

УДК 575.8:576.316

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ И ИХ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ БАЗОВОГО ЧИСЛА ХРОМОСОМ ГАПЛОИДНЫХ ГЕНОМОВ У РАЗНЫХ ТИПОВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

© 2013 г. А.И. Щапова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: shchapova@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 24 января 2013 г. Принята к публикации 1 февраля 2013 г.

В работе представлены результаты сравнительного анализа базовых чисел хромосом гаплоидных геномов у видов четырех отделов голосеменных растений (*Gymnospermae*), трех семейств покрытосеменных растений (*Anthophyta*), трех подклассов млекопитающих (*Mammalia*), различающихся по типу их жизненного цикла. Результаты проведенного анализа показали, что виды голосеменных и покрытосеменных растений с чередованием гапло-диплоидных фаз, спорической мейотической редукцией, гермафродитным определением пола и доминированием спорофита имеют малые базовые числа хромосом ($x = 7-14$), а большинство их видов являются полиплоидами.

Виды разных подклассов млекопитающих с доминированием спорофита, гаметической мейотической редукцией, раздельнополых с хромосомным наследованием пола существенно различаются по базовому числу хромосом. Виды *Monotremata* (яйцекладущие) имеют малое базовое число хромосом (5–6) и уровень плоидности $10x$, размах изменчивости среди видов *Marsupialia* (сумчатые) равен $x = 5-16$, а у *Euarchontoglires* (плацентарные) – $x = 3-51$. У сумчатых и плацентарных полиплоиды не обнаружены.

С помощью дифференциального окрашивания хромосом и различных методов флюоресцентной гибридизации хромосомоспецифических проб установлено, что эволюция базового числа хромосом у покрытосеменных растений сопровождалась неоднократной гибридизацией и полиплоидизацией малохромосомных видов с последующей дисплоидизацией посредством слияния негомологичных хромосом и реципрокных транслокаций. Полагают, что базовое число прародителя покрытосеменных видов не превышало 3–5 хромосом.

Результаты молекулярных и цитологических исследований у плацентарных и сумчатых видов млекопитающих показали, что изменение базовых чисел хромосом у них также происходило посредством слияний негомологичных хромосом и реципрокных транслокаций. Полагают, что базовое число хромосом прародителя плацентарных было в пределах $x =$ от 40 до 50, у сумчатых 16–20, а у яйцекладущих 5–6.

Наличие существенных различий базовых чисел хромосом у прародителей трех разных подклассов млекопитающих, разошедшихся в эволюции несколько десятков млн лет назад, позволяет предположить, что в эволюции базовых чисел хромосом у прародителей сумчатых и плацентарных имела место полиплоидия с последующей дисплоидией.

У проанализированных видов живых организмов установлена определенная взаимосвязь между типом их жизненного цикла и базовым числом хромосом.

Результаты проведенных исследований указывают на то, что основным фактором обнаруженных различий по базовому числу хромосом у проанализированных видов, различающихся по типу жизненного цикла, являются генетические различия их в определении пола, и значительно меньшее влияние на этот процесс оказывает продолжительность гапло-диплоидных фаз.

Ключевые слова: базовое число хромосом, гаплоидный геном, эволюция видов, жизненные циклы, типы мейотической редукции хромосом.

ВВЕДЕНИЕ

Полагают, что возраст Земли 4,5 млрд лет. На основании геологических исследований, связанных с формированием земной коры, и изменений климата, выделяют четыре эры: докембрий (начало которого 4,5 млрд лет назад), палеозой (590 млн лет), мезозой (248 млн лет) и кайнозой (65 млн лет) (Рейвн и др., 1990а, б).

Многие исследователи считают, что жизнь на Земле возникла в эру докембрия, самые ранние одноклеточные организмы (прокариоты) появились на Земле около 3,5 млрд лет назад и на протяжении 2 млрд лет они были единственной формой жизни, а эукариоты возникли значительно позже – только 1,5 млрд лет назад (Рейвн и др., 1990б). Полагают, что на протяжении довольно длительного периода первые эукариотические организмы были гаплоидными и размножались бесполом путем посредством митоза, а переход на гапло-диплоидную фазу жизненного цикла и связанное с этим возникновение мейоза и полового способа размножения произошло около 850 млн лет назад (Райков, 1978, 1982; Maguire, 1992; Богданов, 2003; Wilkins, Holliday, 2009).

Переключение с гаплоидной фазы жизненного цикла эукариот на диплоидную способствовало переходу на спорофитную фазу жизненного цикла, возникновению многоклеточных организмов, процессу дифференцировки клеток и формированию в последующие периоды геологических эр палеозоя и мезозоя огромно разнообразия форм живых организмов.

Однако многие вопросы, касающиеся происхождения хромосом, увеличения их числа, механизмов происхождения мейоза и полового способа размножения остаются мало исследованными. В настоящей статье предпринята попытка рассмотреть вопрос о взаимосвязи в эволюции разных видов живых организмов типа их гапло-диплоидного жизненного цикла и базового числа хромосом гаплоидного генома.

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ

Среди ныне живущих видов живых организмов выделяют жизненные циклы с зиготическим, гаметическим и спорическим мейозом (Рейвн и др., 1990а).

При зиготическом мейозе зигота делится мейотически, образуя четыре гаплоидные клетки, которые затем делятся митотически с образованием новых гаплоидных клеток или многоклеточной особи, которая в конечном итоге дает гаметы за счет дифференцировки отдельных клеток. При таком типе жизненного цикла доминирует гаметофит, а зигота является единственной диплоидной клеткой.

При гаметическом мейозе в результате мейотического деления диплоидного ядра образуются гаплоидные гаметы, которые, сливаясь, образуют диплоидную зиготу. При таком типе жизненного цикла доминирует спорофит, а гамета является единственной гаплоидной клеткой.

При спорическом мейозе спорофит (диплоидная особь) в результате мейоза образует гаплоидные споры, не функционирующие как гаметы, а делящиеся митотически. При этом возникают многоклеточные гаплоидные организмы (гаметофиты), формирующие в дальнейшем гаметы, которые сливаются с образованием диплоидных зигот, дающих начало диплоидным особям. Этот тип жизненного цикла назван «чередованием поколений».

Жизненные циклы, различающиеся по типу мейотической редукции числа хромосом диплоидного ядра, характеризуются различной продолжительностью гаплоидной и диплоидной фаз. У видов с зиготической редукцией мейотическое деление осуществляется сразу же при первом делении зиготы, а у видов с гаметическим мейозом все вегетативные стадии жизненного цикла диплоидны, а мейоз происходит с образованием гамет. У видов, характеризующихся чередованием гаплоидной и диплоидной фаз, мейоз занимает промежуточное положение в их жизненном цикле.

Зиготическая редукция является наиболее примитивной. В процессе эволюции видов происходило постепенное увеличение продолжительности диплофазы с переходом на спорическую, а затем на гаметическую мейотическую редукцию.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И РАЗНООБРАЗИЕ БАЗОВЫХ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ У ВИДОВ РАЗНЫХ ОТДЕЛОВ ЦАРСТВА PLANTAE

Виды царства *Plantae* характеризуются в основном жизненным циклом со спорической мейотической редукцией диплоидного ядра и чередованием гаплоидной и диплоидной фаз (Курсанов и др., 1966). Наиболее продолжительную гаплофазу имеют виды отдела *Bryophyta* (моховидные), несколько меньшую виды *Pterophyta* (папортники), и очень незначительную ее продолжительность виды отделов семенных растений. Покрытосеменные растения (*Anthophyta*) имеют только два митотических деления в микроспорогенезе, и три – в макроспорогенезе (Поддубная-Арнольди, 1964). Наиболее детально кариологически изучены виды 4 разных отделов голосеменных (*Gymnospermae*) и двух классов отдела покрытосеменных (*Anthophyta*).

Первые голосеменные появились в конце палеозойской эры примерно около 300 млн лет назад. В настоящее время насчитывают около 800 видов 15 разных семейств (Муратова, Круклис, 1988). Предполагают, что саговниковые являются самыми древними среди голосеменных, которые эволюционировали от древних видов папортниковых. Затем от общего древа голосеменных отошли гинкговые, хвойные и гнетовые.

Жизненные циклы голосеменных в основном сходны и представляют собой чередование гетероморфных поколений с крупными спорофитами и редуцированными гаметофитами, в их жизненном цикле преобладает диплофаза (Рейвн и др., 1990а).

Хромосомные числа изучены у 80 родов 15 семейств четырех отделов голосеменных. Достаточно полная сводка результатов этих исследований приведена в монографии Е.Н. Муратовой и М.В. Круклис (1988).

Большинство видов отдела саговниковые имеют гаплоидное число хромосом $x = 8$ при

размахе изменчивости по этому признаку $x = 8-14$, виды отдела гнетовые – имеют $x = 7$, а у видов отдела гинкговые гаплоидные числа хромосом пока не установлены.

Самым многочисленным из современных голосеменных является отдел хвойные, в который включено более 600 видов 60 родов 8 разных семейств. Гаплоидное число хромосом у большинства видов хвойных равно 12, однако встречаются виды с $x = 9, 10$ и 11, а также полиплоиды.

В итоге среди кариологически исследованных видов четырех разных отделов голосеменных, жизненные циклы которых характеризуются чередованием гапло-диплоидных поколений со спорической редукцией диплоидных клеток и доминированием спорофита, размах изменчивости по гаплоидному числу хромосом составил от $x = 7$ до $x = 14$. Среди видов отдельных родов обнаружены полиплоиды. Виды голосеменных растений в основном гермафродиты, половое размножение которых сопровождается регулярным мейозом и сингамией.

Среди современных растений значительное место по количеству видов и распространению их на всех континентах принадлежит покрытосеменным, которые возникли в первой половине мелового периода. Около 75 млн лет назад многие современные семейства и даже некоторые ныне живущие роды этого отдела растений уже существовали (Рейвн и др., 1990б). Многие исследователи считают, что покрытосеменные возникли из примитивных кустарниковых голосеменных.

Покрытосеменные (цветковые) отнесены к отделу *Anthophyta* и поделены на два класса: *Dicotyledones* (двудольные) и *Monocotyledones* (однодольные). Жизненные циклы всех видов этого отдела растений характеризуются изоморфным чередованием гапло-диплоидных фаз со спорической редукцией диплоидных клеток и доминированием спорофита. Половое размножение у многих сопровождается регулярным чередованием мейоза и сингамии. Виды с хромосомным наследованием пола очень редки, в основном доминируют гермафродиты. Среди полиплоидных видов встречаются апомикты, а многие обладают вегетативным способом размножения.

К настоящему моменту хромосомные числа определены у значительного числа видов цветковых растений. Наиболее полная сводка результатов этих исследований дана в монографии «Хромосомные числа цветковых растений», в которой приведены результаты исследований 35000 видов, относящихся к 272 семействам и 4669 родам, что составляет около 15 % мировой флоры (Болховских и др., 1969), а также в ряде других работ (Авдулов, 1931; Цвелев, 1976; Tzvelev, 1989).

Среди однодольных самым крупным по количеству родов растений и по числу видов является семейство злаковые (**Poaceae**), а у двудольных семейство сложноцветные (**Asteraceae**) и крестоцветные (**Brassicaceae**). Анализ результатов хромосомных чисел показал, что в семействе злаковых размах изменчивости по базовому числу составил от $x = 2$ до $x = 13$, при этом у большинства родов $x = 7$ (29,5 %) и 10 (31,9 %) большинство видов являются тетра- или гексаплоидами (Щапова, 2011).

Подобным разнообразием базовых чисел хромосом (x) характеризуются многие семейства двудольных цветковых растений, в том числе и **Asteraceae** и **Brassicaceae** (табл. 1).

На основании результатов молекулярных исследований с помощью RFLP (**restriction fragment length polymorphism**) проб ДНК риса у видов злаков, относящихся не только к разным родам, но и даже к разным подсемействам, были получены экспериментальные доказательства того, что эволюция гаплоидных геномов злаков является результатом неоднократной гибридизации предковых малохромосомных видов с последующими полиплоидизацией и дисплоидизацией, приводящими к уменьшению гаплоидного числа хромосом генома (Whitkus *et al.*, 1992; Moore *et al.*, 1995; Gaut, Doebley, 1997; Gomez *et al.*, 1998; Щапова, 2011).

Дисплоидия, приводящая к уменьшению базового числа хромосом гаплоидных геномов, обнаружена в семействе **Brassicaceae Burnett**. (Kowalski *et al.*, 1994; Lagercrantz, Lydiate, 1996; Yogeewaran *et al.*, 2005; Lysak *et al.*, 2006; Hipp, 2007; Guerra, 2008). Вначале с помощью RFLP проб ДНК в геноме *Brassica nigra* были обнаружены дубликации, локализованные на трех разных хромосомах гаплоидного набора (Lagercrantz, Lydiate, 1996). На основе этих результатов было сделано предположение, что гаплоидный геном этого вида произошел от гексаплоидного

Таблица 1

Разнообразие базового числа хромосом у разных родов трех семейств покрытосеменных растений

Базовое число хромосом	Семейство					
	Poaceae Barnh		Acteraceae Dumort		Brassicaceae Burnett	
	Количество родов	Доля родов, %	Количество родов	Доля родов, %	Количество родов	Доля родов, %
2	2	0,57	1	0,26	–	–
3	1	0,28	8	2,04	1	0,91
4	3	0,85	20	5,1	1	0,91
5	3	0,85	48	12,24	4	3,64
6	3	0,85	29	7,4	19	17,27
7	110	31,25	40	10,2	44	40
8	5	1,42	49	12,5	26	23,63
9	55	15,63	123	31,38	4	3,64
10	119	33,81	50	12,76	2	1,8
11	7	1,99	20	5,1	9	8,18
12	41	11,65	4	1,02	–	–
13	3	0,85	–	–	–	–
Итого	352	100	392	100	110	100

предка. В дальнейшем анализ генетических карт *B. nigra* ($n = 8$), *B. oleracea* ($n = 9$) и *B. rapa* ($n = 10$), полученных с помощью RFLP-проб, показал наличие различий между кариотипами этих видов по числу перестроек хромосом. Результаты этого исследования было подтверждено происхождение их от прародителя с $n = 6$.

Сравнительный анализ генетических карт *Brassica oleracea* и *Arabidopsis thaliana*, полученных с помощью RFLP-проб, показал, что кариотипы этих видов, принадлежащих к разным родам одного и того же семейства растений, в процессе дивергенции подверглись интенсивному процессу структурных перестроек хромосом (Kowalski *et al.*, 1994). При наличии различий между геномами этих видов по 17 разным транслокациям и 9 инверсиям 11 консервативных районов остались подобными. Авторами сделано также заключение о том, что *A. thaliana* ($n = 5$) является палеополиплоидом, и что базовое число хромосом прародителя менее пяти, а возможно, и трем или четырем.

Сравнительный анализ геномов *Arabidopsis thaliana* и *Brassica nigra* с использованием 160 фрагментов ДНК *Arabidopsis thaliana* подтвердил, что современные диплоидные виды *Brassica* произошли от гексаплоидного прародителя, и что гаплоидный геном *Arabidopsis thaliana* подобен по структуре гипотетическому гексаплоиду.

С помощью 432 EST-маркеров установлено, что геном *Arabidopsis thaliana* ($n = 5$) отличается от *Arabidopsis lyrata* ($n = 8$) 10 разными перестройками, и сделано заключение о том, что *A. thaliana* ($n = 5$) произошел от предкового генома $n = 8$, а от него произошли *A. capsella* и *A. lyrata* ($n = 8$) (Yogeeswaran *et al.*, 2005).

Эволюция базового числа хромосом гаплоидных геномов видов *Arabidopsis*, *Brassica* и других родственных им родов растений изучена с помощью других молекулярных методов, в результате которых подтверждено, что кариотипы *A. thaliana* ($2n = 10$) и родственных ему видов с $2n = 12$ и $2n = 14$ произошли от предкового кариотипа с $2n = 16$ (Lysak *et al.*, 2006). Таким образом, установлено, что дисплоидия базового числа хромосом у этих видов произошла вследствие слияния акроцентрических хромосом, перичентрических инверсий, реципрокных транслокаций и эли-

минаций микрохромосом. При этом полагают, что дивергенция видов *Brassica* и *Arabidopsis* произошла около 10 млн лет назад (Bennetzen, Freeling, 1997). Предполагают также, что разнообразие хромосомных чисел гаплоидных геномов в других семействах покрытосеменных растений является следствием дисплоидии (Hipp, 2007; Guerra, 2008).

Таким образом, голосеменные и покрытосеменные растения, характеризующиеся чередованием гапло-диплоидных фаз в жизненном цикле с доминированием спорофита и преимущественно гермафродитным определением пола, имеют малое базовое число хромосом гаплоидного генома, а многие из них являются полиплоидами.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И РАЗНООБРАЗИЕ ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЕЛ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Первые млекопитающие появились еще в мезозое (248 млн лет назад), а в палеоцене и эоцене кайнозойской эры существовали уже виды разных семейств (Рейвн и др., 1990б). Полагают, что темпы эволюции их в разное геологическое время были неодинаковы.

Класс млекопитающих (Mammalia Linnaeus) подразделяют на 3 подкласса: 1) яйцекладущие (Prototheria Gill), 2) сумчатые (Metatheria) и 3) плацентарные (Eutheria) (Соколов, 1973). Яйцекладущие являются более ранним ответвлением от остальных видов млекопитающих (170 млн лет назад), а сумчатые дивергировали около 130 млн лет назад (De Leo *et al.*, 1999).

Млекопитающие характеризуются разнополым способом размножения с хромосомным наследованием пола, гаметической редукцией диплоидных клеток и доминированием спорофита. Гаплоидная клетка, образующаяся в результате мейоза, не претерпевает последующего митотического деления, а является единственной гаплоидной клеткой в жизненном цикле, которая превращается в гамету с последующей сингамией (Голиченков и др., 2004).

Подсчет чисел хромосом произведен у большого числа видов млекопитающих. Подробная сводка результатов этих исследований приведена в монографии «Atlas of Mammalian chromosomes» под редакцией S.J. O'Brien,

J.C. Menninger, W.G. Nash (2006). Большой вклад в исследование кариотипов млекопитающих внесен А.С. Графодатским с соавт. (Graphodatsky *et al.*, 2000a, b).

У Prototheria подсчет чисел хромосом произведен у трех видов из отряда Monotremata: двух видов *Tachyglossus aculeatus* и *Zaglossus bruijnii* из семейства ехидн (Tachyglossidae) и одного вида *Ornithorhynchus anatinus* из семейства утконосов (Ornithorhynchidae). В результате проведенных исследований установлено, что самки и самцы утконоса имеют одинаковое число хромосом $2n = 52$, а у ехидны $2n = 64$ у самок и $2n = 63$ у самцов. Цитологические исследования показали, что в эволюции кариотипов видов ехидн и утконоса имела место полиплоидия (Grutzner *et al.*, 2004; Rens *et al.*, 2004). Кариотип самца утконоса содержит 42 аутосомы + 5X + 5Y, а кариотип самца ехидны 54 аутосомы + 5X + 4Y. В мейозе утконоса формируется мультивалентное кольцо из 8–10 половых хромосом, а у ехидны – из 9. В анафазе I мейоза X-хромосомы отходят к одному полюсу, а Y-хромосомы – к противоположному.

В результате цитологических исследований установлено также, что эволюция кариотипов видов подкласса Monotremata сопровождалась не только полиплоидией, но и дисплоидией. Оказалось, что виды семейств Tachyglossidae и Ornithorhynchidae, разошедшиеся в эволюции друг от друга около 20–45 млн лет назад, различаются по числу аутосом. Гаплоидный набор аутосом у утконосов на 6 хромосом меньше, чем у ехидн. Наличие 5 пар половых хромосом у этих видов указывает на пятикратное увеличение числа хромосом у исходного прародительского вида.

Сумчатых насчитывают около 301 вида 22 семейств 7 разных отрядов (Rens *et al.*, 2003; O'Brien *et al.*, 2006). Хромосомные числа определены у 58 видов 18 семейств из 7 отрядов. Размах изменчивости по диплоидному числу хромосом составил от $2n = 10–32$ ($x = 5–16$). При этом у 25 видов из 6 разных отрядов $2n = 14$.

В результате проведенных исследований с использованием различных молекулярных методов были изучены кариотипы с $2n = 14$ не только из разных семейств, но и из разных отрядов (De Leo *et al.*, 1999). На основании этих результатов было сделано предположение,

что прародительский геном сумчатых имел $2n = 14$. Однако в дальнейшем в результате сравнительного исследования с помощью молекулярных методов (reciprocal chromosome painting) структуры кариотипов у 7 видов из 6 семейств 3 разных отрядов с числами хромосом $2n = 12, 14, 16, 18, 20$ и 32 была установлена локализация всех 15 консервативных блоков *Aepyprymnus rufescens* на хромосомах остальных 6 видов (Rens *et al.*, 1999, 2001, 2003). При этом было обнаружено, что виды, имеющие одинаковое базовое число хромосом, существенно различаются по характеру хромосомной локализации консервативных блоков.

Результатами этих исследований был поставлен под сомнение вывод о прародительском геноме сумчатых с $2n = 14$, а также экспериментально доказано, что в эволюции кариотипов сумчатых имело место уменьшение базового числа хромосом гаплоидных геномов в результате структурных перестроек. У видов сумчатых обнаружено несколько различных вариантов по набору половых хромосом у особей мужского пола (XY, XY1Y2, X1X2Y). У ныне существующих видов сумчатых полиплоиды не обнаружены.

Кариотипы наибольшего числа видов изучены у плацентарных животных. Так, например, у отряда приматов (Primates) определены хромосомные числа у 77 видов 13 семейств (табл. 2). Размах изменчивости диплоидного числа

Таблица 2

Разнообразие базового числа хромосом у разных отрядов плацентарных млекопитающих

Наименование отрядов	Количество		Размах изменчивости чисел хромосом
	семейств	видов	
Primates	13	77	10–40
Rodentia	19	209	9–51
Carnivora	10	110	15–39
Chiroptera	13	140	7–31
Artiodactyla	10	110	3–37
Perissodactyla	3	15	22–42
Итого	68	661	3–51

хромосом у видов данного отряда составил $2n = 20-80$ ($x = 10-40$). При этом у 56 видов $2n = 42-54$, у 5 – $2n = 20-38$, а у 16 – $2n = 58-80$. Виды с малым диплоидным числом хромосом $2n = 20-38$ обнаружены только в семействе Megaladapidae (лемуры), а наибольшее число хромосом обнаружено у видов семейства Cercopithecidae (мартышки) $2n = 60-72$ и у двух видов семейства Tarsiidae (долгопяты) $2n = 80$; у гориллы и шимпанзе $2n = 48$, а у человека $2n = 46$.

Наибольший размах изменчивости обнаружен у отряда грызунов (Rodentia). Среди 209 изученных видов 19 разных семейств имеют $2n = 18-102$ ($x = 9-51$). Значительное разнообразие хромосомных чисел обнаружено и среди видов Carnivora ($2n = 30-78$), Chiroptera ($2n = 14-62$), Artiodactyla ($2n = 6-74$) и Perisodactyla ($2n = 44-84$). Среди 661 вида из 68 разных семейств 6 отрядов плацентарных млекопитающих разнообразие по числу хромосом составило $2n = 6-102$ ($x = 3-51$). Полиплоидных видов не обнаружено, наибольшее число видов имеют $2n = 36-54$ ($x = 18-27$).

В результате использования методов Zoo-FISH (fluorescence *in situ* hybridization), FACS (fluorescence activated cell sorting) и ДНК проб от индивидуальных хромосом установлено, что обнаруженное разнообразие кариотипов у видов отряда приматов по диплоидному числу хромосом является следствием различных структурных перестроек хромосом (O'Brien *et al.*, 2006).

Разнообразие хромосомных чисел ($2n = 42, 44, 50, 52$) у видов семейства Hylobatidae оказалось следствием около 33 различных транслокаций. Кариотип *Hylobates syndactylus* ($2n = 50$) содержит 16 независимых транслокаций, а *Hylobates lar* ($2n = 44$) 14 транслокаций.

Большое разнообразие структурных перестроек хромосом обнаружено и у видов остальных семейств. Различные транслокации хромосом, приводящие к изменению числа хромосом, обнаружены и у видов семейства Lemuridae ($2n = 44, 60$), Megaladapidae ($2n = 20, 26, 34$) и Cebidae ($2n = 16-62$). В результате проведенных исследований установлено, что разнообразие хромосомных чисел у отряда Primates $2n = 20-80$ есть следствие реципрокных транслокаций и Робертсоновских слияний между негомологичными хромосомами.

Сравнительное исследование кариотипов с использованием различных методов флюоресцентной *in situ* гибридизации и G-banded дифференциального окрашивания хромосом проведено у трех видов семейства Canidae и одного вида семейства Mustelidae отряда Carnivora (Graphodatsky *et al.*, 2000a, b). Среди этих видов самое большое число хромосом у *Canis familiaris* $2n = 78$, а самое малое у *Vulpes vulpes* $2n = 34$ и *Alopex lagopus* $2n = 50$. *Mustela vison* из семейства Mustelidae также содержит малое диплоидное число хромосом $2n = 30$.

Для определения степени гомологии геномов этих видов были взяты 42 консервативные пробы от индивидуальных хромосом собаки *Canis familiaris*. В результате гибридизации этих проб на дифференциально окрашенные метафазные хромосомы остальных трех видов была установлена гомология их геномов, указывающая на единое происхождение этих видов, которые дивергировали от общего предка около 10 млн лет назад. При этом было обнаружено, что все 42 консервативных блока от *Canis familiaris* локализируются на хромосомах *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus* и *Mustela vison*, которые в отличие от собаки имеют двуплечие хромосомы и значительно меньшее их число. Однако по характеру локализации этих блоков они существенно различаются. На основании полученных результатов авторами сделано предположение, что уменьшение гаплоидного числа хромосом у данных видов могло быть следствием слияний негомологичных хромосом в различных комбинациях и что слияние хромосом является основным механизмом в эволюции кариотипов у Canids, приводящим к уменьшению числа хромосом (Graphodatsky *et al.*, 2000b).

С помощью флюоресцентной гибридизации хромосомоспецифичных проб видов *Tamias sibiricus*, *Castor fiber* и человека изучена гомология геномов 8 видов отряда Rodentia и 6 видов отряда Lagomorpha (Beklemisheva *et al.*, 2011). Рядом других исследователей также сделан вывод о том, что тандемные слияния и реципрокные транслокации являются основными преобразованиями хромосом в эволюции кариотипов Rodentia, приводящими не только к структурным преобразованиям отдельных хромосом, но и к изменению их базового числа (Matsubara *et al.*, 2003; Rambau, Robinson, 2003).

Подобные результаты получены при исследованиях степени гомологии геномов с помощью флюоресцентной *in situ* гибридизации хромосомо-специфичных проб и дифференциального окрашивания хромосом у видов Chiroptera (Volleth *et al.*, 2001, 2002; Kulemzina *et al.*, 2011a), Perissodactyla (Trifonov *et al.*, 2003), Cetartiodactyla (Kulemzina *et al.*, 2011b).

В результате проведенных исследований установлено, что у плацентарных млекопитающих с гаметической мейотической редукцией и хромосомным наследованием пола размах изменчивости по базовому числу хромосом составил $x = 3-51$, а у большинства видов $x = 16-30$. Виды с полиплоидным числом хромосом не обнаружены. Сравнительные исследования кариотипов различных отрядов плацентарных млекопитающих с использованием флюоресцентной гибридизации хромосомо-специфичных проб показали наличие гомологии их геномов, а имеющиеся разнообразие их базовых чисел хромосом гаплоидных геномов является в основном следствием слияний и реципрокных транслокаций.

Размах изменчивости по базовому числу хромосом у сумчатых видов, отделившихся от общего древа млекопитающих около 130 млн лет назад, составил $x = 5-16$. При этом среди 58 цитологически изученных видов у 25 из них $x = 7$. Сумчатые, как и плацентарные, характеризуются хромосомным определением пола и гаметофитной мейотической редукцией. Полиплоиды у видов этого подкласса не обнаружены.

С помощью молекулярных методов установлено, что уменьшение гаплоидного числа хромосом у видов данного подкласса млекопитающих является следствием слияний негомологичных хромосом и реципрокных транслокаций. Результаты проведенных исследований указывают также на то, что базовое число хромосом у прародителя сумчатых было значительно меньшим, чем у плацентарных млекопитающих, отошедших от общего древа около 130 млн лет назад.

В результате проведенных исследований установлено также, что эволюция кариотипов видов яйцекладущих млекопитающих с хромосомным определением пола и гаметической мейотической редукцией, отошедших от общего

древа млекопитающих около 170 млн лет назад, сопровождалась неоднократной полиплоидизацией и дисплоидизацией малохромосомных прародительских видов с $x = 5-6$. Наличие 5 пар половых хромосом поддерживается у них на протяжении длительного периода эволюции благодаря наличию реципрокных транслокаций между половыми хромосомами, обуславливающих образование в мейозе кольца из 9–10 половых хромосом и регулярное расхождение их в МI мейоза.

ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнительном анализе кариотипов разных видов живых организмов установлена определенная взаимосвязь между типом их жизненного цикла и базовым числом хромосом гаплоидного генома.

Оказалось, что виды голосеменных и покрытосеменных растений с чередованием гаплоидных поколений в их жизненном цикле со спорической мейотической редукцией имеют малые базовые числа хромосом гаплоидных геномов ($x = 2-14$). Размах изменчивости базовых чисел хромосом среди проанализированных видов млекопитающих с доминированием спорифита в их жизненном цикле и гаметической редукцией хромосом клеточного ядра оказался значительно большим ($x = 3-51$). При этом среди проанализированных видов трех разных подклассов млекопитающих обнаружены существенные различия по базовому числу хромосом. Виды подкласса Monotremata (яйцекладущие) имеют малое базовое число хромосом ($x = 5-6$). Среди видов подкласса Marsupialia (сумчатые) размах изменчивости по базовому числу хромосом составил $x = 5-16$, а разнообразие базовых чисел хромосом у видов 6 различных отрядов подкласса Euarchontoglires (плацентарные) $x = 3-51$, у большинства из них $x = 16-30$.

С помощью дифференциального окрашивания хромосом и различных методов флюоресцентной гибридизации хромосомо-специфичных проб установлено, что эволюция базового числа хромосом у покрытосеменных растений сопровождалась неоднократной гибридизацией и полиплоидизацией малохромосомных видов с последующей дисплоидизацией посредством слияний негомологичных хромосом и реци-

прокных транслокаций. Полагают, что базовое число прародителя покрытосеменных видов не превышало 3–5 хромосом.

В результате различных методов дифференциального окрашивания хромосом и флюоресцентной *in situ* гибридизации хромосомспецифичных проб установлено также, что у плацентарных и сумчатых видов млекопитающих изменения базовых чисел хромосом в сторону их уменьшения происходило также посредством слияний негомологичных хромосом и реципрокных транслокаций. Полагают, что базовое число хромосом прародителя плацентарных видов было в пределах 40–50, а у сумчатых 16–20.

Цитологические исследования показали также, что эволюция кариотипов видов яйцекладущих, отошедших от общего древа млекопитающих около 170 млн лет назад, сопровождалась не только полиплоидией, но и дисплоидией. Увеличение базового числа хромосом у прародителей сумчатых и плацентарных по сравнению с яйцекладущими, возможно, является также результатом полиплоидии.

Жизненные циклы семенных видов растений и млекопитающих различаются не только по продолжительности гапло-диплоидных фаз, но и по генетическому контролю пола.

Виды голосеменных и покрытосеменных растений в основном гермафродиты (Львова, 1963). Раздельнополюе с хромосомным определением пола среди видов растений крайне редки, а многие растения, относящиеся к категории двудомных, являются на самом деле мутантными формами гермафродитов. Среди млекопитающих преобладают раздельнополюе с хромосомным определением пола (O'Brien *et al.*, 2006).

Результаты сравнительного анализа жизненных циклов и разнообразия хромосомных чисел у разных типов живых организмов показали наличие взаимосвязи между ними. Семенные растения со спорической мейотической редукцией, чередованием гапло-диплоидных фаз жизненного цикла и гермафродитным определением пола имеют малые базовые числа хромосом гаплоидных геномов и большое число полиплоидных видов. Плацентарные и сумчатые млекопитающие с гаметической мейотической редукцией, раздельнополюе с хромосомным

определением пола имеют значительно большее разнообразие базовых чисел хромосом, чем у высших растений, при отсутствии среди них полиплоидов.

На основании имеющихся данных сделано заключение о том, что обнаруженные различия по размаху изменчивости базовых чисел хромосом у семенных растений и млекопитающих в основном обусловлены генетическими различиями в определении пола: раздельнополюе с хромосомным его определением у млекопитающих и обополюе с гермафродитным типом у семенных растений. И значительно меньшее влияние на этот процесс оказывает продолжительность гапло-диплоидных фаз.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н.П. Кариосистематическое исследование семейства злаков // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Приложение 44 Л.: ВАСХНИЛ. Ин-т растениеводства, 1931. 428 с.
- Богданов Ю.Ф. Изменчивость и эволюция мейоза // Генетика. 2003. Т. 39. № 4. С. 453–473.
- Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А.Н. Федорова. Л.: Наука, 1969. 920 с.
- Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология. М.: Издат. центр «Академия», 2004. 224 с.
- Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Раздорский В.Ф., Уранов А.А. Анатомия и морфология растений. Т. 1. М.: Просвещение, 1966. 423 с.
- Львова И.Н. Пол у растений. М.: Изд-во МГУ, 1963. 56 с.
- Муратова Е.Н., Круклис М.В. Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука, 1988. 120 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с.
- Райков И.Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978. 327 с.
- Райков И.Б. Новые данные о мейозе у простейших // Генетика, биохимия и цитология мейоза. М.: Наука, 1982. С. 75–80.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т. 1. М.: Мир, 1990а. 347 с.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т. 2. М.: Мир, 1990б. 344 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1973. 432 с.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 788 с.
- Шапова А.И. Эволюция базового числа хромосом в семействе злаковых (*Poaceae Barnh.*) // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 4. С. 769–780.
- Atlas of Mammalian Chromosomes/Eds. S.J. O'Brien, J.C. Menninger, W.G. Nash. Willey and Sons, 2006. 714 p.
- Beklemisheva V.R., Romanenko S.A., Biltueva L.S. *et al.* Reconstruction of karyotype evolution in core Glires. I. The

- genome homology revealed by comparative chromosome painting // *Chromosome Res.* 2011. V. 19. P. 549–565.
- Bennetzen J.L., Freeling M. The unified glass genome: synergy in synteny // *Genome Res.* 1997. V. 7. P. 301–306.
- De Leo A.A., Guedelha N., Toder R. *et al.* Comparative chromosome painting between marsupial order: relationships with a $2n = 14$ ancestral marsupial karyotype // *Chromosome Res.* 1999. V. 7. P. 509–517.
- Gaut B.S., Doebley J.F. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1997. V. 94. P. 6808–6814.
- Gomez M.I., Islam-Faridi M.N., Zwick M.S. *et al.* Tetraploid nature of *Sorghum bicolor* (L.) Moench // *J. Hered.* 1998. V. 89. P. 188–190.
- Graphodatsky A.S., Yang F., O'Brien P.C.M. *et al.* A comparative chromosome map of the Arctic fox, red fox and dog defined by chromosome painting and high resolution G-banding // *Chromosome Res.* 2000a. V. 8. P. 253–263.
- Graphodatsky A.S., Yang F., Serdukova N. *et al.* Dog chromosome-specific paints reveal evolutionary inter- and intrachromosomal rearrangements in the American mink and human // *Cytogenet. Cell Genet.* 2000b. V. 90. P. 275–278.
- Grutzner F., Rens W., Tsend-Ayush F. *et al.* In the platypus a meiotic chain of ten chromosomes shares genes with the bird Z and mammal X chromosomes // *Nature.* 2004. V. 432. P. 913–917.
- Guerra M. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implication // *Cytogenet. Genome Res.* 2008. V. 120. P. 339–350.
- Hipp A.I. Non uniform processes of chromosome evolution in sedges (Carex: Cyperaceae) // *Evolution Int. J. Org. Evol.* 2007. V. 61. P. 2175–2199.
- Kowalski S.P., Lan Tien-Hung, Feldmann K.A., Paterson A.H. Comparative mapping of *Arabidopsis thaliana* and *Brassica oleracea* chromosomes reveals islands of conserved organization // *Genetics.* 1994. V. 138. P. 499–510.
- Kulemzina A.I., Nie W., Trifonov V.A. *et al.* Comparative chromosome painting of four Siberian Vespertilionidae species with *Aselliscus stoliczkanus* and Human probes // *Cytogenet. Genome Res.* 2011a. V. 134. P. 200–205.
- Kulemzina A.I., Yang F., Trifonov V.A. *et al.* Chromosome painting in Tragulidae facilitates the reconstruction of Ruminantia ancestral karyotype // *Chromosome Res.* 2011b. V. 19. P. 531–539.
- Lagercrantz U., Lydiate D.J. Comparative genome mapping in Brassica // *Genetics.* 1996. V. 144. P. 1903–1910.
- Lysak M.A., Berr A., Pecinka A. *et al.* Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2006. V. 103. P. 5224–5229.
- Maguire M.P. Evolution of meiosis // *J. Theor. Biol.* 1992. V. 154. P. 43–55.
- Matsubara K., Nishida-Umehara C., Kuroiwa A. *et al.* Identification of chromosome rearrangements between the laboratory mouse (*Mus musculus*) and the Indian spiny mouse (*Mus platythrix*) by comparative FISH analysis // *Chromosome Res.* 2003. V. 11. P. 57–64.
- Moore G., Devos K.M., Wang Z., Gale M.D. Grasses, line up and form a circle // *Curr. Biol.* 1995. V. 5. P. 737–739.
- O'Brien S.J., Menninger J.C., Nash W.G. Atlas of Mammalian Chromosomes // Canada: WILEY-LISS. 2006. P. 714.
- Rambau R.V., Robinson T.J. Chromosome painting in the African four-striped mouse *Rhabdomys pumili*: Detection of possible murid specific contiguous segment combination // *Chromosome Res.* 2003. V. 11. P. 91–98.
- Rens W., O'Brien P.C.M., Yang F. *et al.* Karyotype relationships between four distantly related marsupials revealed by reciprocal chromosome painting // *Chromosome Res.* 1999. V. 7. P. 461–474.
- Rens W., O'Brien P.C.M., Yang F. *et al.* Karyotype relationships between distantly related marsupials from South America and Australia // *Chromosoma.* 2001. V. 9. P. 301–308.
- Rens W., O'Brien P.C.M., Graves J.A.M., Ferguson-Smith M.A. Localization of chromosome regions in potoroo nuclei (Potorous tridactylus Marsupialia: Potoroinae) // *Chromosoma.* 2003. V. 112. P. 66–76.
- Rens W., Grutzner R., O'Brien P.C.M. *et al.* Resolution and evolution of the duck-billed platypus karyotype with an X1Y1X2Y2X3Y3X4Y4X5Y5 male sex chromosome constitution // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2004. V. 101. P. 16257–16261.
- Trifonov V., Yang F., Ferguson-Smith M.A., Robinson T.J. Cross-species chromosome painting in the Perissodactyla: Delimitation of homologous regions in Burchells zebra (*Equus burchelli*) and the white (*Ceratotherium simum*) end black rhinoceros (*Diceros bicornis*) // *Cytogenet. Genome Res.* 2003. V. 1003. P. 104–110.
- Tzvelev N.N. The system of grasses (Poaceae) and their evolution // *Bot. Rev.* 1989. V. 55. P. 141–204.
- Volleth M., Bronner G., Go'pfer M.C. *et al.* Karyotype comparison and phylogenetic relationships of Pipistrellus-like bats (Vespertilionidae; Chiroptera; Mammalia) // *Chromosome Res.* 2001. V. 9. P. 25–46.
- Volleth M., Heller K.-G., Pfeiffer R.A., Hameister H. A comparative ZOO-FISH analysis in bats elucidates the phylogenetic relationships between Megachiroptera and five Microchiropteran families // *Chromosome Res.* 2002. V. 10. P. 477–497.
- Whitkus R., Doebley J., Lee M. Comparative genome mapping of sorghum and maize // *Genetics.* 1992. V. 132. P. 1119–1130.
- Wilkins A.S., Holliday R. The evolution of meiosis from mitosis // *Genetics.* 2009. V. 181. P. 3–12.
- Yogeewaran K., Frary A., York T.L. *et al.* Comparative genome analyses of *Arabidopsis* ssp.: Inferring chromosomal rearrangement events in the evolutionary history of *A. thaliana* // *Genome Res.* 2005. V. 15. P. 505–515.

THE DIVERSITY OF LIFE CYCLES AND THEIR ROLE IN THE EVOLUTION OF BASIC CHROMOSOME NUMBERS IN VARIOUS ORGANISMS

A.I. Shchapova

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: shchapova@bionet.nsc.ru

Summary

Basic chromosome numbers are compared among species of four gymnosperm divisions, three Anthophyta families, and three Mammalia subclasses, with different life cycle types. Gymnosperm and angiosperm species characterized by alternation of haploid and diploid phases, sporic meiotic reduction, hermaphroditism, and sporophyte predominance have small basic chromosome numbers (BCNs): $x = 7$ to 14, and most of their species are polyploids. Species of various mammal subclasses, with sporophyte predominance gametic meiotic reduction, dioecious, and characterized by a chromosomal sex-determination system broadly vary in BCN. Monotremata species (oviparous) have small BCNs and ploidy levels $10x$. The BCN variability among marsupials is $x = 5$ to 16, and in Euarchontoglires (placentals) $x = 3$ to 51. No polyploids have been found among marsupials or placentals.

Data on chromosome banding and various kinds of fluorescence hybridization of chromosome-specific probes indicate that the BCN evolution in angiosperms was accompanied by repeated crosses and polyploidization of species with few chromosomes followed by dysploidization by means of conjugation of nonhomologous chromosomes and reciprocal translocations. It is believed that the BCN of the placental ancestor was $x = 40-50$; of the marsupial ancestor, 16–20; and of oviparous mammals, 5–6. The significant difference among BCNs of the ancestors of the three mammal subclasses, which diverged tens of millions of years ago, suggests that the evolution of BCNS in the ancestors of marsupials and placentals involved polyploidy followed by dysploidy.

The species analyzed demonstrate a correlation between life cycle type and BCN.

The results indicate that the genetic difference in sex determination systems were the main cause of BCN variation in the species analyzed, differing in life cycle type. The lengths of the haploid and diploid phases are of minor significance.

Key words: basic chromosome number, haploid genome, species evolution, life cycles, types of meiotic chromosome reduction.