

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ВИДОВ

Хромосомные механизмы видообразования и генетической адаптации видовых популяций представляют одну из актуальных проблем эволюционно-генетической теории. Многие вопросы хромосомной организации видов решены благодаря анализу многочисленных групп двукрылых насекомых, среди которых особо выделяются род *Drosophila*. Обнаружение видов, имеющих идентичный рисунок политенных хромосом (называемых гомосеквентными видами), послужило поводом к игнорированию положения Уайта [1] о необходимости хромосомной реорганизации при видообразовании. Появилась и стала доминировать точка зрения, что видообразование может быть сопряжено только с генными мутациями без каких-либо видимых изменений хромосомного аппарата [2]. По сути, гомосеквентные виды представляют собой виды – хромосомные двойники, которые могут входить в группу морфологически сходных видов-двойников (как у малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis*) или в группу близких, но морфологически различающихся видов (как у дрозофил). Детальный анализ ряда гомосеквентных видовых групп показал, что, имея идентичную структуру политенных хромосом, некоторые виды различаются по величине или локализации гетерохроматических блоков в метафазных хромосомах. Такие виды называют анизогомосеквентными. К настоящему времени появились данные относительно серьезных модификаций гетерохроматиновых блоков хромосом, по-видимому, непосредственно связанных как с видообразовательными событиями, так и с формированием адаптивного инверсионного полиморфизма. Малярийные комары *An. atroparvus* и *An. labranchiae* четко распознаются по величине гетерохроматического XR-плеча половой хромосомы [3]. Такие виды называют анизогомосеквентными. Исследование взаиморасположения политенных хромосом в трофоцитах яичников у гомосеквентных видов малярийных комаров и подгруппы *Drosophila melanogaster* также свидетельствует о наличии видовых различий. Три гомосеквентных вида *An. melanoon (subalpinus)*, *An. maculipennis* и

An. artemievi имеют видоспецифичную архитектуру хромосом, проявляющуюся в наличии-отсутствии прикрепления хромосом XL и 2R к ядерной оболочке. Гомосеквентные виды *Drosophila* подгруппы *melanogaster* также имеют характерные видоспецифичные особенности архитектоники хромосом трофоцитов. Наиболее резко *D. mauritiana* отличается от других видов тем, что хромосома 3 имеет жестко соединенные в центромерном районе плечи и яркий блок центромерного гетерохроматина. Локального хромоцентра, как уже отмечалось, нет ни у одного вида, однако *D. simulans* и *D. sechellia* имеют растянутый по ядерной оболочке «мостик», объединяющий все хромосомные плечи по центромерным участкам, которые в то же время связаны с ядерной оболочкой. Анализ межвидовых гибридов *D. mauritiana* x *D. simulans* обнаружил объединение центромерных участков гомеологов *simulans* в центромерный «мостик», характерный для данного вида. Гомеологи *mauritiana* в центромерной части не связаны. Таким образом, в гибридной конфигурации сохраняются видоспецифичные позиции хромосомных плеч [4]. Молекулярно-цитогенетические данные, полученные в последние годы, значительно углубляют представления о принципах реорганизации геномов при видообразовании. Результаты исследования пространственной организации ядра у малярийных комаров подтверждают существование в геноме специфических сайтов, обогащенных элементами, обеспечивающими взаимодействие хромосом с ядерной оболочкой. Впервые проведенный анализ района прикрепления, расположенного в середине плеча хромосомы XL *An. messeae* показал, что такие районы являются гетерохроматическими и могут локализоваться не только в прицентромерных районах хромосом, но и в середине плеч. Показана многокомпонентность молекулярно-генетического состава гетерохроматина в отношении его взаимодействия со структурными элементами ядра. Это свойство гетерохроматина проявляется в существовании двух компонентов, которые входят в его состав – консервативных элементов, характерных как

для прицентромерного, так и интеркалярного гетерохроматина всех хромосом, а также варибельного компонента – видоспецифичных и районспецифичных последовательностей ДНК. За счет реорганизации элементов варибельного компонента гетерохроматина происходит изменение взаимодействия хромосом с ядерной оболочкой. Реорганизация последовательностей гетерохроматина районов прикрепления хромосом может являться ключевым процессом, который сопровождает видообразовательные события у малярийных комаров.

Выявлено, что у восьми видов подгруппы *melanogaster* – *D. erecta*, *D. teissieri*, *D. yakuba*, *D. santomea*, *D. simulans*, *D. melanogaster*, *D. sechellia*, *D. mauritiana* – прицентромерный гетерохроматин характеризуется частичным сходством состава ДНК с составом ДНК хромоцентра *D. orena*. Общим компонентом хромоцентра трофоцитов *D. orena* и прицентромерного гетерохроматина всех хромосом у видов *D. erecta*, *D. teissieri*, *D. yakuba*, *D. santomea*, *D. simulans*, *D. melanogaster*, *D. sechellia*, *D. mauritiana* являются повторенные последовательности ДНК и последовательности, гомологичные генам. Показано, что только у *D. orena* в ядрах трофоцитов с ретикулярной структурой районспецифичная ДНК распределялась в пределах локальной территории в пространстве ядра, для остальных же видов было характерно диффузное распределение по всему ядру. Это указывает на то, что хромоцентр трофоцитов *D. orena* не подвергается деконденсации в ядрах с ретикулярной структурой.

Установлено, что ДНК из хромоцентра трофоцитов *D. orena* консервативна в плане своего распределения преимущественно в прицентромерных районах политенных хромосом трофоцитов у всех видов подгруппы *melanogaster*. Существует гипотеза, согласно которой перераспределение последовательностей ДНК гетерохроматина по геному может вызвать реорганизацию архитектуры ядер клеток генеративной системы, что, вероятно, сопровождается видообразованием. Консерватизм распределения районспецифичной ДНК (преимущественно в прицентромерных районах хромосом) и наличие гомологии последовательностей в геномах всех видов подгруппы *melanogaster* свидетельствует, вероятно, о том, что эволюционные преобразования генома, давшие начало видам данной подгруппы, не привели к кардинальному перераспределению ДНК гетерохроматина по геному. Возможно, что видоспецифичность архитектуры ядер

клеток генеративной системы у разных видов определяется тонкими различиями в структуре гетерохроматина [5].

Генетическая адаптация видов растений и животных осуществляется на основе разных механизмов, при этом наиболее распространенными и значимыми являются хромосомные перестройки. Роль хромосомного полиморфизма в генетической адаптации видов хорошо показана на примере полиморфизма по В-хромосомам [6] и особенно по инверсионному полиморфизму. В течение 40 лет генетического мониторинга малярийных комаров выявлена существенная трансформация частотных характеристик инверсионного полиморфизма *Anopheles messeae*, которая происходила поэтапно. В период 1974–1979 гг. в популяциях вида на протяжении огромного ареала, охватывающего всю бореальную подобласть Палеарктики, устойчиво сохранялась временная частотная стабильность в концентрации хромосомных инверсий при сильных частотных градиентах в пространстве ареала [7]. Данные по уровню инверсионного полиморфизма *An. messeae* в Томской популяции (центральная часть ареала) в 2013 г. показывают значительное изменение частот инверсий по сравнению с данными, полученными в 70-тых годах 20 века. Это изменение резко нарастало к концу 80-тых – началу 90-тых годов и затем стабилизировалось [8, 9]. Последние 20 лет частоты хромосом практически не изменялись [10]. Сопоставление частотной динамики инверсий с средне-сезонными температурными режимами за весь период наблюдения популяции показывает корреляцию изменений частот хромосомных инверсий с потеплением климата. В течение 40 лет мониторинга, уровень гетерозиготности хромосом так же подвергся изменению. Так в популяции Томска гетерозиготность по хромосоме XL₁₂ на протяжении 1974–1979 гг. была устойчивой на уровне ≈ 25%, в 1992–2013 гг. последовало резкое падение до ≈ 2–3%. Наоборот, поднялся уровень гетерозиготности по хромосоме XL₀₁ с ≈ 3%. до ≈ 40% в те же промежутки времени. Следует отметить, что на протяжении трех лет с 1974 по 1979 гг. по всем аутосомам как и по половым хромосомам наблюдалась устойчивость гетерозиготности: по хромосомам 2R и 3R на уровне ≈ 46%, по 3L на уровне ≈ 40%. А начиная с 1992г. и по настоящее время 2013г. наблюдалось снижение гетерозиготности – более резкое по хромосоме 2R до ≈ 3%, и до ≈ 15% по хромосомам 3R и 3L до ≈ 15%. Таким образом, общая гетеро-

зиготность в популяции в 1974–1979 гг. составляла $\approx 0,95$, в 1992 г. – $\approx 0,6$ и в настоящее время – $\approx 0,3$ гетерозиготных инверсий на Повышение температуры (особенно в зимний период) привело к резкому снижению гетерозиготности изученной Томской популяции, что свидетельствует о направленной гомозиготизации в пользу хромосомных вариантов, доминирующих на юге (юго-западе) ареала. Существенная частотная реорганизация хромосомных инверсий имеет явный адаптивный характер и, как показали эксперименты [7], связана с тепловым режимом обитания. Таким образом, в ходе настоящей работы проведена оценка уровня генетической изменчивости в популяциях малярийного комара, которая позволила вскрыть характер динамических процессов, связанных с модификацией видовой экологической ниши. Подобная тенденция хорошо коррелирует с потеплением климата. Временная динамическая устойчивость кариофонда *An. messeae*, существующая на фоне сильнейших пространственных градиентов частот отдельных инверсий, очевидно, связана с относительной

стабильностью климата во времени при его высокой изменчивости в пространстве ареала. Подобная система, по-видимому, отражает саморегуляцию качественного состава кариофонда, известную как популяционно-генетический гомеостаз [11]. В целом генетическая система *An. messeae* представляется высокостационарной в пространственно-временном аспекте благодаря популяционно-генетическому, а точнее, видовому гомеостазу. Последний может реализоваться у видов с адаптивным инверсионным полиморфизмом через частотную динамичность инверсий или динамичность ассоциативных связей отдельных инверсий в генокомплексах [7]. Пространственно-временная стационарность (динамическая устойчивость) адаптивного инверсионного полиморфизма – свидетельство высокого популяционно-генетического (а точнее видового) гомеостаза и отсутствия тенденций к видообразованию [4].

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта НШ-1279.2014.4. и Программой Минобрнауки РФ.

Литература

1. White M.J.D. Animal cytology and evolution, 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press. – 1954. – 454 p.
2. Dobzhansky Th. Genetics of evolutionary process. New-York and Lond.: Columbia Univ. Press, 1971. – 520 p.
3. Colluzzi M. Sibling species in Anopheles and their importance in malariology // Miscellaneous Publ. Entomol. Soc. Amer. 1970. – 7, N 1. – P. 62.
4. Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. – Новосибирск: Изд-во Новосибирского университета, 1993. – 110 с.
5. Стегний В.Н., Артемов Г.Н., Усов К.Е. Пространственная организация ядра как механизм эпигенетической регуляции. В кн. Эпигенетика. – Новосибирск: Изд. СО РАН. – 2012. – С. 143–180.
6. Борисов Ю.М. Географическая изменчивость вариантов системы добавочных хромосом у континентальных форм *Anopheles Peninsulæ* (Rodentia, Muridae) // Изв. Сиб. Отд. АН СССР. сер. Биол. Наук. – 1980. – 15, №3. – С. 61–69.
7. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. – Томск: изд-во Томского университета, 1991. – 136 с.
8. Gordeev M.I., Sibataev A.K. Cytogenetic and phenotypic variation in central and peripheral populations of the malaria mosquito, *Anopheles messeae* fall. (DIPTERA, CULICIDAE) // Генетика. – 1996. – 32, N 9. – С. 1199–1205.
9. Новиков Ю.М. Эффекты глобального потепления: направленная динамика пропорции видов *Anopheles* и цитогенетической структуры таксона *Anopheles messeae* Fall. в Западной сибире // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции. Материалы Научных чтений, посвященных 100-летию профессора В.П. Чехова, 2–5 декабря 1997 г. – Томск.
10. Пищелко А.О., Стегний В.Н. Влияние климатических изменений на хромосомный инверсионный полиморфизм популяции малярийного комара *Anopheles messeae* (CULICIDAE) г. Томска. – 2014 (в печати).
11. Lerner J.M. Genetic homeostasis. – N.-Y.: Wiley, 1954. – 134 p.

STEGNIY V.N.

*Institute of biology and biophysics, Tomsk State University,
Russia, 634050, Tomsk, Lenin avenue, 36, e-mail: stegniy@res.tsu.ru*

CYTOGENETIC MECHANISMS OF ADAPTATION AND EVOLUTION OF THE SPECIES

The analysis of own and literature data meaning fully chromosomal speciation and polymorphism in genetic adaptation species and in particular on the role inversion polymorphism show the connection between the

frequency of chromosomal inversions dynamics due to thermal mode of existence populations. Long-term trend reversal frequency in the malaria mosquito population *Anopheles messeae* explains the effects of global warming.

Key words: chromosomal polymorphism, adaptation of species inversion of global warming.

УДК 631.523:575.222

ШПИЛЬЧИН В.В., МАРТИНЕНКО В.С., ТЕРНОВСЬКА Т.К.

Національний університет «Києво-Могилянська Академія» МОН України,
Україна, 04070, г. Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: vshpylchyn@bigmir.net

ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ АВРОТИКИ (ААВВТТ) ЗА ОЗНАКОЮ НАЯВНІСТЬ ВОСКОВОЇ ОСУГИ

Воскова осуга вкриває поверхню вегетативних органів всіх наземних рослин. У злаків восковий шар (осуга) може бути міцним і тоді рослина має блакитний відтінок (осуга у наявності), а може бути слабким, рослина виглядає зеленою (осуга відсутня). У м'якій пшениці (*Triticum aestivum* L.) інтенсивний шар осуги забезпечують домінантні алелі серії ортологічних генів, *W1* (2BS), *W2* (2DS). Рецесивні гомозиготи за цими генами воскової осуги не мають. Домінантні алелі іншої серії ортологічних генів, *Iw1* (2BS), *Iw2* (2DS), інгібують дію *W1* та *W2*, рецесивні алелі такої дії не мають [1]. Інший інгібітор осуги, *Iw3*(1BS) інгібує експресію промоторів воскової осуги хромосом групи 2 у колосі і не впливає на їхню експресію у листках пшениці [2]. За нашими даними, чужинно-заміщені лінії, в яких хромосома 1D сорту Аврора була заміщена гомеологом з геному *S Ae. speltoides* або *S^{sh} Ae. sharonensis*, характеризувалися яскраво-зеленим колосом та листками, вкритими восковою осугою. Отже, інгібітор воскової осуги *Iw3* властивий не лише тетраплоїдній пшениці, а й видам егілопса також.

Гексаплоїд Авротика (ААВВТТ) є амфідиплоїдом тетра-Аврори (АВ) та диплоїдного виду *Aegilops mutica* (Т). Сорт озимої м'якої пшениці Аврора, також як його тетракомпонент ААВВ, вкриті восковою осугою, *Aegilops mutica* не має воскової осуги. Щойно створений амфідиплоїд був зеленим, тобто не мав осуги. Отже, геном егілопсу несе домінантний інгібітор воскової осуги *Iw*. Серед гексаплоїдів Авротики незабаром з'явилися два нових морфотипи: Авротика 3 з більш рихлим колосом та Авротика 2, яка мала на колосі невеликі остеподібні відростки. Саме в Авротіці 2 за кілька генерацій серед зелених рослин з'явилися блакитні з міцним шаром

осуги. Пізніше, за 8–10 генерацій, серед зелених рослин Авротики 1 стали з'являтися блакитні рослини та рослини, колос яких зелений, а листя блакитне (зелено-блакитний зразок). Тобто незрозумілим чином у згаданому матеріалі відбувається зміна стану гена – інгібітора воскової осуги з домінантного до рецесивного, і, відповідно, втрачається його інгібіторна дія. Процес появи блакитних або зелено-блакитних рослин серед нащадків зелених набув перманентного характеру та спостерігається не лише в Авротіці, а й в інших геномно-заміщених амідиплоїдах, а також у чужинно-заміщених ліній, від них отриманих, геть до втрати зелених зразків.

Останнім часом в літературі надається все більше уваги процесам, які відбуваються в природних та штучно створених амфідиплоїдах під час формування їхнього геному [3–5]. Схоже, що у геномі Авротики, якій має інтрогресивне походження, відбувається якийсь процес, наслідком чого є мутування домінантного алелю до рецесивного з частотою, яка набагато перевищує відомі нам середні частоти спонтанного виникнення мутації на ген на покоління. У статті представлено результати гібридологічного аналізу різних морфотипів Авротики за ознакою наявності/відсутності воскової осуги та мікросателітним локусам, локалізованим у коротких плечах хромосом групи 2 гомеологів пшениці, виконаного з метою ідентифікації гена, який змінюється при зміні градації ознаки.

Матеріали і методи

Рослинний матеріал: амфідиплоїди Авротика (ААВВТТ), контрастні за ознакою воскової осуги: зелені Авротика 1 та Авротика 2 (без воскової осуги), зелено-блакитна Авротика 1 (колос без воскової осуги, листки з восковою осугою), блакитна Авротика 2 (з