

Генетико-эволюционные взаимоотношения у видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* Беларуси

А. А. Сурков

Введение

Более полувека виды-двойники *Drosophila* группы *virilis* являются одними из основных объектов для различных генетических исследований. Представители этой группы двойниковых видов успешно использовались в качестве модельной системы для изучения процессов видообразования (Patterson, Stone, 1952; Майр, 1963; Гончаренко и др., 1989), генетики развития (Корочкин, 2002), молекулярной эволюции (Nei, 1971; Throckmorton, 1982; Spicer, Bell, 2002), а также таксономии и систематики (Goncharenko, Emeljanov, 1992). В пределах группы *virilis* в настоящее время насчитывается 14 видов-двойников, которые подразделяются на две филადы – филлада *virilis* и *montana*. Несмотря на то, что виды *Drosophila* группы *virilis* широко использовались в генетических экспериментах многие вопросы касающиеся эволюционно-филогенетических взаимоотношений между ними остаются предметом дискуссий.

Целью данной работы является анализ генетико-эволюционных взаимоотношений у видов-двойников *Drosophila* группы *virilis*, обитающих в природных популяциях Беларуси с использованием генов, кодирующих различные изоферменты.

Материалы и методы

В настоящее время на территории Беларуси найдены только два представителя *Drosophila* группы *virilis* в природных популяциях. Особи *D. lummei* Hackman и *D. littoralis* Meigen обитают вблизи незагрязненных рек и озёрных систем Беларуси и сопредельных территорий, буквально в литоральной зоне. Месторасположение проанализированных популяций показаны на рис. 1.

Название и расположение популяций: *D. littoralis* – Галые болота восточнее г. Гомеля; ручей в 10-км южнее г. Гомеля; вблизи г. Речица; п. Гаголи, недалеко от устья р. Березина; вблизи г. Орша; *D. lummei* – вблизи г. Гомеля; вблизи г. Орша (Гончаренко и др., 2004).

Взрослые особи видов *Drosophila* группы *virilis* исследовались методом электрофореза, подробно описанном ранее (Сурков, Гончаренко, Митрофанов, Корочкин 2003). Обозначен-

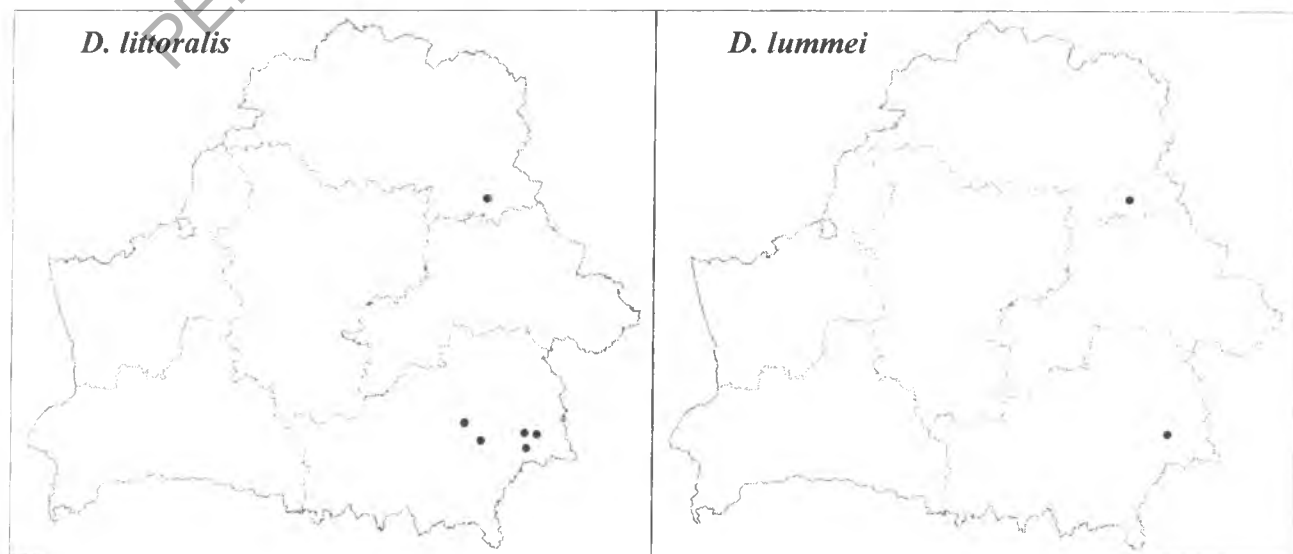


Рисунок 1 – Места взятия выборок видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* на территории Беларуси

ние выявленных электрофоретических вариантов дано по общепринятой номенклатуре Пракаша с соавторами (Prakash et al., 1969).

Для оценки **генетической близости и дифференциации** среди белорусских представителей *Drosophila* группы *virilis* использовался коэффициент генетической дистанции Неи, D_N (Nei, 1972), который учитывает различия в аллельных частотах всех проанализированных локусов.

Если D_N равно 0, то таксоны идентичны. Чем больше значение D_N , тем менее они родственны. Считается, что коэффициент дистанции Неи дает наиболее точные оценки генетической дифференциации, и поэтому он широко используется практически всеми исследователями. Дендрограмма, отражающая картину генетических взаимоотношений между исследованными видами *Drosophila* группы *virilis* на основании коэффициентов D_N , была построена путем **невзвешенного парногруппового метода кластерного анализа (UPGMA)** (Sneath, Sokal, 1973).

Еще одним достоинством коэффициента генетической дистанции Неи (D_N) является то, что он позволяет рассчитывать **время дивергенции (t)** таксонов различного ранга (Nei, 1971). Согласно Неи (1971), $t = 7.4 \times 10^5 D_N$. Имеется также другая оценка временной шкалы, предложенная Неи в более поздней работе, где $t = 5 \times 10^6 D_N$ (Nei, 1975).

Результаты и обсуждение

В ходе электрофоретического исследования особей двух видов *Drosophila* группы *virilis*, обитающих на территории Беларуси, из 8 природных популяций удалось выявить 56 различных электрофоретических вариантов. В результате проведенного нами всестороннего генетического анализа было установлено, что эти 56 электрофоретических вариантов, выявленных по 11 ферментным системам у представителей *Drosophila* группы *virilis*, находятся под генетическим контролем 14 локусов.

Следует подчеркнуть, что в популяционных исследованиях использованы только локусы с установленной нами генетической детерминацией. При анализе оказалось, что локусы

Fum, α -Gpdh, m-Mdh являются мономорфными, поскольку по этим генам у видов группы *virilis* найден только один аллель. Наибольшая изменчивость обнаружена по генам, кодирующим α -эстеразу-3, β -эстеразу-2, кислотную фосфатазу-1.

Для точной оценки уровня генетической дифференциации видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* мы использовали коэффициент генетической дистанции Неи (Nei, 1972), который учитывает различия по всем исследованным локусам, а не только по диагностическим и сильно различающимся. Дистанция Неи между *D. littoralis* и *D. lummei*, входящих в разные филлады, составила 0,645. Следовательно, у двух видов двойников произошло более 60 аллельных замен на 100 локусов.

Для наглядного изображения полученных результатов с использованием невзвешенного парно-группового метода кластерного анализа (UPGMA) построена дендрограмма, иллюстрирующая степень генетической дифференциации у исследованных видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* (рис. 2).

Из дендрограммы хорошо видно, что разница в генотипах между эти-

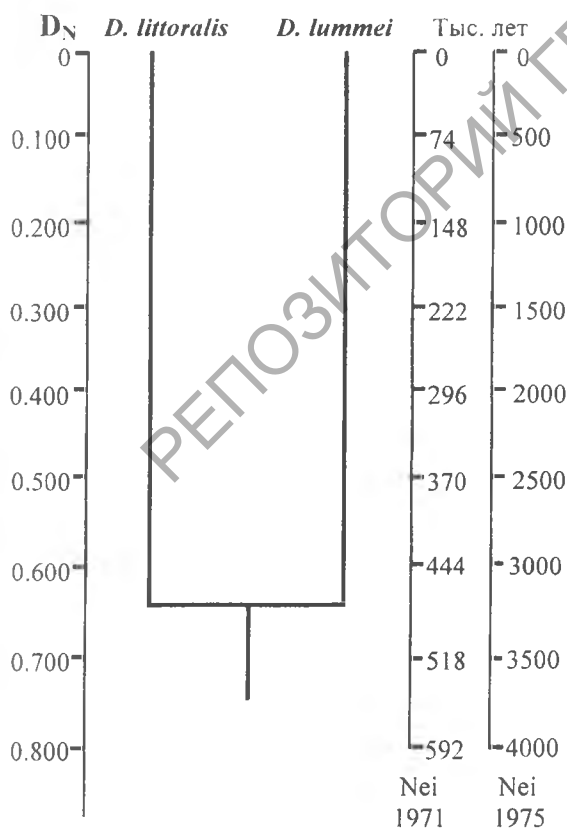


Рисунок 2 – Филогенетическое дерево проанализированных видов *Drosophila* группы *virilis*

ми видами превысила 60%. Вместе со столь внушительной разницей появилась и практически полная репродуктивная изоляция, так как среди немногочисленных межвидовых гибридов фертильны только отдельные самки. Следовательно, мы наблюдаем 5-ый уровень генетической дифференциации, когда после завершения процесса видообразования генетические различия и репродуктивный барьер продолжают углубляться, но морфологические отличия ещё крайне незначительны и визуально не обнаруживаются.

Установленные на основании генетической близости филогенетические взаимоотношения 2 видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* (рис. 2) в целом согласуются с результатами цитологического анализа (Throckmorton, 1982), по которым виды группы *virilis* распадаются на две филлады и возникают путём классической дивергентной эволюции.

Abstract. The paper presents genetic-evolutional relations of the sibling-species of *Drosophila* groups *virilis* of Belarus: *D. lummei* Hackman and *D. littoralis* Meigen.

Литература

1. Гончаренко Г.Г., Митрофанов В.Г., Корочкин Л.И., Савицкий Б.П. *Первый этап видообразования у двух подвидов Drosophila группы virilis* // ДАН СССР. – 1989. – Т. 304. № 2. – С. 448-451.
2. Гончаренко Г.Г., Сурков А.А., Митрофанов В.Г., Корочкин Л.И. *Генетико-эволюционные и таксономические взаимоотношения у видов-двойников Drosophila группы virilis Палеарктики* // Известия Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины. – Гомель, 2004. – №3. – С. 144-157.
3. Корочкин Л.И. *Биология индивидуального развития (генетический аспект): Учебник.* – М.: МГУ, 2002. – 264 с.
4. Майр Э. *Зоологический вид и эволюция.* Пер. с англ. М.: Мир, 1968. – 462 с.
5. Сурков А.А., Гончаренко Г.Г., Митрофанов В.Г., Корочкин Л.И. *Методический подход к исследованию генофондов короткоусых двукрылых Drosophila группы virilis в природных популяциях Беларуси* // Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины, 2003. – № 5– С. 50-54.
6. Goncharenko G.G., Emelianov I.M. *An electrophoretic key to adult members of the sibling species belonging to the Drosophila virilis group (Diptera, Drosophilidae) inhabiting Soviet Union and adjacent countries* // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. – 1992. – V. 30. – P. 281-286.
7. Nei M. *Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity* // Am. Nat. 1971. V. 105. – P. 385-398.
8. Nei M. *Genetic distance between populations* // Am. Nat. 1972. V. 106. – P. 283-292.
9. Nei M. *Molecular Population Genetics and Evolution* // Amsterdam: Holland Press, 1975. – 278 p.
10. Patterson S.T., Stone W.S. *Evolution in the genus Drosophila* // N. Y.: McMillan. – 1952 – P.610.
11. Prakash S., Lewontin R. C., Hubby J. L. *A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of Drosophila pseudoobscura* // Genetics, 1969. V. 61. – P. 841-858.
12. Sneath P. H. A., Sokal R. R. *Numerical Taxonomy: the Principles and Practice of Numerical Classification* // San Francisco: W. H. Freeman, 1973. – 573 p.
13. Spicer G. S., Bell C.D. *Molecular phylogeny of the Drosophila virilis species group (Diptera: Drosophilidae) inferred from mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA gene* // Genes Ann. Entomol. Soc. Am. 95(2). – 2002. – P. 156-161.
14. Throckmorton L. H. *The virilis species group* In M. Ashburner and E. Novitsky [eds.], *The genetics and biology of Drosophila*, vol. 3B. Academic, London. – 1982. – P. 227-297.