

**БАСКЕВИЧ М.И.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН России  
Россия, 119071, Москва, Ленинский пр. 33, корп. 1, e-mail: mbaskevich@mail.ru*

### ПРОВЕРКА МОДЕЛИ КАНАЛИЗОВАННОЙ ХРОМОСОМНОЙ ЭВОЛЮЦИИ НА НОВОМ ТЕРИОЛОГИЧЕСКОМ МАТЕРИАЛЕ

Модель канализованной хромосомной эволюции [1] описывает процесс эволюции кариотипов исходя из предположения о существенном влиянии цитогенетической организации генома на приспособленность особи. Согласно данной модели, кариотип является существенным аспектом адаптивной стратегии организма, а для каждой адаптивной зоны существует оптимальный кариотип, в становление которого вовлекаются определенного типа хромосомные перестройки. Современная интерпретация модели канализованной хромосомной эволюции подразумевает, что число и размеры групп сцепления (т.е. хромосом), положение центромер и другие характеристики кариотипа подвергаются наиболее сильному давлению отбора в тот период, когда группа организмов попадает в новую адаптивную зону, и именно в этот период следует ожидать наиболее высоких скоростей хромосомной эволюции. В тех же группах, где в результате подобных процессов уже сформированы оптимальные для данной адаптивной зоны кариотипы, должны наблюдаться умеренные и даже низкие скорости преобразований хромосомных наборов [2]. Авторы немногочисленных аналитических работ, в которых предпринимались попытки осуществить проверку модели канализованной хромосомной эволюции, при-

шли к взаимоисключающим выводам, свидетельствующим как в пользу [3], так и против [4] данной гипотезы. Обычно наличие клинального характера изменчивости рассматривается как свидетельство в пользу адаптивности того или иного признака. Особенно впечатляет совпадение градиентов изофен и градиента аллельных частот с градиентом каких-либо физико-географических условий. Это совпадение почти всегда воспринимается как безоговорочное доказательство адаптивного значения анализируемого признака [5]. Все это может иметь отношение и к хромосомной изменчивости, наличие клины по которой, совпадающей с градиентом физико-географических условий, может указывать на подверженность данного признака отбору и соответственно служить косвенным свидетельством в пользу модели канализованной хромосомной эволюции.

В настоящем сообщении для проверки гипотезы канализованной хромосомной эволюции анализируются собственные и известные из литературы данные по внутривидовой хромосомной изменчивости кариотипа у некоторых видов грызунов из северо-восточной Африки и Северной Палеарктики. Обнаруженные хромосомные градиенты сопоставляются с физико-географическими градиентами.

#### Материал и методы

Использованный в работе материал включал выборки следующих видов грызунов: *Desotomys harringtoni* из окрестностей Аддис-Абебы (Н=2500 м над ур.м.), Эфиопия, 3 экз.; *Terricola subterraneus* из окрестностей метеостанции “Пожижевская” Ивано-Франковской обл., Украина, 6 экз., из Воронежского заповедника, 3 экз.; *Sicista subtilis* из окр. с. Дьяковка, 3 экз. в Заволжье Саратовской обл.; *S. betulina* из бассейна р. Валдайка в Новгородской обл., 4 экз.,

близ Звенигорода Московской обл., 3 экз., из окрестностей метеостанции “Пожижевская” Ивано-Франковской обл., Украина, 6 экз. Все использованные в работе выборки были кариологически датированы. Препараты митотических хромосом получали в соответствии со стандартной методикой воздушно-высушенных препаратов, а механизм хромосомных перестроек исследовали с помощью C- и G-окраски хромосом.

## Результаты и обсуждение

### Изменчивость кариотипа у эфиопского эндемика *Desmomyz harringtoni*

В 52-хромосомном кариотипе этого эндемичного для Эфиопского плато узкоареального вида, населяющего участки буша на высотах от 1800 до 2800 м над ур.м., т.е. в распределении которого наблюдается высотный градиент, выявлена клинальная изменчивость по числу пар добавочных коротких гетерохроматиновых плеч. Мы исследовали кариотипы трех особей из окр. Аддис-Абебы (Н=2500 м над ур.м.). Показано, что кариотип особей из этого пункта отлова состоит из 12 пар субметацентрических и 13 пар субтелоцентрических аутосом, X-хромосома представлена самым крупным в наборе субметacentриком, а Y-хромосома – небольшим двуплечим элементом. При С-окрашивании во всех аутосомах и X-хромосоме обнаруживается прицентроммерный гетерохроматин, а в 9 парах аутосом гетерохроматин добавочных коротких плеч, Y-хромосома полностью гетерохроматична. Сопоставляя полученный нами результат с известными из литературы данными, следует отметить, что цитогенетическая структура особей этого вида, добытых на разных абсолютных высотах Эфиопского плато различается по числу пар аутосом с добавочными короткими гетерохроматиновыми плечами: 6 - в кариотипе особей из окр. Амбо (Н=2000 м над ур.м.) [6], 8 – у экземпляров из Менагеша и Солулты (Н=2300 м над ур.м.) [7] и 9 – в нашем случае. Результаты пространственного распределения разнохромосомных форм этого вида согласуются с моделью канализованной хромосомной эволюции, в соответствии с которой для каждой адаптивной зоны существует оптимальный кариотип, в формирование которого в данном случае были вовлечены хромосомные перестройки типа делеций-дупликаций гетерохроматических участков хромосом, определившие характер межпопуляционной изменчивости в числе пар аутосом с добавочными гетерохроматиновыми плечами.

### О клинальном характере хромосомной изменчивости у *Terricola subterraneus*

Ареал *T. subterraneus*, подземной полевки простирается, охватывая как равнинные, так и высокогорные (до 1800 м над ур.м.) участки от северной и центральной Франции до правобережья Дона на территории России. На юг – до южных склонов Альп, центральных частей Балканского п-ва, Болгарии, европейской части Турции и приблизительно 48 с. ш. на Украине. К северу проникает до широты Петербурга. К на-

стоящему моменту исследованы кариотипы подземной полевки из более чем 60 пунктов ее обширного ареала [8]. Показана высокая степень хромосомной изменчивости как на межпопуляционном, так и на внутривидовом уровне. Однако клинальный характер выявлен лишь в географической изменчивости величины полностью гетерохроматичной акроцентрической Y-хромосомы, маркируемой с помощью С-окраски хромосом. Так, у 52-хромосомной формы *T. subterraneus* были выявлены три размерных варианта Y-хромосомы: крупная – в Альпах [9], средняя – в Татрах [10] и мелкая – в Восточных Карпатах и Воронежской области [11, наши данные]. Т.е., в географической изменчивости полностью гетерохроматичной акроцентрической Y-хромосомы у 52-хромосомной формы *T. subterraneus* прослеживается тенденция уменьшения величины этой гетерохромосомы в направлении с юго-запада на северо-восток: в этом же направлении увеличивается континентальность климата. Подобного рода хромосомная изменчивость определяется механизмом типа делеций-дупликаций полностью гетерохроматичных участков Y-хромосомы. Наличие клины в изменчивости Y-хромосомы у 52-хромосомной формы *T. subterraneus* и ее совпадение с градиентом физико-географических условий может свидетельствовать в поддержку гипотезы канализованной хромосомной эволюции [1].

### О клинальной изменчивости кариотипа у степной *Sicista subtilis* и лесной *S. betulina* мышовок

Ареал политипического вида степной мышовки – *S. subtilis* занимает значительную часть зоны степей и лишь частично заходит в зону полупустынь Евразии, простираясь от восточной Австрии до Байкала. Хотя облик степей остается почти неизменным на всем их огромном протяжении, но с запада на восток наблюдается существенное изменение континентальности, а к югу при переходе от зоны степей к зоне полупустынь соответственно наблюдается нарастание аридности климата. Возникает вопрос, совпадает ли характер географической изменчивости кариотипа у степной мышовки с градиентом физико-географических условий? Анализ имеющихся на сегодня сведений о хромосомных наборах степной мышовки указывает на их значительную вариабельность и важное значение факторов изоляции в ее становлении [12]. Выявление же клинальной изменчивости кариотипа у степной мышовки может указывать на роль отбора в становлении внутривидовой

хромосомной изменчивости. В этой связи интересно проследить за географической изменчивостью кариотипа у 24-хромосомных форм степной мышовки, зарегистрированных в восточной части ареала вида к востоку от русла Волги и в некоторых пунктах Правобережья [13]. Известно, что вариабельность кариотипа у 24-хромосомных степных мышовок определяется изменчивостью формы хромосом 8-10 пар, которые могут быть представлены как двуплечими, так и акроцентрическими элементами [13, 14]. Природа данных хромосомных перестроек не установлена. Можно предположить, что подобного рода хромосомная изменчивость в морфологии 8-10 пар аутосом у 24-хромосомных степных мышовок определяется перичентрическими инверсиями или же механизмами типа делеций-дупликаций. Мы исследовали хромосомные наборы трех особей степной мышовки из Заволжья Саратовской области (окр. с. Дьяковка), у которых обнаружили стабилизацию гомозиготных вариантов акроцентрической формы 8-10 пар аутосом. Сопоставляя полученные нами данные с накопленным на сегодня материалом по кариологии 24-хромосомных форм степной мышовки, следует отметить, что в географической изменчивости их кариотипа прослеживается тенденция к закономерному увеличению числа акроцентрических аутосом в хромосомных наборах особей из восточной части ареала вида к востоку от левобережья Волги: от их отсутствия в кариотипе особи из наиболее восточной части ареала вида - в Туве, 1-2 - у особей из Красноярского края, 2-5 у особей из Курганской области. 4-5 у экземпляров из Волжско-Уральских песков, до максимума (6) у исследованных нами особей из Заволжья Саратовской области [13, 14, наши данные]. Отмеченный градиент в частоте встречаемости акроцентрических аутосом, обусловленный вариабельностью морфологии 8-10 пар, в кариотипе 24-хромосомной *S. subtilis* из популяций к востоку от русла Волги, предположительно, имеет адаптивный характер и может служить косвенным аргументом в поддержку модели канализованной хромосомной эволюции.

У лесной мышовки *S. betulina* основная часть ареала лежит в лесной зоне Палеарктики, откуда зверьки этого вида проникли в европейскую лесотундру и в лесостепные районы Зауралья и Сибири [15]. У этого вида были изучены кариотипы из 19 пунктов его обширного ареала [15, и др.]. У всех изученных зверьков обнаружен 32-хромосомный кариотип, в котором подавляющее большинство хромосом представлено

двуплечими элементами. Выявлена меж- и внутривидовая изменчивость в морфологии 2-й пары аутосом. Эта пара может быть представлена как двумя субметацентриками, так и гетероморфной парой, «субметацентрик-субтелоцентрик». Механизм этой перестройки, равно как закономерности ее распределения по ареалу не установлены. В то же время, проведенный нами сравнительный анализ *S*-окрашенных кариотипов у особей *S. betulina* из трех расположенных на разных широтах пунктов в Восточно-Европейской части ареала: 1) из бассейна р. Валдайка в Новгородской обл. (4 экз.), 2) из окр. Звенигорода в Московской обл. (3 экз.) и из 3) окр. метеостанции «Пожижевская» в Ивано-Франковской обл. в Украине (6 экз.) выявил закономерное увеличение количества гетерохроматина по направлению с севера на юг. Так, в *S*-окрашенных кариотипах особей *S. betulina* из Новгородской обл. выявляются интенсивно окрашенные, но относительно небольшие блоки прицентромерного гетерохроматина в трех крупных парах из группы мета-субметацентрических аутосом и в четырех субтелоцентрических аутосомах. У *X*-хромосомы прокрашивается добавочное целиком гетерохроматиновое плечо, *У*-хромосома *S*-негативна. У всех исследованных экземпляров из Московской области локализация гетерохроматина сходная, за исключением величины *S*-блоков прицентромерной локализации (они заметно крупнее). *У*-хромосома очень слабо прокрашивается при *S*-окрашивании. В *S*-окрашенных кариотипах особей из Ивано-Франковской области гетерохроматина больше за счет увеличения числа пар хромосом в группе мета-субметацентриков с крупными интенсивно окрашенными центромерными блоками (четыре пары) и прокрашивания *У*-хромосомы. Кроме того в популяции лесных мышовок из Ивано-Франковской области выявлен полиморфизм по характеру *S*-окраски. У двух особей из исследованных шести, в первой паре аутосом был выявлен крупный блок гетерохроматина интеркалярной локализации, обнаруженный в гетерозиготном состоянии. Выявленная нами клинальная изменчивость по хромосомным перестройкам типа делеций-дупликаций гетерохроматина в восточно-европейских популяциях лесной мышовки, совпадающая с физико-географическим широтным (климатический, растительный) градиентом также может трактоваться в поддержку гипотезы канализованной хромосомной эволюции [1]

Однако, следует подчеркнуть, что клинальный характер изменчивости может быть не

только свидетельством адаптивности того или иного признака, но и результатом интрогрессивной гибридизации двух ранее изолированных популяций, приобретших в прошлом в условиях изоляции мономорфизм по разным вариантам исследуемого признака, а ныне интерградирующих в широкой области при отсутствии существ-

венных физико-географических барьеров [16]. Поэтому при всей кажущейся, на первый взгляд, иллюстративности приведенных в настоящем сообщении примеров зависимости клинального характера хромосомной изменчивости от физико-географических градиентов не следует пренебрегать последним обстоятельством.

### Выводы

В ходе сравнительного анализа собственных и литературных данных по географической изменчивости кариотипа у четырех видов грызунов (эфиопского эндемика *Desmomys harringtoni* и трех Палеарктических видов: *Terricola subterraneus*, *Sicista subtilis* и *S. betulina*) были выявлены клины (высотный для первого и географические для трех других видов), совпадающие с физико-географическими градиентами. Для *D. harringtoni*, *T. subterraneus* и *S. betulina*

установлена природа выявленных хромосомных градиентов: они связаны с вариабельностью гетерохроматина. Наличие клин в хромосомной изменчивости (если исключить их возможное объяснение как результат интрогрессивной гибридизации ранее изолированных популяций) может указывать на подверженность данного признака отбору и соответственно служить косвенным свидетельством в пользу модели канализованной хромосомной эволюции.

*Исследование поддержано РФФИ (грант No 12-04-01139 а).*

### Литература

1. Bickham J.W., Baker R.J. Canalization model of chromosomal evolution // Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist. – 1979. – Vol. 13. – P. 70-84.
2. Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. – М.: Наука, 1990. – 141 с.
3. Nevo E. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1979. – Vol. 10. – P. 269-308.
4. Sites J.W., Moritz C. Chromosomal evolution and speciation revisited // Syst. Zool. – 1987. – Vol. 36. – № 2. – P. 153-174.
5. Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. – N.Y., London: Columbia Univ. Pr., 1970. – 505 p.
6. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Милишников А.Н. Кариотипы некоторых видов грызунов и насекомоядных млекопитающих Эфиопии // Эколого-фаунистические исследования в Юго-Западной Эфиопии. – М.: Наука. – 1989. – С. 95-109.
7. Capanna E., M.V. Civitelli, D. Bizzocco, M. Corti. The chromosomes of *Desmomys harringtoni* (Rodentia, Muridae) // Ital. J. Zool. – 1996. – Vol. 63. – P. 37-40.
8. Баскевич М.И., Козловский А.И., Митев Д.Б. Новые данные по хромосомной изменчивости подземной полевки *Terricola subterraneus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, Вып. 11. – С. 1355-1361.
9. Gamperl R., Ehmann C.H., Bachmann K. Genome size and heterochromatin variation in rodents // Genetics. – 1982. – Vol. 58. – P. 199-212.
10. Zima J. A chromosomal banding study of *Pitymys subterraneus* (Arvicolidae, Rodentia) // Folia Zool. (Brno). – 1984. – Vol. 33. № 3. – P. 223-228.
11. Baskevich M.I. To the question on karyology and systematics of the subgenus (genus) *Pitymys* from the USSR // Fifth Int. Congress. Rome. Abstracts. – 1989. — Vol. 1. – P. 6-7.
12. Баскевич М.И., Опарин М.П., Черепанова Е.В., Авилова Е.А. Хромосомная дифференциация степной мышовки, *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) в Саратовском Поволжье // Зоол. Журн. – 2010. – Т. 89, Вып. 6. – С. 749-757.
13. Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Изменчивость кариотипа степной мышовки *Sicista subtilis* Pallas и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev // Зоол. Журн. – 1986. – Т. 65, Вып. 11. – С. 1684-1692.
14. Ковальская Ю.М., Федорович Е.Ю. К распространению хромосомных форм степной мышовки *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. Журн. – 1997. – Т. 76, Вып. 12. – С. 1430-1433.
15. Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. Журн. – 1989. – Т. 68, Вып. 10. – С. 95-106.
16. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: Изд. Отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБ. – 1999. – 640 с.

**BASKEVICH M.I.**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS*

*Russia, 119071, Moscow, Leninskii pr. 33, e-mail: mbaskevich@mail.ru*

## **TESTING OF A CANALIZATION MODEL OF ADAPTIVE CHROMOSOMAL EVOLUTION ON A NEW THERIOLOGICAL MATERIAL**

**Aims.** The attempt to test a canalization model of adaptive chromosomal evolution which implies that for each adaptive zone there is an optimum karyotype by that can be evolved chromosomal rearrangements has been made on a new theriological material. **Materials and methods.** The intraspecies chromosomal variability in some African (*Desmomys harringtoni*) and Palaearctic (*Terricola subterraneus*, *Sicista subtilis* and *S. betulina*) species of rodents has been analyzed, using G-, C-banding. **Results.** The altitudinal and (or) geographical gradients in intraspecies chromosomal variability which agree with gradients in physical and geographical conditions have been marked for models under consideration. **Conclusions.** Clinal nature of chromosomal variability in objects under study can be considered as a support for a canalization model of chromosomal evolution, but also can be the result of introgressive hybridization of two previously isolated populations that have acquired in the past in isolation monomorphism on different variants of character, now mixed in a wide range in the absence of significant physical and geographical barriers.

**Key words:** rodents, species, chromosomal variability, clinal nature, canalization model.

**О.И. ЖУК**

*Институт физиологии растений и генетики НАН Украины*

*Украина, 03022, г. Киев, ул. Васильковская 31/17, e-mail: zhuk\_bas@voliacable.com*

## **ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФОТОСИНТЕЗА**

Растения рассматривают как открытые системы, обменивающиеся веществом и энергией с окружающей средой [1]. Их эволюция сопряжена с необратимыми потоками энергии и вещества, которые могут быть превращены в работу сопряженных процессов. Биологическая эволюция реализовывалась путем увеличения удельного потока используемой энергии по мере усложнения организмов. Биологическая эволюция имела характер самовыдвижения и реализовывалась путем увеличения удельного потока используемой энергии по мере усложнения организмов. Историческое развитие биосферы сопровождалось уменьшением скорости диссипации энергии, которое является термодинамическим критерием эволюции биосферы. Эволюция фотосинтезирующих организмов имеет существенное значение для развития биосферы. Эволюцию биоты объясняют изменениями концен-

трации углекислоты в атмосфере за счет поступления его из глубин Земли.

Способность возбужденных светом молекул хлорофилла к обратимым окислительно-восстановительным реакциям лежит в основе протекающих в хлоропластах первичных процессов преобразования энергии света в электрохимическую. Считают, что на ранних этапах эволюции фотосинтеза хлорофилл непосредственно участвовал в реакции фотоокисления  $H_2O$  до  $O_2$ , однако продолжительность его работы могла составлять всего несколько часов, поэтому в ходе эволюции фотосинтетического аппарата изменялись в направлении стабилизации и продолжительности функционирования, формирования сложных комплексов фотосистем, встроенных в тилакоиды, имеющих специфическую структуру и организацию [13, 15].

### **Материалы и методы**

Эволюция фотосинтеза тесно связана с развитием биосферы живых систем, концентрацией  $CO_2$  и  $O_2$  в атмосфере. Интерпретация данных для фанерозоя (последних 570 млн. лет) показывает существование неоднократных колебаний биологической продуктивности биосферы

на внешние воздействия. В эпохи тектоно-магматической активизации, регионального метаморфизма, активного вулканизма концентрация  $CO_2$  возрастает, что усиливает рост биомассы формирующейся в результате активного фотосинтеза. Считают, что фотосинтез появился