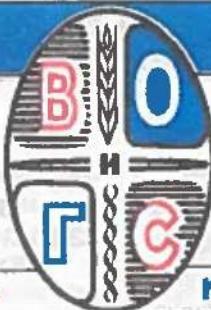


информационный

ВЕСТИК

ВАВИЛОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ГЕНЕТИКОВ



№ 16. март 2001

ВОГиС

И СЕЛЕКЦИОНЕРОВ

Новосибирск, Россия

Одним из отрицательных последствий роста народонаселения земного шара и научно-технического прогресса является существенное увеличение давления на природную среду, приводящее к дестабилизации и деструктуризации естественных экосистем: изменению численности видов животных, растений и микроорганизмов, разрушению сложившихся связей между ними, фрагментации и уменьшению многих популяций и целых биомов, происходящих в больших масштабах и с высокой скоростью, т.е. в конечном счете – к неуклонно развивающемуся глобальному процессу обеднения биоты, отрицательным последствиям которого может стать нарушение циклов естественного круговорота вещества и устойчивости биосферы. Повсеместной реальностью сеаодняшнего дня является и безграмотная хищническая эксплуатация природных ресурсов планеты, что также является мощнейшим дополнительным фактором нарушения биологического равновесия. Налицо противоречие между эффективностью хозяйственной деятельности и экологическими последствиями этой деятельности в результате недальновидной политики природопользования. Создавшаяся ситуация, по существу, ставит человечество на грани экологической катастрофы, угрожающей самому факту существования биосферы и человека как биологического вида, и с неизбежностью приводит проблему сохранения мирового биоразнообразия из разряда чисто академических в разряд научно-практических, придавая ей ярко выраженный социально-экономический аспект.

Конференция ООН по окружающей среде и развитию, состоявшаяся в июне 1992 года в Рио-де-Жанейро, констатировала безальтернативность пути развития цивилизации на основе баланса между негативными последствиями социально-экономического прогресса, с одной стороны, и сохранением и воспроизведением биологического разнообразия – с другой. Концепция поддержания экологического равновесия и устойчивого развития легла в основу природоохранной политики большинства развитых стран. В 1995 году Россияratифицировала Конвенцию по биоразнообразию и взяла на себя обязательства обеспечить должный уровень защиты окружающей среды на своей территории.

Очевидно, что реализация концепции устойчивого развития может быть осуществлена лишь на основе экосистемного подхода к использованию природных ресурсов и применения оптимальных природоохранных технологий, что в свою очередь требует глубокого понимания механизмов функционирования природных экосистем, а также разработки глобальных и национальных стратегий охраны природы и природопользования.

СЕГОДНЯ В НОМЕРЕ:

1. Концепция изучения биоразнообразия и динамики экосистем Северной Евразии в рамках международного сотрудничества
2. Регуляторные контуры генетических систем: принципы организации и эволюции
3. Вспышки мутаций и транспозоны в природных популяциях *Drosophila melanogaster*
4. Природные гибридные зоны как источник генетической изменчивости
5. Цитогенетическая подразделенность *Chironomus plumosus* в Палеарктике и поток генов между природными популяциями
6. Эволюция хромосом обыкновенной бурозубки (*Sorex agaleus*, *Soricidae*, *Lipotyphla*) в Сибири и на Южном Урале
7. Профессору В.А.Берестову – 70 лет



НАШ АДРЕС
в сети INTERNET
<http://wwwicg.bionet.nsc.ru/vogis/>

В силу своего географического положения в центре Евразии и размеров территории Сибирь имеет колоссальное влияние на экологическую обстановку планеты. Сибирский регион характеризуется широчайшим спектром ландшафтно-географических зон, что делает его уникальным полигоном для исследования биоразнообразия и динамики самых разных экосистем как в условиях сравнительно низкого, так и в условиях постоянно возрастающего антропо- и техногенного давления.

Институты, учреждения и организации СО РАН осуществляют широкие экспериментальные и теоретические исследования природных ресурсов Сибири, а также последствий антропогенного влияния и техногенного воздействия на экосистемы региона, равно как поиск оптимальных решений и разработку практических рекомендаций, направленных на сохранение и использование этих ресурсов и управление ими в течение многих десятилетий.

В результате более чем сорока летней работы накоплены огромные объемы данных по состоянию экосистем и разнообразию флоры и фауны Сибири, для обработки и анализа которых используются новейшие методы информационных технологий и компьютерного моделирования.

Учитывая важность полученных в СО РАН результатов для развития единых методических подходов к изучению и сохранению биоразнообразия природных экосистем планетарного уровня в глобальном масштабе и выполнения международной конвенции по сохранению биоразнообразия в рамках проблемы устойчивого развития, Президиум СО РАН выступил инициатором проведения в г. Новосибирске Первой международной конференции «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии» (BDENE'2000, 21–26 августа 2000 г.).

Основную задачу конференции ее организаторы видели в объединении усилий мирового научного сообщества с целью адекватной оценки состояния природных экосистем и выработка решений, направленных на поддержание и восстановление биоразнообразия в этих экосистемах с учетом их региональной принадлежности, а также поиска форм международного сотрудничества для решения этих задач.

Результаты работы конференции легли в основу «Концепции изучения биоразнообразия и динамики экосистем Северной Евразии в рамках международного сотрудничества» – итогового документа, обобщившего состояние обсуждавшихся проблем на сегодняшний день и направления их разработок на перспективу.

КОНЦЕПЦИЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ДИНАМИКИ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ В РАМКАХ МЕЖДУНАРОДНОГО СОТРУДНИЧЕСТВА

Сформирована по итогам работы Первой международной конференции «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии» – BDENE'2000 (Новосибирский научный центр СО РАН, 21–26 августа 2000 г.)

Проблемы глобальной экологии не имеют государственных границ, и их решение требует консолидации усилий всего мирового научного сообщества. Залогом успешности стратегии устойчивого развития является забота о сохранении экологического равновесия в масштабах планеты. Выполнение этой задачи связано с осуществлением ряда мероприятий, которые можно структурировать по следующим основным направлениям:

- 1) фундаментальные исследования;
- 2) исследование генетического разнообразия и эволюции человека;
- 3) выработка единой методологии изучения экосистем, основанной на междисциплинарном сотрудничестве специалистов различного профиля;
- 4) изучение эталонных объектов для решения фундаментальных и прикладных проблем биоразнообразия и динамики экосистем;
- 5) оценка антропогенного влияния на биосферу и выработка на основе строго научных рекомендаций оптимальной стратегии эксплуатации природных ресурсов;
- 6) пропаганда экологических знаний;
- 7) международное сотрудничество.

1. Фундаментальные исследования

Фундаментальные исследования имеют основополагающее значение для реализации концепции устойчивого развития, разработки эффективных стратегий природопользования и принятия взвешенных управлений решений. Они особенно важны в отношении boreальных экосистем, общим свойством которых являются изначально низкие показатели разнообразия биоты и повышенная реактивность в ответе на глобальные изменения природной среды и интенсивное хозяйственное использование.

Фундаментальные исследования должны быть направлены на: 1) выявление естественных механизмов поддержания экологического равновесия; 2) оценку пределов нагрузки на экосистемы в ходе их хозяйственной эксплуатации; 3) создание на этой основе научно обоснованных технологий оптимального использования природных ресурсов, обеспечивающих их поддержание, восстановление и контролируемое развитие.

Фундаментальные исследования экосистем, классифицированные по объекту исследования, развиваются в двух направлениях:

- изучение экосистем как целого;
- изучение биотических компонентов экосистем (микроорганизменных, растительных и животных сообществ, а также человека как биологического вида и элемента биоты).

Изучение экосистем как целого подразумевает характеристику водных, почвенных, лесных и горных систем различной географической принадлежности как экологических ниш для тех или иных видов животных, растений и микроорганизмов и направлено на выявление механизмов естественного поддержания биоразнообразия и устойчивости экосистем, оценку влияния антропогенного воздействия на природную среду и возможностей коррекции его негативных последствий с целью восстановления экологического равновесия.

В рамках экосистем отдельно рассматриваются сообщества микроорганизмов, растений и животных, виды и популяции в широком диапазоне генетических, филогенетических, экологических, географических, динамических и других характеристик.

2. Исследование генетического разнообразия и эволюции человека

На современном этапе развития науки на смену антропоцентризму приходит понимание того факта, что человек – составная часть живой среды и как биологический вид в равной степени испытывает негативные последствия научно-технического прогресса. Проблеме происхождения и эволюции человека как важнейшего компонента биосфера должно быть уделено достойное место в фундаментальных исследованиях. Всестороннее изучение популяций европейской и азиатской частей России и Китая на основе синтеза молекулярно-генетических, этнографических, лингвистических, археологических, антропологических, медицинских методов и подходов позволит ответить на принципиальные вопросы, касающиеся механизмов происхождения и поддержания естественного разнообразия генома человека и связи его с демографическими процессами, факторами формирования и эволюции генофондов в популяциях человека, генетической дифференциации, эволюционного развития и генетического взаимодействия различных этносов, прогноза генетико-демографической ситуации в Северной Евразии и др.

3. Выработка единой методологии изучения экосистем, основанной на междисциплинарном сотрудничестве специалистов различного профиля

Характерным свойством экосистем является иерархическая организация. Их стабильность во време-

ни и пространстве обеспечивается взаимосвязанностью составляющих биотических и абиотических компонентов. Поэтому полноценный исчерпывающий анализ экосистем возможен лишь на основе интеграционного подхода, обеспеченного междисциплинарным взаимодействием специалистов и единными методологическими принципами, и с привлечением всего арсенала современных научных методов. Идентификация и таксономическая классификация видов, паспортизация видовых сообществ, оценка общей численности видов, генетического разнообразия, динамики популяционно-генетических параметров, структуры трофических связей, оценка влияния естественных и техногенных воздействий и выявление их механизмов подразумевают комплексное использование методов молекулярной биологии и генетики, информационных технологий, физики, химии, наук о Земле и т.д.

Наилучших результатов следует ожидать при сочетании фундаментальных и прикладных исследований, а также при использовании информационно-компьютерных технологий и методов математического моделирования, способного как прогнозировать локальные тенденции в изменении состояния экосистем, формировании и динамике биоразнообразия, так и реконструировать картину крупномасштабных биосферных изменений, обусловленных глобальными природными катаклизмами.

4. Изучение эталонных объектов для решения фундаментальных и прикладных проблем биоразнообразия и динамики экосистем

Для получения наиболее адекватных оценок значимых параметров природных экосистем необходимо ориентироваться на модельные и эталонные объекты, в наименьшей степени испытавшие разрушительные последствия цивилизации.

К их числу относятся:

- 1) соленые озера Хакасии, характеризующиеся повышенным видовым разнообразием и одновременно активным круговоротом веществ;
- 2) озеро Байкал, представляющее собой уникальную единую экосистему и не имеющее себе равных по богатству видового разнообразия (более двух тысяч одних только эндемичных видов);
- 3) Горный Алтай с его разнообразием ландшафтных экосистем;
- 4) boreальные леса Сибири, имеющие естественный (фоновый) уровень биоразнообразия и представляющие своего рода эталоны видового, популяционного и экосистемного взаимодействия.

5. Оценка антропогенного влияния на биосферу и выработка на основе строго научных рекомендаций оптимальных природоохранных стратегий эксплуатации природных ресурсов

Нерациональная и чрезмерно интенсивная эксплуатация естественных экосистем и искусственно воспроизводимых биоресурсов в рамках индустриальной и сельскохозяйственной деятельности приводит к их истощению и разрушению, что придает проблеме сохранения экологического равновесия не только научное, но и выраженное социально-экономическое значение.

Концепция экологически устойчивого экономического развития основывается на принципе экологического равновесия, что подразумевает, во-первых, использование компонентов биологического разнообразия таким образом и такими темпами, которые не приводят в долгосрочной перспективе к его истощению, и, во-вторых, необходимость научно обоснованных технологий восстановления экосистем, разрушенных в результате хозяйственной деятельности человека.

Современное состояние природных экосистем настоятельно требует перехода к организации охраняемых территорий (заповедников, комплексных заказников, национальных парков и т.п.), которые сохранили бы ландшафты с природными комплексами как целое и поддерживали равновесие природных биоценозов. Для их создания необходима разработка научно обоснованных критериев и стандартов, а также создание механизмов принятия эколого-экономических решений с участием всех заинтересованных сторон: правительственные и административно-хозяйственные органы, академических и ведомственных научных институтов, общественных организаций.

6. Пропаганда экологических знаний

Очевидно, что реализация концепции устойчивого развития может быть осуществлена лишь на основе экосистемного подхода к использованию природных ресурсов и применения оптимальных природоохранных технологий, что в свою очередь требует повышения уровня понимания задач природоохраны в общенациональном и глобальном масштабе и формирования взгляда на проблемы биоразнообразия и динамики экосистем как имеющие не только фундаментальное, но и важнейшее социально-экономическое значение.

Таким образом, задачей ученых является не только получение и осмысление новых знаний о закономерностях организации и функционирования экосистем и выработка на их основе эффективной методологии в области природоохраны и природопользования, но и их популяризация.

Необходимо создание механизмов, обеспечивающих доступ к получаемой информации самых широких слоев общественности, всех заинтересованных лиц, ведомств, организаций, управляемых структур, в том числе – на основе современных информационных технологий. Необходимо сделать экологическое воспитание элементом общеобразовательных программ, а также повысить уровень экологической образованности выпускников специализированных учебных заведений путем создания соответствующих отделений, кафедр и учебных центров для студентов и аспирантов.

7. Международное сотрудничество

Очевидно, что проблема экологической безопасности – это проблема не отдельных регионов и даже не отдельных стран, а проблема глобального масштаба. Эффективность мер по ее решению определяется успешностью международных контактов, которые могут быть реализованы через:

- 1) создание совместных двусторонних и многосторонних научных проектов, организацию международных научных центров и лабораторий;
- 2) обмен специалистами, в первую очередь аспирантами и молодыми учеными;
- 3) проведение международных конференций, совещаний, школ, семинаров;
- 4) формирование общего информационного поля на основе согласованных форматов и стандартов через создание глобальной информационной сети (ГИС) по проблемам биоразнообразия и динамики экосистем Северной Евразии, разработку ГИС, интернет-ориентированных баз данных, электронных библиотек коллективного пользования;
- 5) издание международных журналов;
- 6) участие в совместных экспедициях и выполнение совместных работ по исследованию биоразнообразия и динамики экосистем в приграничных территориях.

Полигоном для осуществления совместных экспедиций может стать Горный Алтай, по территории которого проходят границы Китая, Монголии, России, Казахстана и который является одним из мировых центров концентрации биоразнообразия.

Особое значение в рамках международного сотрудничества имело бы создание специальной ассоциации для изучения биоразнообразия Северо-Восточной Азии, поддержанное РАН, АН Китая, Академией наук и технологий Республики Корея, Академией наук Северной Кореи и Академией наук Монголии.

РЕГУЛЯТОРНЫЕ КОНТУРЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ

Введение

Для организмов любой таксономической принадлежности характерно наличие множества регуляторных механизмов, обеспечивающих управление функциями этих организмов. Регуляторные механизмы могут быть разбиты на классы в соответствии с иерархическим положением, которое они занимают в управлении процессами жизнедеятельности организма. Самому низшему иерархическому уровню соответствуют регуляторные механизмы, обеспечивающие функционирование отдельных клеток. В иерархически более высоком порядке выстраиваются регуляторные механизмы, обеспечивающие функционирование тканей, органов и организмов в целом. Наличие иерархии регуляторных контуров обеспечивает структурно-функциональную целостность организмов, закономерное протекание процессов индивидуального развития, скоординированное функционирование всех частей организма при поддержании гомеостаза, адекватное реагирование организма на изменяющиеся условия внешней среды.

Фундаментальная роль, которую играют регуляторные системы организма в закономерностях их эволюции, являлась в 20 веке объектом пристального внимания и исследования. Достаточно указать на концепции стабилизирующего [1] и дестабилизирующего [2, 3] отборов, выдвинутые выдающимися отечественными эволюционистами И.И.Шмальгаузеном и Д.К.Беляевым. В настоящее время исключительную важность приобретают обобщение закономерностей организации регуляторных систем и исследование их роли в эволюционном процессе.

Генетические сети как элементарные объекты регуляции

В основе функционирования регуляторных систем организма лежат генные сети – ансамбли координированно функционирующих генов, обеспечивающих выполнение жизненно важных функций организма.

Характерная особенность генных сетей, контролирующих дифференцировку клеток, морфогенез тканей и органов – наличие регуляторных контуров с положительными обратными связями [4]. Функция контуров с положительной обратной связью состоит в максимально эффективном отклонении величин контролируемых параметров от их исходных значений. Положительные обратные связи обеспечивают быструю активацию элементов эндокринной и нервной систем (что важно, в частности, для осуществления стрессовых ответов), а также играют ключевую роль в регуляции процессов морфогенеза, роста и развития организма, по своему смыслу представляющих бы-

стрый уход от имеющегося начального состояния. Характерным примером такого типа генных сетей является генная сеть созревания и дифференцировки эритроцитов, детально описанная нами и представлена в компьютерной базе данных [4]. Она содержит несколько ключевых элементов, которые характерны и для многих других генных сетей, контролирующих процессы дифференцировки клеток, роста тканей и органов и развития организма [4]:

1. Внешний сигнал, обеспечивающий активацию генной сети (молекулы ростовых факторов, гормонов и т.д., взаимодействующие с поверхностными рецепторами клеток).

2. Протеин-киназный путь передачи сигнала от клеточного рецептора к центральному гену генной сети.

3. Механизм положительной обратной связи, обеспечивающий быструю активацию транскрипции центрального гена после получения исходного стимула через путь передачи сигнала. Он основан на присутствии в промоторе такого гена сайта связывания транскрипционного фактора (ТФ), кодируемого этим же геном. Такая положительная обратная связь является «короткой», так как в ее функционировании не вовлечены другие гены-посредники. Это обеспечивает очень быстрое возрастание концентрации центрального транскрипционного фактора генной сети, кодируемого соответствующим центральным геном, после получения внешнего стимула для его активации.

4. Кассетная активация транскрипции генов генной сети под действием центрального транскрипционного фактора. Ее механизм основан на присутствии в генной сети большой группы (кассеты) генов, промоторы которых содержат сайт связывания центрального транскрипционного фактора. В результате стремительного нарастания концентрации центрального транскрипционного фактора происходит одновременная (консолидированная) активация регулируемой им кассеты генов, необходимых для выполнения функции генной сети.

Контуры с отрицательной обратной связью обеспечивают гомеостатирование внутренней среды организма, то есть поддерживают контролируемые ими параметры вблизи величин, оптимальных для данных средовых условий. Для генных сетей гомеостаза также, несмотря на многообразие вариантов, характерно наличие некоторых общих принципов организации. Например, в случае генной сети, обеспечивающей поддержание постоянного уровня определенного метаболита, обязательными компонентами являются: 1) путь биосинтеза метаболита (последовательность ферментативных реакций); 2) кассета генов, кодирующих ферменты этого метаболического пути; 3) центральный ген генной сети, кодирующий транскрипционный фактор или белок иной природы), координированно активирующий (или подавляющий) экспрессию кассеты генов; 4) молекулярный механизм, влияющий на величину специфической активности центрального регулятора в зависимости от величины концентрации контролируемого метаболита.

Для генных сетей характерно большое разнообразие молекулярных механизмов, обеспечивающих функционирование положительных и отрицательных обратных связей, в том числе за счет изменения интенсивности транскрипции, сплайсинга, трансляции, фосфорилирования [4]. Благодаря этим двум типам регуляторных контуров возможно поддержание определенного функционального состояния генной сети или ее переход в другой режим функционирования, в том числе и под влиянием факторов внешней среды.

Локальные сети иерархически объединяются в глобальную генную сеть организма, имеющую следующие уровни (снизу вверх): 1) базовый метаболизм клетки; 2) регуляция клеточного цикла; 3) дифференцировка клеток, морфогенез тканей и органов, рост и развитие; 4) гомеостаз физиологических параметров; 5) стрессовые ответы на изменения внешней среды; 6) регуляция эндокринной и нервной систем; 7) рецепция сигналов окружающей среды; 8) обеспечение ментальных функций. Геном человека содержит до 100 тыс. генов. Можно представить, насколько огромно количество взаимодействий между генами глобальной сети и как высок уровень ее сложности.

Регуляторные системы с отрицательной обратной связью: эффект «обнейтрализации»

В рамках настоящей работы рассматриваются закономерности эволюции регуляторных контуров с отрицательной обратной связью. Следует подчеркнуть, что отклонение величины контролируемого параметра X от оптимального значения X_0 может быть результатом не только функциональных изменений в системе, обусловленных влиянием факторов внутренней или внешней среды, но может также иметь мутационную природу [5–7]. Проведенный нами анализ показал, что отрицательная обратная связь приводит к компенсации повреждающего эффекта мутаций на фенотипическом уровне. Суть эффекта состоит в том, что отрицательная обратная связь за счет компенсаторного изменения интенсивности регулируемых процессов минимизирует (или маскирует) фенотипическое проявление мутаций. Таким образом, под влиянием отрицательных обратных связей происходит «обнейтрализование» мутационного спектра [5–7]. Использование этого термина показывает, что значительная часть мутаций, являющихся в отсутствие регуляторного контура повреждающими или адаптивными, в присутствии регуляторного контура становятся нейтральными. Следует при этом подчеркнуть, что конкретный механизм отрицательной обратной связи для эффекта обнейтрализации несущественен.

Мутационный спектр любого гена характеризуется распределение возникающих в нем мутаций по влиянию на приспособленность организма. Качественно можно выделить три основных класса возникающих мутаций: 1) повреждающие; 2) нейтральные; 3) адаптивные [8]. Повреждающие мутации в ходе

эволюции, как правило, фиксируются не могут. Нейтральные мутации не влияют на приспособленность и могут фиксироваться в популяциях за счет генетического дрейфа. Адаптивные мутации могут фиксироваться в популяциях с весьма большой скоростью за счет положительного отбора.

В результате обнейтрализации в мутационном спектре уменьшается доля адаптивных и повреждающих мутаций, так как наличие отрицательной обратной связи уменьшает (или маскирует) их фенотипическое проявление. Соответственно увеличивается доля нейтральных мутаций. Указанный вывод согласуется с представлениями И.И.Шмальгаузена [1] о компенсаторном эффекте регуляторных систем организма, минимизирующем фенотипическое проявление мутаций.

Эффект обнейтрализации тем более выражен, чем более эффективным является контроль параметра по механизму отрицательной обратной связи. Это, в свою очередь, зависит от иерархического положения подсистемы, контролирующей данный параметр, в составе механизмов, контролирующих функционирование биологической системы. При низком иерархическом положении подсистема контролируется большим количеством отрицательных обратных связей от вышележащих подсистем, что должно приводить к более выраженному эффекту обнейтрализации. Напротив, при более высоком иерархическом положении, когда подсистема контролируется меньшим количеством отрицательных обратных связей от вышележащих подсистем, эффект обнейтрализации должен быть выражен слабее.

Необходимо заметить, что сам по себе эффект обнейтрализации мутационного спектра имеет двойственные эволюционные последствия. С одной стороны, обнейтрализование повреждающих мутаций, минимизируя их проявление, обеспечивает нормальное воспроизведение и функционирование организмов, то есть повышает их приспособленность на локальных временных интервалах. Одновременно с этим в геномах должно происходить накопление непроявленного груза мутаций, не бракуемых отбором. Оно может быть особенно сильным при большой эффективности регуляторных контуров, минимизирующих проявление повреждающих мутаций. Накопление груза непроявленных повреждающих мутаций должно вызывать постепенное ослабление механизмов обнейтрализации, приводя ко все большему проявлению как фиксировавшихся ранее, так и вновь возникающих мутаций (и тем самым обуславливая постепенное снижение приспособленности организма на глобальных временных интервалах). Существенно, что обнейтрализование минимизирует также проявление и адаптивных мутаций. На локальных временных интервалах оно снижает потенциал эволюционного совершенствования организма, на протяженных временных интервалах приводит к «замораживанию» структурно-функциональной организации организма на определенном уровне.

Регуляторные системы с отрицательной обратной связью: стабилизирующий отбор

Проведенные нами исследования [5–7] показывают, что обнейтрализование мутационных спектров под действием отрицательных обратных связей имеет ряд фундаментальных эволюционных следствий. Одно из них заключается в том, что в условиях стабилизирующего отбора особи, несущие регуляторные контуры с отрицательными обратными связями, имеют очевидные эволюционные преимущества перед теми особями, у которых такие контуры отсутствуют.

Стабилизирующий отбор действует в постоянных условиях среды. Он обеспечивает повышенную приспособленность тех особей, жизненно важный параметр которых X имеет значение X_0 , оптимальное для данных условий среды. Давление мутационного процесса приводит к возникновению в популяции особей с отклоняющимися значениями этого параметра. В этом случае снижение приспособленности будет минимально у особей с эффективно работающими контурами регуляции типа отрицательной обратной связи. Естественно, что в этой ситуации отбором будут браковаться прежде всего особи, не имеющие указанных контуров регуляции.

Эволюционное формирование регуляторных контуров требует козеэволюционной фиксации некоторого набора мутаций как в генах, кодирующих определенные функциональные белки, так и в функциональных сайтах геномной ДНК, с которыми эти белки взаимодействуют. Ясно, что исходный вариант регуляторного контура, который даже в минимальной степени обеспечивает нейтрализацию мутационного спектра, повышает приспособленность несущих его особей. Постепенно совершенствуясь за счет постепенной фиксации мутаций, этот контур обеспечивает несущим его особям все большее преимущество, тем самым обеспечивая их фиксацию в популяции.

Регуляторные системы с отрицательной обратной связью: движущий отбор

Следует, однако, подчеркнуть, что преимущество отрицательной обратной связи исчезает при выраженных изменениях среды [5, 6]. В этом случае наличие отрицательной обратной связи препятствует адаптации особей к новым условиям за счет поддержания критически значимого параметра среды на постоянном уровне. Отсюда следует, что адаптация к новым условиям требует перестройки системы регуляторных контуров.

Итак, важное следствие движущего отбора – частичная или полная «перестройка» (разрушение) ранее существовавших регуляторных контуров с отрицательной обратной связью. Важное следствие этого – прекращение эффекта обнейтрализации и вскрытие так называемой замаскированной генотипи-

ческой изменчивости, которая ранее маскировалась действием отрицательной обратной связи.

С одной стороны, фенотипическое проявление повреждающих мутаций, ранее маскировавшихся отрицательной обратной связью, должно приводить к снижению приспособленности особей, лишившихся регуляторного контура. С другой – появляется возможность как для запуска механизмов reparаций проявившихся мутаций, так и для элиминации особей с мутациями, оказывающими наиболее значимое повреждающее действие.

Что касается адаптивных мутаций, ранее нейтрализовавшихся отрицательной обратной связью, то в этом случае становится возможным использование их адаптивного потенциала для отбора новых вариантов организации, способных выживать в новой среде.

Латентный фенотип как резерв эволюционной адаптации организмов

Обычно предполагается, что состояние организма (как внутреннее, так и внешнее) однозначно определяется его генотипом и условиями внешней среды. Возможность существования организма в разных состояниях всегда связывается с определенными генетически закрепленными регуляторными механизмами, проявляющимися при определенных условиях. В то же время существуют системы, у которых наличие устойчивых альтернативных состояний не может быть выведено из структуры их подсистем. Например, простейший молекулярно-генетический триггер может функционировать в двух альтернативных состояниях, и это является свойством всей системы, и никакая ее подсистема в отдельности этим свойством не обладает. Возникает вопрос, могут ли сложные автономно существующие биологические системы (например, клетки), которые являются продуктами эволюции, существовать (потенциально или реально) в альтернативных устойчивых состояниях, которые не отличимы друг от друга по генетическим параметрам наследования и по константам реакций метаболизма, и тем не менее существенно различаться по фенотипу.

С целью теоретического исследования данного вопроса в работе [9] построена простейшая математическая модель одиночного цикла размножения клетки. В модели рассматриваются четыре вида внутриклеточных составляющих: обобщенные рибосомы; обобщенный белок; мРНК, кодирующая обобщенные рибосомы, и мРНК, кодирующая обобщенный белок. Предполагается, что в процессе жизнедеятельности клетка потребляет обобщенный ресурс, который расходуется на синтез мРНК и белков. Клетка черпает ресурс из внешней среды, в которую он поступает с постоянной скоростью. Принято, что продолжительность одиночного цикла размножения клетки есть время достижения пороговой концентрации обобщенного белка. Полагается, что концентрации мРНК и скорости инициации трансляции могут

меняться в результате случайных мутаций, остальные параметры считаются заданными. Эволюция моделировалась как итерационный процесс, содержащий следующий элементарный шаг: с помощью датчика случайных чисел выбирается параметр модели и на основании заранее заданного распределения определяется величина его изменения, рассчитываются параметры функционирования «мутантной» клетки, и если «мутация» приводит к уменьшению времени деления клетки, то она фиксируется, в противном случае – элиминируется (другой вариант – фиксация также определяется в результате случайного события, вероятность наступления которого пропорциональна разнице времен деления «мутантной» и «интактной» клеток). В результате при разных заданных значениях неизменяемых параметров модели насчитывались эволюционные траектории движения системы в пространстве изменяемых параметров модели.

Оказалось, что учет наиболее общих закономерностей организации одноклеточных организмов (наличие аппарата трансляции, матричный принцип синтеза белков, размножение путем деления) приводят к формированию сложных нелинейных связей между разными частями клетки и клетки с внешней средой. Это обеспечивает существование области значений параметров, в которой клетка может иметь несколько альтернативных состояний гомеостаза, причем данная область параметров является областью эволюционного притяжения.

Расчеты показывают, что в процессе эволюции системы в этой области происходит увеличение вероятности спонтанного перехода клетки от оптимального фенотипа к «латентному». Это приводит к тому, что со временем эволюционное значение латентного фенотипа повышается. Поскольку количественные параметры функционирования латентного фенотипа отличаются от аналогичных параметров оптимального фенотипа, то клетки, пребывающие в разных состояниях, будут эволюционировать по-разному, что является дополнительным источником усложнения системы.

Следует заметить, что наличие двух отличающихся фенотипов, соответствующих одному генотипу, может существенно снижать приспособленность популяции при постоянных условиях среды. Мы предполагаем, что в этом случае за счет появления регуляторных контуров иерархически высокого уровня с отрицательными обратными связями система в ходе эволюции находит такой вариант молекулярно-генетической организации, при котором доминирующими в популяции становятся один фенотип, наиболее приспособленный к существующим условиям среды. Это обеспечивает, с одной стороны, повышение приспособленности популяции к данным условиям среды, а с другой стороны, потенциально сохраняет возможность проявления замаскированного латентного фенотипа в тех случаях, когда указанный выше регуляторный контур будет разрушен. Это оз-

начает, что наличие латентного фенотипа значительно повышает эволюционную устойчивость системы.

Как уже отмечалось выше, резкое изменение условий окружающей среды должно приводить к разрушению некоторых регуляторных контуров с отрицательными обратными связями. Это может привести к такому изменению параметров взаимоотношений клеток со средой, при котором латентный фенотип может стать более приспособленным к измененным условиям обитания. В этом случае произойдет скачкообразная смена преобладающего фенотипа в популяции. Однако, если после этого условия внешней среды не будут изменяться достаточно долго, то к нему неизбежно присоединяется новый латентный фенотип, который вновь создаст резерв скрытой изменчивости.

Регуляторные системы с отрицательной обратной связью: дестабилизирующий отбор

Дестабилизирующий отбор – это не просто особая форма движущего отбора, характеризующаяся выраженной интенсивностью. Принципиально важно то, что отбор ведется по некоторому жизненно важному признаку, связанному с регуляторными системами иерархически высокого уровня [2, 3]. Не останавливаясь на описании деталей экспериментальных исследований Д.К.Беляева, которые привели к формированию концепции дестабилизирующего отбора, отметим, что дестабилизирующий отбор сопровождается существенной перестройкой нейроэндокринного статуса организма, то есть затрагивает иерархически наиболее высокие уровни управления функционированием и воспроизведением организма [2, 3].

С учетом этого можно предполагать, что пусковым событием дестабилизирующего отбора, происходящим в результате селекции по поведению, является разрушение регуляторных контуров иерархически высокого уровня с отрицательными обратными связями. Следствием этого является прекращение эффекта обнейтрализации по ряду локусов и фенотипическое проявление скрытой ранее генотипической изменчивости. Следует также ожидать активацию ряда регуляторных контуров с положительными обратными связями, функция которых ранее подавлялась отрицательными обратными связями. В силу этого может происходить дополнительная актуализация скрытого ранее проявления мутаций, многократно усиливаемая действием положительных обратных связей.

В связи с нарушением функции регуляторных контуров иерархически высокого уровня может иметь место неустойчивое управление функционированием и воспроизведением организма, а также становится возможной конкуренция нескольких управляемых систем за один уровень управления. В свою очередь неустойчивость функционирования управляемых подсистем, многократно усиливаясь на иерархически более низких уровнях, может приводить к неустойчи-

вости процессов онтогенеза и переключению с одного латентного фенотипа на другой. Подобная неустойчивость процессов индивидуального развития (особенно на их ранних этапах) к малым отклонениям управляющих параметров, являющаяся следствием принципиальной нелинейности механизмов развития, может быть наиболее существенным источником выраженных морфологических и физиологических отклонений, наблюдающихся при дестабилизирующем отборе.

Заключение. Регуляторные контуры самовоспроизводящихся систем

Способность к самовоспроизведению – фундаментальное свойство биологических систем. Самовоспроизводящаяся система (СВС) – это любая система, способная к воспроизведению своих копий на основе содержащейся в ней наследственной информации. Простейшие СВС – вирусы и фаги, воспроизводящиеся на основе информации, записанной в их геномах с использованием молекулярно-генетического аппарата клетки-хозяина. СВС минимального уровня сложности, способные к автономному воспроизведению, – одноклеточные организмы. Для животных и растений с половым процессом минимальная единица воспроизведения – пара разнополых особей. Популяция – СВС более высокого иерархического уровня. СВС еще более высокого ранга иерархии – биогеоценоз – совокупность популяций, существующих на определенной территории, принадлежащих различным биологическим видам и объединенных иерархией трофических связей. Биосфера Земли – глобальная СВС иерархически еще более высокого уровня. СВС – открытые неравновесные системы, функционирующие и воспроизводящиеся на основе обмена с окружающей средой потоками вещества, энергии и информации.

Все СВС имеют ряд инвариантных подсистем, абсолютно необходимых для их жизнедеятельности. К их числу относятся следующие. **Наследственная память**, содержащая генетическую информацию, обеспечивающую воспроизведение и функционирование СВС и их адаптацию к изменяющимся условиям среды. Материальный носитель генетической наследственной памяти (ГНП) – нуклеиновые кислоты. По мере повышения ранга СВС наряду с ГНП все большую роль играют различные виды динамической наследственной памяти, которая, согласно М.Е.Лобашову, впервые рассматрившему этот вопрос, может быть названа сигнальной наследственностью. Материальные носители сигнальной наследственности зависят от свойств СВС различных иерархических уровней. **Считывающее устройство** – совокупность механизмов, структур и процессов, ответственных за считывание информации из наследственной памяти СВС. **Модуль reparации** исправляет дефекты наследственной памяти, возникающие при воспроизведении СВС и их функционировании. **Модуль безопас-**

ности предотвращает проникновение в СВС чужеродной наследственной информации, подавляет воспроизведение и функционирование в пределах СВС паразитических и эгоистических подсистем. **Модуль рецепции** оценивает величины параметров внешней и внутренней среды, значимые для функционирования и воспроизведения СВС. **Исполняющая подсистема** – совокупность механизмов, структур и процессов, обеспечивающих жизнедеятельность СВС. **Модуль самовоспроизведения** – совокупность механизмов, структур и процессов, обеспечивающих воспроизведение копий СВС. Функционирование всех этих подсистем инструментируется информацией, содержащейся в наследственной памяти СВС.

В контексте рассматриваемого нами вопроса принципиально важно следующее. Обязательными компонентами любой самовоспроизводящейся системы являются регуляторные контуры с положительными и отрицательными обратными связями, управляющие как функцией всех перечисленных выше подсистем, так и их координированным взаимодействием.

С учетом того, что рассматриваемые выше математические модели эволюции регуляторных систем носили весьма общий характер и в них не учитывалась специфика конкретных регуляторных механизмов, мы предполагаем, что выявленные закономерности эволюции регуляторных контуров генетических систем легко могут переноситься на любые типы самовоспроизводящихся систем.

Это означает, что для них должны быть характерны эффекты обнейтрализации мутационных спектров, формирование новых регуляторных контуров с отрицательными обратными связями при стабилизирующем отборе и их разрушение – при движущем. Для них также должно быть свойственно наличие латентных фенотипов и, кроме того, должны существовать режимы эволюции, аналогичные тому, который наблюдается у млекопитающих при дестабилизирующем отборе.

Работа поддержана интеграционным проектом СО РАН «Фундаментальные проблемы биоразнообразия и динамики экосистем».

Список литературы

- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Беляев Д.К. Проблемы и перспективы исследований по генетике животных // Генетика. 1987. Т. 23, № 6. С. 937–947.
- Трут Л.Н. Некоторые аспекты генетики лисиц серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) и взаимоотношения вектора отбора и направления изменчивости // Проблемы генетики и теории эволюции / Отв. ред. В.К.Шумный, А.О.Рувинский. Новосибирск: Наука, 1991. С. 67–84.

4. Kolchanov N.A., Ananko Ye.A., Kolpakov F.A. et al. Gene networks // Mol. Biol. 2000. V. 34, № 4. P. 449–460.
5. Колчанов Н.А., Матушкин Ю.Г. Биологические самовоспроизводящиеся системы: принципы организации и закономерности эволюции // Генетика. 1997. Т. 33, № 8. С. 1050–1054.
6. Колчанов Н.А., Шинялов И.Н. Теоретическое исследование эволюции регуляторных контуров // Проблемы генетики и теории эволюции / Отв. ред. В.К.Шумный, А.О.Рувинский. Новосибирск: Наука, 1991. С. 268–280.
7. Kolchanov N.A., Lim H.A. Computer Analysis of Genetic Macromolecules. Structure, Function and Evolution. World Sci. Publ. 1994. 556 p.
8. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 498 с.
9. Likhoshvai V.A., Matushkin Yu.A. Latent phenotype as an adaptation reserve, a simplest model of cell evolution: First Intern. Conf. on bioinformatics of genome regulation and structure. August 7-11, Novosibirsk, ICG // Proc. of the II Intern. Conf. BGRS' 2000. Novosibirsk: ICG, 2000. V. 1. Р. 195–198.

Н.А.Колчанов, Ю.Г.Матушкин, В.А.Лихошвай,
Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

ВСПЫШКИ МУТАЦИЙ И ТРАНСПОЗОНЫ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Введение

Вопрос о том, константен ли уровень спонтанного мутирования в природе, или же он испытывает резкие колебания в ходе жизни вида, является принципиальным для понимания генетических основ эволюции. Данные лаборатории генетики популяций Института цитологии и генетики СО РАН в совокупности с результатами предыдущих исследований нескольких поколений отечественных генетиков показывают, что вспышки мутаций – достаточно регулярное явление в жизни вида *Drosophila melanogaster*. Популяционная феноменология данного явления такова: 1) вспышки мутаций происходят по отдельным локусам генома (*yellow* или *singed*) или по группе генов со сходным фенотипическим проявлением (*abnormal abdomen*); 2) вспышки мутаций могут быть локальными или глобальными; 3) определенная вспышка продолжается 7–11 лет; 4) возможно возвращение «моды» на мутации определенного гена; 5) в основе некоторых вспышек мутаций лежит происходящая время от времени активация или инвазии нового для вида транспозона.

Результаты и обсуждение

Две вспышки мутаций гена *yellow*: глобальная в 1930–1940-е и локальная в 1980-е годы. Начиная с 1937 г. во многих географически удаленных популяциях *D. melanogaster* бывшего СССР была обнаружена повышенная концентрация скрепленной с полом мутации *yellow* (*y*). Вспышка носила глобальный характер. Концентрация хромосом с мутацией *yellow* достигала 0.17%, а мутабильность некоторых *y*-аллелей достигала 0.38% (Дусеева, 1948; Berg, 1961; Berg, 1966). Период вспышки мутабильности *yellow* 1930–1940 гг. продолжался по меньшей мере 10 лет. Три десятилетия спустя, начиная с 1981 г., в популяции *D. melanogaster* Умани наблюдалось резкое возрастание концентрации *yellow*-Х-хромосом. Динамика вспышки была прослежена год за годом (Захаров, Голубовский, 1985; Захаров, Скибицкий, 1995; Захаров и др., 1995). В период с 1981 по 1991 гг. средняя концентрация *yellow*-Х-хромосом в популяции «Умань» за весь период, равная 0.9% (N=20,182), в 30 раз превышала среднюю частоту возникновения *yellow*-мутаций (0.03%, N=198210).

Глобальная вспышка мутабильности по гену *singed* в 1973–1979 гг. В 1973 г. в популяциях *D. melanogaster* Предкавказья, Закавказья и Средней Азии было зарегистрировано резкое повышение частоты возникновения мутаций гена *singed* (*sn*) (Berg, 1974; Иванов, Голубовский, 1977; Golubovsky et al., 1977). Начиная с 1975 г. мутантные по *sn* самцы и гетерозиготные *sn/+* самки были обнаружены непосредственно в выборках мух из разных географически удаленных природных популяций (Захаров, 1984). Уровень мутабильности по гену *singed* в период 1974–1977 гг. составил 0,2–0,5 × 10⁻³, а концентрация гетерозиготных самок в популяциях – 0,1%. Начиная с 1980 г. частота возникновения и концентрация мутаций *singed* в природе нормализовались. Таким образом, вспышка наблюдалась в течение 7 лет.

Вспышка мутаций разных генов со сходным фенотипом *abnormal abdomen*. В 1968 г. во всех изучаемых популяциях Р.Л.Берг заметила резкое повышение концентрации аномалий, сходных с известной мутацией *abnormal abdomen* (Berg, 1972; Голубовский и др., 1974). Повышение мутабильности и концентрации фенотипически сходных мутаций *abnormal abdomen*, относящихся к разным локусам, можно отнести к явлению, которое носит название «гетерогенения сходных фенов».

Роль транспозонов в индукции нестабильных мутаций. Из природы во время вспышек мутаций удалось выделить серии мутантных нестабильных аллелей по генам *singed* и *yellow* и провести их генетический анализ. Глобальная вспышка *singed* оказалась связана с активацией разных транспозонных элементов (Голубовский, Беляева, 1985). В частности, в первом инtronе гена *singed* у наиболее изученного с генетической точки зрения аллеля *sn*⁴⁹ была найдена инсерция мобильного элемента *hobo*

- (O'Hare et al., 1998). Локус *singed* является мишенью для встраивания *P*-элементов под действием мутаторов *MR*-типа и при их активации в системе *P-M* гибридного дисгенеза (Engels, 1989). Два факта находятся в согласии с этими данными: широкое распространение *MR*-факторов в исследованных популяциях (Иванников и др., 1995) и преобладание *P*-опосредованных *singed*-аллелей. Однако повышение мутабильности *singed* отмечалось еще в 1930–1940-х гг., тогда как копии *P*-ДНК в евразийских популяциях *Drosophila melanogaster* стали распространяться лишь в 1960-х гг.
- Исследование *y*²-аллелей, выделенных из природной популяции *D. melanogaster* Умани, показало, что все они связаны с внутригенными перестройками, индуцированными транспозоном *hobo* (Грачева и др., 1998; Zakharenko et al., 2000). Одним из важных свойств *hobo*-последовательностей является их способность к индукции внутригенных перестроек, тип которых зависит от ориентации *hobo*-элементов: при одинаковой ориентации и последующей рекомбинации между двумя эктопически спаренными копиями *hobo*-элемента образуются делеции, при обратной – инверсии (Sheen et al., 1993).
- Таким образом, стабильные и нестабильные мутации, возникающие в период вспышек, связаны с активацией мобильных элементов транспозонного типа, которые способны к сайт-специфическому встраиванию и индукции внутригенных перестроек, тем самым внося вклад в общую генетическую изменчивость.
- В спонтанном мутационном процессе большую роль играют факультативные генетические элементы генома, куда можно отнести разные классы мобильных элементов и вирусоподобных последовательностей. Спонтанный мутационный процесс можно рассматривать как поэтапный процесс. Сначала происходит активация факультативных элементов генома, которые наиболее чувствительны к слабым «немутагенным» воздействиям среды. Известно, что в состав многих мобильных элементов входят сайты, имеющие неслучайную гомологию с регуляторным сайтом гена теплового шока. Это может быть причиной генерализованного ответа генотипа на факторы внешней среды, приводящие к активации мобильных элементов. Активация мобильных элементов приводит к возникновению генных и геномных мутаций. Однако на каждом этапе должно учитываться действие отбора, роль которого остается непонятой до сих пор.
- Работа частично финансировалась грантами Российского фонда фундаментальных исследований (№ 96-15-97032, 96-04-50009 и 99-04-49743).
- Литература**
1. Берг Р.Л. Мутация «желтая» (*yellow*) в популяции *Drosophila melanogaster* г. Умани // Вестник Ленинградского ун-та. Сер. биология. 1961. № 3. Вып. 1. С. 77–89.
 2. Голубовский М.Д., Беляева Е.С. Вспышка мутаций в природе и мобильные генетические элементы: изучение серии аллелей в локусе *singed* // Генетика. 1985. Т. 21, № 10. С. 1662–1670.
 3. Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1974. Т. 10, № 4. С. 72–83.
 4. Грачева Е.М., Захаров И.К., Волошина М.А. и др. Вспышки мутаций гена *yellow* в природной популяции *Drosophila melanogaster* связанны с инсерцией транспозона *hobo* // Генетика. 1998. Т. 34, № 4. С. 462–468.
 5. Дусеева Н.Д. О распространении высокой мутабильности гена *yellow* в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Докл. АН СССР. 1948. Т. 59, № 1. С. 151–153.
 6. Захаров И.К. Генетика природных популяций *Drosophila melanogaster*: колебание мутабильности и концентрации аллелей гена *singed* в природных популяциях // Генетика. 1984. Т. 20, № 8. С. 1295–1304.
 7. Захаров И.К., Голубовский М.Д. Возвращение моды на мутацию *yellow* в природной популяции *Drosophila melanogaster* г. Умани // Генетика. 1985. Т. 21, № 8. С. 1298–1305.
 8. Захаров И.К., Иванников А.В., Скибицкий Е.Э. и др. Генетические свойства аллелей генов Х-хромосом, выделенных из природных популяций *Drosophila melanogaster* в период вспышки мутаций // Докл. Акад. наук. 1995. Т. 341, № 1. С. 126–129.
 9. Захаров И.К., Скибицкий Е.Э. Генетика нестабильных аллелей генов Х-хромосом, выделенных в период вспышки *yellow*-мутаций 1982–1991 годов в природной популяции *Drosophila melanogaster* Умани // Генетика. 1995. Т. 31, № 8. С. 1079–1084.
 10. Иванов Ю.Н., Голубовский М.Д. Повышение мутабильности и появление мутационно нестабильных аллелей локуса *singed* в популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1977. Т. 13, № 4. С. 655–666.
 11. Иванников А.В., Голубовский М.Д., Коромыслов Ю.А., Захаров И.К. MR-хромосомы в евразийских популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995. Т. 31, № 2. С. 209–211.
 12. Berg R.L. Studies on mutability in geographically isolated populations of *Drosophila melanogaster* // Mutations in Populations / Ed. R. Yoncariv. Prague. Acad. Sci. 1966. P. 61–74.
 13. Berg R.L. A sudden and synchronous increase in the frequency of abnormal abdomen in the geographically isolated populations of *Drosophila melanogaster* // Drosophila Inform. Serv. 1972. V. 48. P. 94.
 14. Berg R.L. A simultaneous mutability rise at the *singed* locus in two out of three *Drosophila melanogaster* populations studied in 1973 // Drosophila Inform. Serv. 1974. V. 51. P. 100.

15. Engels W.R. *P elements in Drosophila melanogaster // Mobile DNA / Eds. Berg D.E., Howe M.M. American Soc. Microbiol., Washington DC, 1989. P. 437–484.*
16. Golubovsky M.D., Ivanov Yu.N., Green M.M. *Genetic instability in Drosophila melanogaster: putative multiple insertion mutants at the singed bristle locus // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1977. V. 74, № 7. P. 2973–2975.*
17. O'Hare K., Tam J.L.-Y., Lim J.K. et al. *Rearrangements at a hobo element inserted into the first intron of the singed gene in the unstable sn⁴⁹ system of Drosophila melanogaster // Mol. Gen. Genet. 1998. V. 257, № 4. P. 452–460.*
18. Sheen F.-M., Lim J.K., Simmons M.J. *Genetic instability in Drosophila melanogaster mediated by hobo transposable elements // Genetics. 1993. V. 133. P. 315–334.*
19. Zakharenko L.P., Gracheva E.M., Romanova O.A. et al. *hobo-induced rearrangements are responsible for mutation bursts at the yellow locus in natural population of Drosophila melanogaster // Mol. Gen. Genet. 2000. V. 263, № 2. P. 335–341.*

И.К. Захаров, Н.Н. Юрченко, А.В. Иванников,
Л.П. Захаренко, М.А. Волошина, Институт цитологии
и генетики СО РАН, Новосибирск

П.Г. Георгиев, Е.М. Грачева, О.А. Романова,
Е.З. Кошиева, Институт биологии гена РАН, Москва

М.Д. Голубовский, Институт естествознания и техники
РАН, Санкт-Петербург

ПРИРОДНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ КАК ИСТОЧНИК ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Введение

Явление естественной гибридизации и, в частности, гибридные зоны сравнительно широко распространены среди растений и животных. Их влияние на генетическую изменчивость и видообразование явно недооценивается. Среди птиц от трети до половины видов соединены гибридными зонами (Hewitt, 1989). Использование хромосомных, аллозимных и молекулярных маркеров позволяет выявлять все больше гибридогенных видов среди животных. Гибридизация не только повышает генетическую изменчивость, но и производит новые эволюционные линии, что при некоторых условиях может привести к гибридогенному видообразованию. Поэтому исследование гибридных зон важно не только для познания этого феномена, но и в плане прогнозирования их дальнейшей эволюционной судьбы.

Серые и черные вороны (*Corvus cornix*, *C. corone*) образуют в Европе и Западной Сибири узкие стабильные гибридные зоны, возникшие, предположительно, после ледникового периода. Популя-

ции гибридных зон чрезвычайно изменчивы фенотипически, но насколько эта изменчивость согласована с генетической – оставалось неизученным. Отдельные формы надвида *Mus musculus* (домовая мышь) пришли в контакт после появления земледелия и их синантропизации, в результате чего возникли гибридные зоны в Западной Европе, Закавказье, Японии и на российском Дальнем Востоке.

Материалы и методы

Изучены кариотипы 7 серых ворон, 6 черных ворон и 9 естественных гибридов, взятых из зоны перекрывания и гибридизации в Западной Сибири (Кемеровская обл.). Образцы крови для электрофореза получены из следующих популяций: 1) смешанная популяция из зоны перекрывания и гибридизации, окрестность пос. Тисуль Кемеровской области, 34 образца; 2) популяция фенотипически чистых серых ворон из окрестностей г. Новосибирска, 62 птицы; 3) популяция фенотипически чистых черных ворон из пригорода г. Красноярска, 76 особей; 4) популяция фенотипически чистых черных ворон из села Черга Алтайского края, 24 образца. Белки разделяли в полиакриламидном геле. Проанализированы 5 белков сыворотки крови: Alb, pAlb-1, Tf, pTf-1 и Est-1 с использованием общепринятых методик.

Исследовано домовых мышей: 144 животных из 21 выборки Приморского края, 65 мышей из 10 выборок из Приамурья и 34 мыши из 5 точек о. Сахалина.

Хромосомные препараты приготовлялись по стандартным методикам, использовано С- и Q-Н-дифференциальное окрашивание. При аллозимном анализе рассматривались следующие полиморфные системы: Hbb, Aat-1, Sod-1 и Idh-1.

Результаты

Кариотипы обоих видов ворон оказались идентичными, 2n=80. Однако у двух гибридных самцов обнаружен гетероморфизм 2-й пары хромосом, в обычном состоянии субтелоцентрической. Один гомолог имеет субтелоцентрическую морфологию, другой – акроцентрическую. Причем эти самцы мозаичны, и доля гетероморфных клеток составила у них 27 и 22%. У ворон выявлены полиморфные белковые системы. Посттрансферрин 1 (Ptf-1) – высокополиморфный белок, – проанализирован только для смешанной популяции, в которой выявлено всего 6 фенов Ptf-1, причем 4 из них встречаются как у чистых, так и у гибридных особей, тогда как два – только у гибридных. Особи с промежуточной окраской оперения, т.е. несомненные гибриды, обладали дополнительным вариантом альбумина (Alb-98/100) и 2 новыми вариантами эстеразы 1 (Est-100/104 и Est-96/100). Однако тот же аллель Alb-98 был обнаружен и в популяции серых ворон Новосибирска. Кроме того, эта популяция обладает и третьим, более быстрым, аллелем Alb-102, нигде больше не зафиксиро-

ванным. В обоих случаях редкие варианты несли по 1 особи из 62 проанализированных. Некоторые варианты эстеразы 1 (а именно Est-96/100 и Est-100/104) выявлены не только у гибридных особей, но и в соседних «чистых» популяциях. Кроме того, при анализе красноярской популяции фенотипически чистых черных ворон был зафиксирован новый вариант постальбумина 1 – pAlb-N/S, не встреченный в других популяциях. Однако, несмотря на различные частоты генотипических вариантов и присутствие редких аллелей, при сравнении популяций на гетерогенность по частотам аллелей значения критерия Пирсона показали отсутствие дифференциации между всеми популяциями по исследованным полиморфным белкам.

В кариологическом анализе домовых мышей использованы характеристики: количество и распределение гетерохроматина (гх); набор маркерных хромосом со сверхкрупными С-блоками; характер С-сегментации X-хромосомы: С+ *domesticus*- и *castaneus*-, С- *musculus*-тип окрашивания. По количеству и распределению гх в кариотипе мы разделили мышей на 4 кариоморфы: В – высокое содержание гх; СР – среднее содержание, равномерное распределение гх; СН – среднее содержание, неравномерное распределение гх; Н – низкое содержание гх. В Приморье обнаружены все 4 кариоморфы, X-хромосомы С+ и С- и маркерные хромосомы. Для большей части Приморья фоновой является кариоморфа Н, С-, маркерные хромосомы чаще отсутствуют. Но на западе края, на границе с Китаем и Кореей, часто встречаются кариоморфы В и СР и иногда даже доминируют над кариоморфой Н, а маркерные хромосомы 5, 10, 12, 14, 15, 17–19 присутствуют в разных сочетаниях во всех выборках. Особого внимания заслуживают маркеры 17 и 18, встреченные не только на западе Приморья, но изредка и на остальной его территории. Эти маркеры служат «визитной карточкой» подвида *M. m. gansuensis* Центральной Азии, который внес свою лепту в формирование и приморской фауны. В целом полагаем, что в формировании приморской гибридной зоны участвовало до пяти таксонов надвида *M. musculus* (Якименко и др., 2000). Приморские популяции домовых мышей характеризуются большим разнообразием аллелей. В отличие от картины кариотипической изменчивости, определить фоновые биохимические варианты невозможно. Здесь обнаружены сочетания аллелей, типичные для биохимических форм *musculus*, *castaneus* и даже *domesticus* (Frisman et al., 1990). В Среднем Приамурье, как и на большей части Приморья, доминирует кариоморфа Н, С-. Кариотипически эти мыши близки приморским, и мы полагаем, что их можно рассматривать в составе приморской зоны гибридизации. Мыши остальной части Приамурья кариотипически крайне гетерогенны. Назвать доминирующую кариоморфу невозможно: все 4 встречаются примерно в равных соотношениях. Частота С+ высокая, что, как и присутствие кариоморфы В, указывает на возможные следы *castaneus* или *domesticus*. Это подтверждается и данными Yonekawa

et al. (1980), обнаружившими здесь *castaneus*-тип mtДНК. Мыши каждой выборки Приамурья имеют маркерные хромосомы (2, 5–7, 9–13, 15, 19), причем нередко – в весьма большом числе. В Приамурье не обнаружены мыши с маркерами 17, 18, т.е. *M. m. gansuensis* не проник в Приамурье, хотя связь Нижнего Приамурья с Северным Китаем существовала по Амуру еще с 18 века. Кариотип сахалинских мышей исследован только с применением С-окрашивания. Поэтому мы можем говорить о присутствии и приблизительно равном соотношении здесь всех 4 кариоморф, о высокой частоте С+, о повсеместности и большом количестве маркерных хромосом 1, 2, 3, 5 и 19 (Korobitsyna et al., 1997), но с уверенностью можем идентифицировать только маркеры 1, 2, 19. Тем не менее, картина крайней кариотипической гетерогенности сахалинских мышей ясна и очень сходна с таковой у приамурских. Картины аллозимной изменчивости мышей в Приамурье и на Сахалине также сходны и характеризуются обедненным составом аллелей в сочетаниях, типичных для биохимической формы *musculus*. Заметим, что биохимическая мономорфность не согласуется с картиной крайней кариотипической гетерогенности домовых мышей Приамурья и Сахалина.

Обсуждение

Большинство исследованных гибридных зон животных отличается не только повышенной изменчивостью, но и появлением новых аллелей, названных «гибридизмы» (Barton, Hewitt, 1985; Woodruff, 1989). Часто изменчивость по разным системам признаков скоррелирована. Однако есть и противоположные примеры, когда митохондриальные и ядерные маркеры распределяются независимо. Гибридные популяции ворон отличаются уникальной фенотипической изменчивостью (Крюков, Блинов, 1989). В них же отмечен полиморфизм хромосом и некоторые новые аллели, однако по остальным генетическим показателям они идентичны с родительскими, или же количественные различия недостоверны, что может свидетельствовать о близком родстве серой и черной ворон. Для домовых мышей налицо повышение кариотипической изменчивости, часто не скоррелированное с аллозимной. На примере этих грызунов видно, что особенностю гибридных зон, формируемых животными с ярко выраженной синантропностью, является возможность участия большого числа таксонов.

Для всех исследованных нами гибридных зон предполагается вторичный характер контактов после становления в аллопатрии, причем антропогенный фактор мог сыграть свою роль в возникновении контакта не только для мышей, но и для ворон. В целом, гибридные зоны и ворон, и домовых мышей соответствуют представлению о мозаичных гибридных зонах (Harrison, Rand, 1989). Их дальнейшая эволюционная судьба представляется различной. Если для ворон ожидается сохранение стабилизированной узкой ги-

ридной зоны из-за положительной асортативности скрещиваний и филопатрии, то для мышей возможно дальнейшее слияние исходных форм с формированием в каждом населенном пункте своеобразной гибридогенной популяции.

Литература

- Крюков А.П., Блинов В.Н. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: есть ли отбор против гибридов? // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 1. С. 128–135.
- Якименко Л.В., Коробицына К.В., Фрисман Л.В. и др. Генетические исследования домовых мышей в гибридной зоне Приморского края // Генетика. 2000. Т. 36, № 1. С. 77–86.
- Barton N.M., Hewitt G.M. Analysis of hybrid zones // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1985. V. 16. P. 113–148.
- Frisman L.V., Korobitsyna K.V., Yakimenco L.V. Genetic differentiation of USSR house mice: electrophoretic study of proteins // Biol. J. Linnean Soc. 1990. V. 41. P. 65–72.
- Harrison R.G., Rand D.M. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries // Speciation and its consequences / D.Otte, J.A. Endler (Eds.). New-York, Sinauer Press: 1989. P. 111–133.
- Hewitt G.M. The subdivision of species by hybrid zones // Ibid. 1989. P. 85–110.
- Korobitsyna K.V., Yakimenco L.V., Frisman L.V., Moriwaki K. House mice of Russian Far East: subspecies diagnostics and karyological data // Abstr. Annual Meet. of Jpn. Mammal. Soc. 1997. Sapporo. 149.
- Woodruff D.F. Genetic anomalies associated with *Peromyscus* hybrid zones: the origin and maintenance of new electromorphic variants called hybrizymes // J. Linn. Soc. 1989. V. 36, № 3. P. 281–294.
- Yonekawa H., Takahama S., Tsuda K. et al. Genetic diversity and geographical distribution of *Mus musculus* subspecies inhabiting the Far East Asia // Abstr. Intern. Symp. "Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics". Vladivostok, 1998. P. 22–23.

А.П.Крюков, К.В.Коробицына, Л.В.Якименко, Л.В.Фрисман, Г.В.Рослик, О.В.Уфыркина, Биологопочвенный институт, Дальневосточное отделение РАН, Владивосток

К.Мориваки, Университет передовых исследований, Япония

Х.Ионекава, Столичный институт медицинских наук, Токио, Япония

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ *CHIRONOMUS PLUMOSUS* В ПАЛЕАРКТИКЕ И ПОТОК ГЕНОВ МЕЖДУ ПРИРОДНЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ

Введение

Согласно теории географического видообразования этот процесс начинается с изоляции популяций. Независимое существование приводит к накоплению в них генетических различий, их количество нарастает и приводит к репродуктивной изоляции. В связи с этим возникает вопрос, насколько генетически разнородны природные популяции в ареале вида, какие генетические факторы обеспечивают это разнообразие и каков их вклад в этот процесс. Интегральной характеристикой генофонда популяции является ее кариофонд. Задача настоящей работы состоит в изучении цитогенетической подразделенности *Chironomus plumosus* L. в Палеарктике, вклада изменчивости различных плеч хромосом в дифференциацию цитогенетической структуры природных популяций и в характеристики генетического потока между природными популяциями.

Материалы и методы

В работе использовали 35 природных популяций *C. plumosus*: из Швейцарии (1), Германии (1), Венгрии (1), Болгарии (3), Беларуси (1), Украины (2), Литвы (1), России – из Ленинградской (1), Московской (1), Владимирской (2), Вологодской (2), Нижегородской (1), Саратовской (1), Ярославской (2), Архангельской (1), Свердловской (2), Новосибирской (4), Томской (1), Кемеровской (1), Иркутской (2) областей, Алтайского (2) и Краснодарского (1) краев и Якутии (1).

В каждой популяции охарактеризованы последовательности дисков в каждом плече хромосом и определены их частоты.

Степень цитогенетической подразделенности популяций *C. plumosus* в Палеарктике оценивали коэффициентом дифференциации генов (G_{st}) (Nei, 1973). $G_{st} = (H_T - H_S) / H_T$, где H_T – гетерозиготность, ожидаемая при выполнении равновесия Харди-Вайнберга в целой популяции, а H_S – соответствующая гетерозиготность внутри субпопуляции. Генетическая изменчивость подразделенной популяции обеспечивается изменчивостью как внутри субпопуляций, так и между субпопуляциями. Параметр G_{st} определяет ту долю генетической изменчивости популяции, которая обеспечивается межсубпопуляционным различием генных частот. Если популяция однородна, G_{st} равен 0. Приближение его значений к 1.0 свидетельствует о подразделенности популяции и увеличении степени генетической дифференциации составляющих ее субпопуляций.

Расчеты проводили с использованием программы DISPAN (Ota, 1993). Коэффициент миграции

определяли по методу «редких аллелей» (Slatkin, 1981; Slatkin, Barton, 1989).

Результаты

Данные таблицы 1 показывают, что в ареале Палеарктики *C. plumosus* представлен не единой, а в значительной степени подразделенной популяцией. Степень подразделенности различна в разных географических районах ареала и снижается с запада на восток. Это обеспечивается разной стратегией изменения H_T и H_S в разных районах Палеарктики: в Западной Европе и Поволжье уровень как H_T , так и H_S ниже, чем в Палеарктике в целом. В Сибири же снижение H_T сопровождается ростом H_S .

Таблица 1
Степень дифференциации популяций *C. plumosus*
в разных географических районах Палеарктики

	Географический район				
	Палеарктика (35)*	Европа (22)	Западная Европа (11)	Поволжье (8)	Сибирь (13)
H_T	0.245	0.256	0.229	0.199	0.207
H_S	0.133	0.118	0.112	0.121	0.160
G_{st}	0.456	0.538	0.508	0.394	0.231

* Число популяций.

Вклад разных плеч хромосом в обеспечение цитогенетической дифференциации популяций *C. plumosus* в Палеарктике не одинаков (табл. 2). Плечо G мономорфно во всех исследованных популяциях *C. plumosus*, а в плече F H_T и H_S сходны, что свидетельствует о том, что вклад этих плеч в возникновение цитогенетической дифференциации популяций либо отсутствует, либо мал. Для остальных плеч величина H_T выше H_S , что указывает на существенный вклад межпопуляционной компоненты в цитогенетическую дифференциацию популяций.

Таблица 2
Вклад разных плеч хромосом в цитогенетическую дифференциацию популяций *C. plumosus*

	Плечо хромосомы						
	A	B	C	D	E	F	G
H_T	0.358	0.482	0.338	0.366	0.169	0.0052	0
H_S	0.207	0.240	0.205	0.212	0.088	0.0051	0
G_{st}	0.422	0.503	0.394	0.422	0.608	0.021	0

Вклад одного и того же хромосомного плеча в дифференциацию популяций *C. plumosus* может быть различным в разных географических районах (табл. 3). Плечо E, например, вносит наибольший вклад в дифференциацию популяций Европы, хотя в разных частях этого географического района он не одинаков: в За-

падной Европе существенно ниже, чем в Поволжье. Наименее гетерогенны по частотам последовательностей в этом хромосомном плече популяции Сибири.

Таблица 3
Вклад плеча E в дифференциацию популяций *C. plumosus* в разных географических районах

	Географический район				
	Палеарктика (35)	Европа (22)	Западная Европа (11)	Поволжье (8)	Сибирь (13)
H_T	0.169	0.210	0.058	0.279	0.093
H_S	0.086	0.055	0.042	0.080	0.086
G_{st}	0.608	0.739	0.284	0.712	0.080

* Число популяций.

Степень дифференциации популяций *C. plumosus* определенного типа цитогенетической структуры существенно ниже, чем для всего набора популяций во всех географических районах. Причем, как видно на примере популяций с цитогенетической структурой типа B, это характерно не только для того плеча хромосом, частоты которого определяют тип цитогенетической структуры популяции, но и для всех остальных, частоты которых не детерминированы (табл. 4).

Таблица 4
Цитогенетическая подразделенность популяций *C. plumosus* типа B

	Плечо хромосомы						
	A	B	C	D	E	F	G
H_T	0.177	0.374	0.192	0.252	0.108	0.0092	0
H_S	0.182	0.352	0.173	0.228	0.100	0.0090	0
G_{st}	0.089	0.060	0.092	0.102	0.057	0.015	0

Поток генов между популяциями снижает степень их дифференциации. Величины коэффициента миграции Nm между популяциями *C. plumosus* на всем пространстве Палеарктики составили 2.36, в Европе – 3.01, в Поволжье – 5.85, в Сибири – 7.37. Все эти значения больше 1.0 и потому свидетельствуют об отсутствии изоляции между исследованными популяциями *C. plumosus*. Коэффициент миграции между популяциями *C. plumosus* возрастает по направлению от Европы к Сибири.

Обсуждение

Полученные результаты показали, что в Палеарктике *C. plumosus* представлен не единственным панмиктическим кариофондом, а сложной системой цитогенетически дифференцированных отдельных популяций. Вклад разных плеч хромосом в дифференциацию популяций различен. Действительно, плечо G мономорфно, что свидетельствует об отсутствии дифференциации популяций *C. plumosus* в Палеарк-

тике. И в тех же популяциях существенно варьируют частоты последовательностей в хромосомных плечах Е и В, демонстрируя высокую дифференциацию популяций. Такая закономерность может быть следствием разной адаптивной значимости генных комплексов в разных плечах хромосом. Плечо G консервативно и не зависит от условий внешней среды. Плечо В, напротив, высокополиморфно, и спектр и частоты последовательностей дисков в этом плече коррелируют с таким фактором, как концентрация кислорода в воде (Vest Pedersen, 1984).

Вместе с тем степень подразделенности *C. plumosus* в Палеарктике существенно снижается для популяций одного типа цитогенетической структуры. Тип цитогенетической структуры популяции определяется тем, в каких плечах хромосом частоты MCP-последовательностей больше 0.5. В популяциях типа В частота MCP-последовательности plusB1 больше 0.5. Частоты последовательностей дисков в остальных плечах хромосом не детерминированы. Тем не менее в популяциях этого типа *Gst* низок не только в плече В, но и в остальных плечах, что демонстрирует низкую подразделенность популяций одного типа цитогенетической структуры. Это предполагает, что объединение хромосомных плеч в кариотипе не является нейтральным, возникает не случайно и находится под действием естественного отбора.

Существенный вклад в дифференциацию популяций вносит поток генов. Дифференциация популяций растет, если между ними нет обмена генами, и снижается, если между ними существует миграция. Популяции изолированы, если коэффициент миграции между ними $Nm < 1$. Если $Nm > 1$, миграция между популяциями существует и они не изолированы (Wright, 1978). Коэффициент миграции между популяциями *C. plumosus* ни в одном из географических районов Палеарктики не был ниже 1. Это означает, что в Палеарктике популяции *C. plumosus* не изолированы друг от друга и между ними возможен поток генов. Другая ситуация наблюдается между популяциями Палеарктики и Неарктики. Расчет по данным, имеющимся в литературе (Butler et al., 1999), показал, что коэффициент миграции между группами популяций с разных континентов, разделенных двумя океанами, составляет 0.169, что предполагает отсутствие заметного обмена генами между ними.

В Палеарктике степень дифференциации популяций *C. plumosus* убывает, а коэффициент миграции растет в направлении с запада на восток – от европейских к сибирским популяциям. Эта тенденция может служить свидетельством направления, в котором идет распространение этого вида.

Литература

1. Butler M.G., Kiknadze I.I., Golysina V.V. et al. Cytogenetic differentiation between Palaearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Gene. 1999. V. 42. P. 797–815.
 2. Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1973. V. 70. P. 3321–3323.
 3. Ota Y. DISPAN: Genetic distance and phylogenetic analysis, version 1.1. University Park, Pennsylvania: Pennsylvania State University. 1993.
 4. Slatkin M. Estimating level of gene flow in natural populations // Genetics. 1981. V. 99. P. 323–335.
 5. Slatkin M., Barton N.H. A comparison of three indirect methods for estimating the average level of gene flow // Evolution. 1989. V. 43. P. 1349–1368.
 6. Vest Pedersen B. The effect of anoxia on the survival of chromosomal variants in larvae of the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Hereditas. 1984. V. 101. P. 75–77.
 7. Wright S. Evolution and the genetics of population. V.4. Variability within and among natural populations. The University Chicago Press, Chicago, London. 1978. 580 p.
- Л.И.Гундерина, к.б.н., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

ЭВОЛЮЦИЯ ХРОМОСОМ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*, *SORICIDAE*, *LIPOTYRHLA*) В СИБИРИ И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Введение

У обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) обнаружен широкий внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм, обусловленный сериями Робертсоновских слияний и полноплечевых реципрокных транслокаций (Wójcik, 1993). На ареале вида описано более 50 хромосомных рас (Zima et al., 1996), но их действительное число пока неизвестно. Восточная часть ареала обыкновенной бурозубки, включающая Сибирь и Урал, была изучена относительно скучно. В работе представлены результаты наших исследований разнообразия кариотипов *S. araneus* на этой территории и их обсуждение с точки зрения послепедниковой истории вида.

Материал и методы

Бурозубки отловлены живоловками в период 1995–1997 гг. Препараты митотических хромосом изготавливались в полевых условиях из костного мозга с последующим G-окрашиванием в лаборатории (Раджабли, Крюкова, 1973; Kral, Radjabli, 1974).

Результаты и обсуждение

На восточной окраине ареала *S. araneus* мы обнаружили две новые хромосомные расы (Стрелка и Илга) и установили географические пределы двух других рас, описанных прежде (Новосибирск и Томск). Полученные данные позволили нам сделать попытку реконструировать хромосомную эволюцию бурозубок в этом районе. Предковой формой считается байкальская раса, обладающая наименьшим числом метацентрических хромосом (Zima et al., 1994) и сохранившаяся в период температурного минимума в южном поясе сибирского рефугиума. С потеплением климата бурозубки распространились на север вслед за распространением лесов. Каждая последующая раса образовывалась из предыдущей за счет поэтапного образования новых метацентрических хромосом. Эта группа родственных рас заселила горные системы юга Сибири.

На Южном Урале обнаружены три новые полностью метацентрические хромосомные расы (Юрюзань, Сок и Серов). Кариотипы этих рас филогенетически равноудалены друг от друга: единственной полноплечевой реципрокной транслокации достаточно, чтобы одна раса произошла из другой. Примыкающая к этой группе с востока новосибирская раса также отличается от серовской одной полноплечевой реципрокной транслокацией. На основании этих данных мы полагаем, что происхождение новосибирской расы связано с ледниками рефугиумами Уральских гор. После оледенения она распространилась на восток, следуя за освобождающейся после Сибирского ледникового озера территорией. В районе восточной окраины Западно-Сибирской равнины эти две независимые филогенетические группы встретились и образовали узкую гибридную зону, которая, по-видимому, представляет собой барьер, препятствующий интрагрессии хромосом.

Мы выражаем свою признательность В.В.Панову, М.Н.Бочкиреву и М.И.Родионовой за неоцененную помощь в отлове бурозубок.

Работа проводилась при финансовой поддержке международного фонда INTAS (№ 93–1463), Российского фонда фундаментальных исследований (№ 96–15–97738, 98–04–49656, 98–04–49734) и частично Министерства Республики Чехия (№ VS97102).

Литература

1. Раджабли С.И., Крюкова Е.П. Сравнение паттернов окраски хромосом двух видов хомячков видов *Cricetulus barabensis* и *C. griseus* // Цитология. 1973. Т. 15. С. 1527–1531.
2. Král B., Radjabli S.I. Banding patterns and Robertsonian fusions in the western Siberian population of *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Folia Zoologica. 1974. V. 23. P. 217–227.

3. Wójcik J.M. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in Poland: a model of karyotype evolution // Acta Theriologica. 1993. V. 38. P. 315–338.
4. Zima J., Fedyk S., Fredga K. et al. The list of the chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Hereditas. 1996. V. 125. P. 97–107.
5. Zima J., Macholán M., Filippucci M.G. et al. Karyotypic and biochemical status of certain marginal populations of *Sorex araneus* // Folia Zoologica. 1994. V. 43 (Suppl. 1). P. 43–51.

А.В.Поляков, Т.Ю.Ладыгина, П.М.Бородин, Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

Я.Зима, Институт биологии позвоночных, Академия наук Республики Чехия

А.Банашек, Институт биологии, Белостокский университет, Польша

Дж.Б.Сирл, Отделение биологии, Йоркский университет, США

Статьи печатаются по материалам конференции «Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia», проходившей в г. Новосибирске 21–26 августа 2000 г. Материалы подготовлены и изданы на английском языке на базе Института цитологии и генетики СО РАН:

Vol. 1.

- Part 1: Basic problems of species and ecosystems evolution.
- Part 2: Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: informational technologies and modelling.
- Part 3: Molecular-genetic bases of biodiversity (animals and plants)
- Part 4: Human genomes diversity in North Eurasia: evolutionary, populational and ecological aspects.

Vol. 2. Diversity of the flora and vegetation of North Eurasia.

Vol. 3. Diversity of the fauna of North Eurasia. Part 1, 2.

- Vol. 4. Forest and soil ecosystems of North Eurasia.
- Part 1: Forest ecosystems of North Eurasia.
- Part 2: Soil ecosystems of North Eurasia.

Vol. 5.

- Part 1: Water ecosystems of North Eurasia
- Part 2: Lake Baikal as a natural laboratory for studying species biodiversity and evolution.
- Part 3: Biodiversity and dynamics of ecosystems of North-Eastern Eurasia.

ЮБИЛЕИ

**ПРОФЕССОРУ
ВЯЧЕСЛАВУ АЛЕКСЕЕВИЧУ БЕРЕСТОВУ –
70 ЛЕТ**

8 марта исполняется 70 лет со дня рождения профессора Вячеслава Алексеевича Берестова, доктора ветеринарных наук, заслуженного деятеля науки РФ и Республики Карелия. Область научных интересов В.А.Берестова – ветеринария и звероводство, физиология и биохимия пушных зверей. Он автор 300 научных работ, в том числе 25 книг, 12 изобретений. Его работы получили широкое признание в России и за рубежом.

В.А.Берестов является пионером в изучении биохимии и форменных элементов крови пушных зверей. Работы по изучению видимых особенностей гомеостаза, возрастной и сезонной динамики состава крови позволили получить новые данные о биологических особенностях различных семейств пушных зверей в различных условиях их обитания, определить понятие «норма здоровья» зверей и на этой основе производить оценку их физиологического состояния (норма – патология). Работы В.А.Берестова по изучению обмена веществ и реактивности организма зверей при инфекционных, инвазионных и других болезнях внесли существенный вклад в развитие клинической биохимии пушных зверей.

В.А.Берестовым был разработан и изучен ряд биологических препаратов для животноводства, звероводства, птицеводства и пчеловодства

(апистимулин, гемостим, сусстим, минкостим, птахостим, пабетон, эпифизан и др.). В последнее время В.А.Берестов со своими коллегами разрабатывает новое направление – изучает действие группы химических соединений, обладающих антиэстрогенными свойствами, с целью их использования для повышения продуктивности животных.

В.А.Берестов был членом секции звероводства и кролиководства ВАСХНИЛ (1982 г.) и рабочей группы по звероводству и кролиководству СЭВ (1987 г.), возглавлял секцию физиологии и биохимии продуктивных животных Объединенного научного совета по комплексной проблеме «Физиология человека и животных» АН СССР (1983 г.).

Вячеслав Алексеевич активно занимается научно-просветительской и педагогической деятельностью. Под его научным руководством защищено 15 кандидатских диссертаций. В 1974 г. ему присвоено ученое звание профессора. Вячеслав Алексеевич преподавал в Петрозаводском государственном университете (доцент), Одесском сельскохозяйственном институте (профессор, зав. кафедрой в Николаевском филиале), Тверской государственной сельскохозяйственной академии (с 1997 г.), а с 1999 г. возглавляет кафедру в Рязанской государственной сельскохозяйственной академии им. профессора П.А.Костычева.

Вавиловское общество генетиков и селекционеров желает Вячеславу Алексеевичу доброго здоровья и дальнейших успехов.

000

Материалы в «Информационный вестник ВОГиС» направлять по адресу:

630090, Новосибирск-90, просп. ак. Лаврентьева, 10,

Институт цитологии и генетики, ВОГиС, Сибирское отделение

Тел: (383-2) 33-34-62

Факс: (383-2) 33-12-78

e-mail: vogis@cgi.nsk.su, kovalvs@bionet.nsc.ru

При перепечатке материалов ссылка на журнал обязательна

Гл. редактор

В.К.Шумный, академик
(Новосибирск)
Тел.: (3832) 333528
Факс: (3832) 331278
E-mail: shumny@bionet.nsc.ru

Зам. главного редактора

И.К.Захаров
(Новосибирск)
Тел.: (3832) 332906
Факс: (3832) 331278
E-mail: zakharov@bionet.nsc.ru

Редколлегия:

С.Г.Инге-Вечтомов,
член-корр. РАН (С.-Петербург)
Тел.: (812) 2133018
Факс: (812) 2133025
E-mail: inge@btc.blo.ru.ru

Ю.П.Алтухов,

академик РАН
(Москва)
Тел.: (095) 1358213
E-mail: yualt@vigg.ru

Н.А.И

(Новосибирск)
Тел.:
Факс:
E-mail:

В.Н.Степний,
(Томск)

Тел.: (3822) 234281
Факс: (3822) 415616

Л.А.Джапаридзе,
(С.-Петербург)

Тел.: (812) 2182411
Факс: (812) 2133025
E-mail: flora@ecol.spb.ru

В.С.И

секретарь
(Новосибирск)
Тел.:
Факс:
E-mail:

Сайер Урзинец!