

О ВЛИЯНИИ РЕКОМБИНАЦИИ СЕГМЕНТОВ ГОМОЛОГИЧНЫХ ХРОМОСОМ НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СМЕЖНЫХ ПОКОЛЕНИЙ

Проведён сравнительный анализ средней плодовитости (оценен по выходу имаго) и продолжительности развития потомств самок *Drosophila melanogaster* каждого из 4 генотипов, полученных от тест-кроссов $\text{♀}[\text{N} \times \text{cnc}] \times \text{♂cnc}$ и $\text{♀}[\text{cn} \times \text{c}] \times \text{♂cnc}$, после их скрещивания с самцами Canton-S. Сделан вывод о том, что обмен сегментами гомологичных хромосом на клеточном уровне запускает процессы, которые, развиваясь в онтогенезе, могут приводить как к стабилизации популяции, так и к формированию новой траектории онтогенеза.

В результате экспериментов по изучению связи кроссинговера с показателями некоторых компонентов приспособленности, проведённых нами ранее на *Drosophila melanogaster*, установлены: более высокий выход потомков от транс-дигетерозиготных самок, зависящая от плотности культур дифференциальная продолжительность развития кроссоверных и некроссоверных особей, более высокая дисперсия кроссоверных особей по продолжительности развития. Высказана мысль о том, что кроссинговер, помимо повышения генетической изменчивости популяций и минимизации действия храповика Мёллера, выполняет ещё одну функцию в популяциях — обуславливает изменение важных физиологических показателей и повышает изменчивость больших группировок особей по важным биологическим свойствам. Предположительные механизмы и цепь происходящих событий таковы: перемещение сегмента хромосомы в оппозиционную гомологичную хромосому вызывает появления новой локальной упаковки хроматина, топографии ДНК-элементов хромосомы и её стереометрии в ядре, следствием чего являются трансформации экспрессии генов и ядерно-цитоплазматических взаимодействий, приводящие к снижению упорядоченности внутриклеточных процессов и канализированности развития особей [1–4]. Происходить это может вне связи с аллельным составом структурных генов.

Настоящая работа является развитием названных представлений и имеет целью сравнение генетически идентичных самок разного происхождения (кроссоверы — некроссоверы) по продолжительности преимагинального развития их потомств и выходу имаго на культуру, позволяющему в условиях эксперимента судить о плодовитости самок-основательниц. В качестве генетических маркеров использованы гены *cinnabar* и *curved* (хромосома 2). Самок *D. melanogaster* суточного возраста каждого из 4 генотипических классов, полученных от тест-кроссов $\text{♀}[\text{N} \times \text{cnc}] \times \text{♂cnc}$ и $\text{♀}[\text{cn} \times \text{c}] \times \text{♂cnc}$, на сутки помещали во флаконы объёмом 10 мл с 2 мл стандартной дрожжевой среды попарно с самцами Canton-S, после чего удаляли. Эксперимент выполнен в трёх повторностях: в мае 2001 (вариант E01), июне 2002 (F02) и июле 2003 (G03) г. Изучено 1349 семейных культур общей численностью 102308 особей. Средние значения продолжительности развития и выхода особей в семьях самок-основательниц, происходящих от цис- (С) и транс-гетерозиготных (Т) матерей, приведены в таблице. Проведён сравнительный анализ этих показателей внутри групп и между группами С- и Т-семей. В последнем случае в каждой паре сравниваемых групп все самки-основательницы имели идентич-

ные генотипы, однако если в группе С они принадлежали к одному из родительских (Р) типов, то в группе Т — к одному из рекомбинантных (R) типов или наоборот.

Проведённый сравнительный анализ показал, что средний выход имаго в семьях самок-основательниц, происходящих от транс-дигетерозиготных матерей, значимо ($p < 0,05$) превышает выход особей в семьях самок, происходящих от цис-дигетерозиготных матерей, причём вне зависимости от генотипов и принадлежности к Р- или R-типам (см. таблицу). При сравнении потомств самок, имевших одинаковый генотип, установлено, что в вариантах E01 и G03, в условиях средней плотности населения, значимо более длительно ($p < 0,05$) развивались потомства самок родительских типов. В варианте F02, где плотность была повышенной, значимых отличий не выявлено.

В результате сравнительного анализа внутри С- и Т-групп семей установлено следующее. В С- и Т-семьях E01, Т-семьях F02 и С-семьях G03 средний выход особей от самок с родительскими вариантами хромосом оказался значимо ниже ($p < 0,05$), чем от кроссоверных самок. В С-группе варианта F02 и в Т-группе варианта G03 выход в семьях значимо не отличался, однако тенденция была аналогичной. Как и при сравнении С- и Т-групп семей, потомства самок Р-типов в вариантах эксперимента E01 и G03 развивались значимо более продолжительно ($p < 0,05$), чем потомства рекомбинантных самок, несмотря на то, что культуры от кроссоверных самок в названных вариантах эксперимента были более плотно населёнными в сравнении с культурами от самок Р-типов. В варианте эксперимента F02 значимых отличий не выявлено.

Ранее было установлено, что кроссоверные особи в условиях повышенной плотности населения в среднем развиваются более продолжительно, чем особи Р-типов [4]. Таким образом, имеет место обратная связь между качествами особей смежных поколений: кроссоверные самки, развивавшиеся в условиях повышенной плотности медленнее самок Р-типов, оставляют в среднем больше потомков, которые развиваются более быстро. Такая компенсация, имеющая сложную физиологическую природу, может быть одним из механизмов поддержания популяционного гомеостаза.

Явная физиологическая разнокачественность рекомбинантных и нерекомбинантных особей *D. melanogaster*, вероятно, не является следствием отличия их генотипов или изменения систем генов-модификаторов в результате кроссинговера. Причиной этих отличий являются, скорее, неканоническая наследственная изменчивость [5] на уровне клетки и онтогенетические флуктуации на уровне организма.

Средний выход имаго на культуру (N, абсолютные числа) и средняя продолжительность преимагинального развития особей (L, сут) в эксперименте

Генотипы матерей	Показатели	E01		F02		G03	
		C	T	C	T	C	T
cn ⁺ c ⁺ /cnc	N	40,99±1,51*	75,84±3,70*	114,76±3,89*	124,41±2,68*	63,61±2,71*	98,73±2,70*
	L	11,64±0,02*	11,49±0,03*	10,27±0,03	10,28±0,03	10,67±0,04*	10,43±0,04*
cnc ⁺ /cnc	N	46,01±1,19	49,14±1,93	103,46±4,17	107,97±3,38	65,58±3,05*	90,35±3,29*
	L	11,62±0,04	11,65±0,02	10,13±0,03	10,39±0,04	10,38±0,04	10,43±0,04
cn ⁺ c/cnc	N	45,91±1,48*	61,27±2,46*	105,41±4,37*	114,29±3,36*	57,88±4,27*	77,98±2,50*
	L	11,58±0,03*	11,85±0,07*	10,12±0,03*	10,38±0,04*	10,36±0,05	10,43±0,04
cnc/cnc	N	36,88±1,09*	59,35±4,71*	98,82±3,50*	127,60±3,57*	40,18±2,38*	78,49±2,04*
	L	11,68±0,03*	11,38±0,03*	10,05±0,02*	10,24±0,03*	10,43±0,06*	10,22±0,04*

Примечание. C-, T-самки происходят от цис- и транс-дигетерозиготных матерей соответственно. Звездочками обозначены отличия между самками одинакового генотипа разного происхождения (p<0,05).

В зонах видового ареала с нестабильными условиями обитания и плотностью населения рекомбинация сцепленных генов происходит значительно чаще, чем в зонах экологического оптимума. В ответ на стрессорное воздействие среды частоты обменов возрастают, в следующем поколении увеличивается доля более плодовых рекомбинантных особей, потомки которых развиваются более быстро. Названные события вполне могут привести к снижению ущерба, нанесённого популяции в предыдущий период.

Повышение частоты обменов в природной популяции может привести и к другим последствиям. Перенос некоторых сегментов хромосомы на хромосомную территорию (ХТ) гомолога способен повлиять на экспрес-

сию генов. Высказано предположение о том, что на периферии ХТ гены транскрипционно активны, внутри неё – неактивны [6]. Приняв идею о формировании организма с иными признаками и новой траекторией развития как следствии формирования нового варианта системы онтогенов [7], можно рассматривать переносы сегментов хромосом на ХТ гомологов как один из механизмов изменения регуляции внутриклеточных и онтогенетических процессов, приводящих к формированию новой системы регуляции и видообразованию. В таком случае усреднённая частота обменов в природных популяциях вида может служить характеристикой его эволюционных потенций.

ЛИТЕРАТУРА

- Новиков Ю.М., Фёдорова Л.В. Кроссинговер – элемент системы регуляции адаптивных и эволюционных потенций вида // Эволюция жизни на земле: Матер. III Междунар. симп. Томск, 1–3 ноября 2005 г., г. Томск: Томский государственный университет, 2005. С. 64–65.
- Фёдорова Л.В., Новиков Ю.М. Рекомбинация генетического материала и адаптационный гомеостаз // Эволюционная биология: Матер. II Междунар. конф. «Проблема вида и видообразование». г. Томск, 24–26 октября 2001 г. Томск: Томский государственный университет, 2002. Т. 2. С. 389–391.
- Фёдорова Л.В., Новиков Ю.М. Рекомбинация сегментов хромосомы 3 *D. melanogaster* и её связь с продолжительностью преимагинального развития // Вестник Том. гос. ун-та. Приложение. 2003. № 8. С. 215–217.
- Фёдорова Л.В., Новиков Ю.М. Кроссинговер как элемент системы генетической регуляции приспособленности популяции // Генетика в XXI веке: Современное состояние и перспективы развития. М.: Изд-во УРСС, 2004. С. 432.
- Голубовский М.Д. Неканоническое наследование // Природа. 2001. № 8. С. 16–25.
- Cremer T., Cremer C. Chromosome territories, nuclear architecture and gene regulation in mammalian cells // Nature. 2001. Vol. 2. P. 292–303.
- Чадов Б.Ф. Трансформация вида и видообразование – две формы эволюционного преобразования живого // Эволюция жизни на земле: Матер. III Междунар. симп. г. Томск, 1–3 ноября 2005 г. Томск, 2005. С. 73–75.

Статья поступила в редакцию журнала 7 сентября 2006 г., принята к печати 5 декабря 2006 г.