 1978. V. 32, № 3. P. 565–579.

The study deals with the allozymic differentiation which occurs in the process of speciation. The paper has summarized the author's investigation data on genogeographic variations, search of interspecies markers and analysis of genetic distances on the basis of 26 interpretative loci, in 31 species, from 5 unrelated small mammals' genera. It is shown that the allozymic differentiation structure adequately reflects the evolution process and describes its periods. The allozymes characteristics are useful and effective for taxonomic tasks solution (species-subspecies) in Spermophilus, Tamias, Myodes, Mus and some of Microtus. Their habitats history of formation can also be analyzed with them. The relation between caryological and allozymic differentiations can be considered as a characteristic of the taxons speciation path.