

2. Zubo Y.O., Kusnetsov V.V. Application of run-on transcription method for studying the regulation of plastid genome expression // Russ. J. Plant Physiol. – 2008. – Vol. 55 – P. 114-122.

POTAPOVA T.V.^{1,2}, ZUBO Y.O.^{1*}, TARASENKO V.I.², NEVINSKY G.A.⁴, BÖRNER TH.¹, KONSTANTINOV Y.M.^{1,2,3}

¹*Institute for Biologie/Genetik, Humboldt-Universität zu Berlin, Chausseestr., 117 Germany, 10115, Berlin,*

²*The Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS Russia, 664033, Irkutsk, Lermontova st., 132, e-mail: yukon@sifibr.irk.ru*

³*The Irkutsk State University, Sukhe-Batar st., 5 Russia, 664033, Irkutsk*

⁴*The Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS Russia, 630090, Novosibirsk, Acad. Lavrent'ev Pr., 8*

* *Current address – Dartmouth College, 78 College st., Hanover, NH, 03755, USA*

STUDIES OF OXIDATIVE STRESS INFLUENCE ON MITOCHONDRIAL GENES TRANSCRIPTION IN ARABIDOPSIS THALIANA

Aims. The influence of oxidative stress on mitochondrial genes transcription in wild type Arabidopsis plants and XX2 line overexpressing AOX1a gene was studied. **Methods.** Transcriptional activity of mitochondrial genes was measured by run-on assays with mitochondria isolated from Arabidopsis plants treated by methylviologen (MV). **Results.** Treatment by methylviologen of wild type plants resulted in decrease of mitochondrial genes transcript level and MTR values. It was shown also that mitochondrial genes transcription rate in XX2 line plants was less sensitive to oxidative stress caused by MV in comparison to wild type plants.. **Conclusions.** The results obtained show the importance of *in organello* run-on transcription system in studies of physiological mechanisms of mitochondrial genes transcriptional regulation *in vivo*. **Key words:** mitochondrial genes transcription, oxidative stress, methylviologen.

СТЕГНИЙ В.Н.

Томский государственный университет

Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина 36, e-mail: stegniy@res.tsu.ru

ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ И АДАПТАЦИОННОЙ ЗНАЧИМОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ВИДОВЫХ ГЕНОМОВ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИИ

В селекционной работе нередко случаи, когда некоторые виды растений и животных, используемые как исходный материал, плохо реагируют на отбор по требуемым признакам и не проявляют необходимого уровня адаптивной генетической пластичности. Причиной этого могут быть разные обстоятельства и прежде всего особенности генетической конституции видов, используемых для селекции. Изучение генетических аспектов видообразования и адаптации, проводимое мной около 40 лет позволило выявить ряд генетических параметров, различающих эволюционно лабильные виды (генераторы видообразования) и виды, эволюционно консервативные (терминальные звенья филогенетических цепей) [1]. Для обоснования сути проблемы кратко рассмотрим характер эволюции эукариот.

Эволюционное развитие жизни на Земле

осуществлялось на основе выявленных Ламарком двух главных процессов: 1) повышения уровня организации (градация); 2) возникновения разнообразия типов организации на каждом уровне. Впоследствии Б. Ренш вертикальную эволюцию (градации) назвал *анагенезом*, а горизонтальную – *кладогенезом*, который связан с адаптивной радиацией. Дж. Хаксли добавил третье направление – *стагигенез* – явление эволюционной стабилизации, то есть сохранения неизменяющихся, персистирующих ветвей. Повышение уровня организации (*вертикальная эволюция*) и возникновение адаптивного разнообразия таксонов на каждом уровне (*горизонтальная эволюция*) имеют принципиальные различия по способу своего осуществления. Для вертикальной эволюции Э. Коп в 1896 году разработал правило неспециализированности предков: новые крупные таксономиче-

ские группы возникают из малоспециализированных «родительских» таксонов. Так, млекопитающие и птицы возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от примитивных малоспециализированных мелких рептилий; амфибии – от примитивных рыб (двоякодышащих); голосеменные растения – от неспециализированных папоротников; покрытосеменные – от неспециализированных голосеменных (беннетитовых). Отсутствие специализации определяет возможность возникновения принципиально новых приспособлений. Существует разделение на узкоспециализированные экологические ниши (стенобионтные виды) и на широкоспециализированные экологические ниши (эврибионтные виды). Величина ареалов и степень экологической пластичности видов являются параметрами узкоспециализированных и широкоспециализированных видов.

Интуитивно Э.Коп, и его последователи оценивают неспециализированность таксона как минимальную адаптированность к существующим условиям обитания и наличие преадаптивных потенций к принципиально новым средовым факторам, при этом разные органы и системы организма у таких форм не имели жестко коррелированных и координированных отношений. Непосредственно с правилом Копы связано правило прогрессирующей специализации Ш. Депере, которое гласит, что таксономическая группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации. Формы, вставшие на путь специализации, уже не возвращаются в исходное (малоспециализированное) состояние, но могут порождать новые виды с еще более увеличивающейся специализацией. Последние обычно формируются адаптивный генетический полиморфизм на генном и хромосомном уровне, который является средством сохранения их высочайшей эко-климатической эврибионтности на основе популяционно-генетического (видового) гомеостаза. Эти виды уже не способны к видообразованию (эволюционно консервативные) и представляют тупиковые (терминальные) формы как на пути горизонтальной эволюции, так и тем более – вертикальной. Вышеприведенные макроэволюционные правила (неспециализированности предков и прогрессирующей специализации) логически приводят нас к правилу необратимости эволюции Л. Долло, которое гласит: «организм (таксон) не может вернуться к состоянию предков, даже если он и окажется в аналогичных условиях». Понятие специализированности имеет

двойкий смысл: это и строение органов, это и степень общей приспособленности таксона.

Используя принцип точной реконструкции филогенеза, открытый Стертевантом и Добжанским в 30-х годах, позволил мне определить последовательность видов в филетических линиях. Направления видообразования оценивали на основе реконструкции филогенеза видовых комплексов в основном по фиксированным хромосомным инверсиям [2]. В основу метода положено допущение, что любая хромосомная инверсия уникальна по локализации точек разрывов на хромосоме и монофилитична по происхождению. Таким образом, если три вида различаются заходящими фиксированными инверсиями по какой-либо хромосоме, то можно провести реконструкцию связей этих видов и точно установить промежуточное звено в этой системе. Если же виды различаются заходящими инверсиями и по другим хромосомам кариотипа и реконструкция межвидовых связей по каждой хромосоме совпадает, то значительно увеличивается вероятность того, что данная филогенетическая система естественна. Базируясь на теории монофилетического происхождения локальных инверсионных перестроек, можно заключить, что если несколько видов идентичны по структуре какой-либо хромосомы, то эта структура является филогенетически исходной по сравнению с любой другой уникальной инверсионной формой. Такое положение согласуется с принципами филогении, разработанными Hening, позволяет оценить направление эволюции не только отдельных хромосом, но и целых видовых кариотипов. Хромосомный анализ малярных комаров, проведенный нами, позволил установить филогенетические связи видов, различающихся фиксированными инверсиями. В Палеарктике выявлено две группы гомосеквентных видов (имеющих идентичную структуру дисков политенных хромосом): это *labbranchiae* – *atroparvus* и *subalpinus* - *maculipennis*. Филогенетически исходным в палеарктическом комплексе *maculipennis* является один из видов группы *labbranchiae* - *atroparvus*. По данным межвидовой гибридизации и анализа структуры политенных хромосом, именно эта группа представляет собой связующее звено между палеарктической группой *maculipennis* и неарктической. Эволюционно лабильные виды (стволовые) биологи относят к малоспециализированным, а эволюционно консервативные – к высокоспециализированным, что имеет доказательную базу и соответствует правилу Э. Копы о мало- (или) неспециализированных предках и правилу Ш. Депере

о возрастающей специализации в ходе адаптивной эволюции таксона. Первые виды порождают кластеры дочерних, среди которых образуются широко адаптированные (эврибионтные), часто хромосомно-полиморфные (или полиплоидные) виды, терминирующие филогенетические цепи [3]. Видообразование в Палеарктике осуществлялось по двум филетическим линиям, причем его направление хорошо согласуется с характером современного распространения видов, которое, очевидно, отражает историю проникновения фауны *maculipennis* с запада на восток Палеарктики. *A. messeae*, занимая терминальное положение в филогении палеарктической группы *maculipennis*, обладает наибольшим инверсионным полиморфизмом и эколого-климатической пластичностью.

Отличия геномных характеристик эволюционно лабильных и консервативных видов вскрытые в настоящей работе касаются таксономических группировок разного уровня. Для семейств преобладают показатели числа и морфологии хромосом, для триб – показатели уровня рекомбинации, для родов и близкородствен-

ных видов – дубликации генома, различия по фиксированным хромосомным перестройкам, гетерохроматиновые модификации и хромосомно-мембранные отношения. Выявленные параметры структурно-функциональной организации генома у видов-генераторов видообразования и видов – инертных (консервативных) в плане видообразования характеризуют эволюционную гетеропотенцию видовых геномов и неравнозначность видов по отношению к естественному отбору. Первые – генерируют кластеры дочерних видов, вторые – создают видовую систему генетической адаптации (полиморфизма) и обычно терминируют филетические цепи. Эволюционно лабильные виды имеют сравнительно малые ареалы и узкую экологическую нишу (стенобионты), а эволюционно консервативные виды – большие ареалы (эврибионты). В нижеприведенной таблице отражены эволюционно значимые принципы организации видовых геномов, при этом степень отличий оценивается в сравнительном плане для конкретной группы родственных таксонов.

Параметры (показатели) геномной системы	Эволюционно лабильные видовые геномы	Эволюционно консервативные видовые геномы
Число и морфология хромосом	Большое число хромосом, преобладание акроцентриков	Меньшее число хромосом (редукция посредством робертсоновских слияний, преобладание мета- и субметацентриков)
Плоидность (уровень дубликации геномов)	Низкая	Высокая
Уровень рекомбинации	Высокий	Низкий
Количество межвидовых (фиксированных) хромосомных перестроек	Малое	Большое
Хромосомный (внутривидовой) полиморфизм по инверсиям, транслокациям, В-хромосомам	Низкий	Высокий
Гетерохроматин (организация и количество)	Локальный (концентрированный в хромоцентре, микрохромосомах, половых хромосомах), большое количество	Диспергированный по длине хромосом, малое количество (редукция)
Хромосомно-мембранные связи	Локально распределенные по ядру (наличие локального хромоцентра)	Распределение связей по оболочке ядра (диффузные хромоцентры)
Аллельный (генный) полиморфизм	Высокий	Низкий
Мобильные генетические элементы	Локализованы в микрохромосомах, половых хромосомах и центромерных районах	Диспергированы по длине хромосомных плеч

Таким образом, при эволюционном развитии таксона в горизонтальном направлении (кладогенез или адаптивная радиация) признаки малоспециализированности эволюционно лабильных видовых геномов при каждом шаге видообразования постепенно замещаются в процессе прогрессирующей специализации на признаки альтернативные (эволюционно консервативные), достигающие своего максимального выражения у терминальных видов: снижение числа акроцентриков (робертсоновские слияния), полиплоидизация, «диспергирование» гетерохроматина, резкое ограничение рекомбина-

ции, образование адаптивного инверсионного полиморфизма, расширение зон прикрепления хромосом к ядерной оболочке (консервация структуры ядра).

В селекционной работе следует отдавать предпочтение видам (среди близкородственной группы), имеющим следующие параметры: меньшее число хромосом, низкий уровень рекомбинации, высокий внутривидовой хромосомный полиморфизм, диспергированные по хромосомам гетерохроматин и мобильные генетические элементы, наличие диффузных хромосомных центров.

Литература

1. Стегний В.Н. Эволюционные потенции хромосомных и полиморфных видов // Фенетика популяций. – М: Наука, 1982. – С. 112-116.
2. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. – Томск: Изд-во Томского университета, 1991. – 136 с.
3. Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. – Новосибирск: – Изд-во Новосибирского университета, 1993. – 110 с.

STEGNIY V.N.

Tomsk State University

Russia, 634050, Tomsk, Lenin str. 36, e-mail: stegniy@res.tsu.ru

THE PRINCIPLES OF EVOLUTIONARY AND ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF THE ORGANIZATION OF SPECIES GENOMES AND THEIR USE IN SELECTION

Aims. The study of the genetic aspects of speciation and adaptation, which was conducted by me for about 40 years, revealed a number of genetic parameters that distinguish evolutionarily labile species (speciation generators) and evolutionary conservative species (terminal units phylogenetic chains). **Results.** Identified parameters of structural and functional organization of the genome in the generators speciation species and the inert (conservative) species in terms of speciation characterize evolutionary heteropotential species genomes and nonequivalence species in relation to natural selection, and probably to the artificial selection in breeding. **Conclusions.** In breeding work should be preferred species (among closely related groups), having the following parameters: a smaller number of chromosomes, low levels of recombination, high intraspecific chromosomal polymorphism, on chromosome heterochromatin dispersed and mobile genetic elements, the presence of diffuse chromocenters.

Key words: speciation, adaptation, selection, genome organization.

ТЕРНОВСЬКА Т.К., АНТОНЮК М.З. МАРТИНЕНКО В.С.

*Національний університет «Києво-Могилянська Академія» МОН України
Україна, 04070, Київ, вул. Г. Сковороди, 2, e-mail: tern@ukma.kiev.ua*

ГЕНИ – ПРОМОТОРИ ОСТИСТОСТІ У ГЕНОМАХ *TRITICINAE*

Остистість колоса м'якої пшениці контролюється генами *Hd* (4AS), *B1* (5AL) та *B2* (6BL), домінуючі алелі яких пригнічують розвиток остей [1]. У диплоїдних та тетраплоїдних пшениць остистість може домінувати над безостистістю [2] хоча гени-промотори остистості дотепер не

ідентифіковано. На егілопах різного геномного складу генетичний контроль ознаки не вивчено, хоча, судячи з фенотипу колосу, лише геном *T Aegilops mutica* містить ген(и)-інгібітор остистості, всі інші егілопси з геномами S, U, C, M характеризуються остистим колосом, хоча ступінь