

Скорость обмена генетическим материалом у *Drosophila littoralis* (Diptera: Drosophilidae) в географически связанных и изолированных природных популяциях

Сурков А.А., научный сотрудник, ассистент
Гомельский государственный университет имени Ф. Скорины (Беларусь)

Введение

Основным микроэволюционным фактором, сглаживающим действие естественного отбора, дрейфа генов и мутационного процесса, лежащих в основе генетической дифференциации природных популяций, является генный поток. Именно генный поток путем обмена наследственным материалом между популяциями выравнивает их генетическую структуру, позволяя виду сохранять единый генофонд. Величина генного потока зависит от сложного взаимодействия различных микроэволюционных сил и может серьезно различаться в изолированных или непрерывных популяциях одного вида.

С появлением генетических маркеров у исследователей впервые возникла возможность точно оценивать величину генного потока. Удобной моделью для оценки генного потока в природных популяциях насекомых является хорошо генетически изученная *Drosophila littoralis* Meigen — палеарктический представитель двойниковых видов, входящих в группу *virilis*. Виды-двойники *Drosophila* группы *virilis* успешно использовались в качестве модельной системы для изучения процессов видообразования [1; 2; 3], молекулярной эволюции [4; 5; 6], а также таксономии и систематики [7; 8]. В тоже время скорость обмена генетическим материалом в природных популяциях этих видов практически не изучалась.

Целью данной работы было провести оценку уровня генного потока у *D. littoralis* в географически связанных и изолированных природных популяциях Палеарктики на основе использования в качестве молекулярно-генетических маркеров 14 генов кодирующих изоферменты.

Материалы и методы

D. littoralis обитает вблизи незагрязненных лесных водоемов. Её взрослые особи были отловлены в 10 природных популяциях (рис. 1), которые находятся в восточной части ареала распространения данного вида на территории Палеарктики [6; 7; 9].

Название популяций и месторасположение исследованных особей *D. littoralis*: 1) «Днепровская» — вблизи г. Речица, Беларусь; 2) «Гомель ручейная» — вблизи г. Гомель, Беларусь; 3) «Гомель болотная» — вблизи г. Гомель, Беларусь; 4) «Орша» — вблизи г. Орша, Беларусь; 5) «Латвия» — вблизи г. Цесие, Латвия; 6) «Кропотово» — вблизи п. Кропотово, Московская обл.; 7) «Карелия» — побережье Белого моря, Карелия; 8) «Новосибирск» — р. Обь южнее г. Новосибирск; 9) «Алтай» — р.

Катунь вблизи г. Бийск, Алтайский кр.; 10) «Талас» — вблизи г. Талас, Кыргызстан. Месторасположение проанализированных популяций показаны на рис. 1.



Рис. 1. Месторасположение проанализированных популяций *D. littoralis* на территории Палеарктики. «•» — популяции, «—» — граница распространения

Изученные популяции были подразделены на группы: европейская — популяции 1–7, сибирская — 8–9 и тьяньшаньская — 10.

Взрослые особи вида *D. littoralis* исследовались методом электрофореза. Электрофоретическое фракционирование особей проводилось нами по 11 ферментам с использованием двух буферных систем: А) трис-ЭДТА-боратная, pH 8,6; В) трис-цитрат, pH 6,2. Все параметры электрофоретического фракционирования, а также методики экстракции и гистохимического выявления ферментов подробно приведены нами ранее [1; 10; 11]. Обозначение выявленных электрофоретических вариантов дано по общепринятой номенклатуре Пракаша с соавторами [12].

Для выявления значения генетической подразделённости популяций использовали показатели F_{ST} [13] и G_{ST} [14]. Величина генного потока ($N_e m$) определялась из соотношения $N_e m = (1 - F_{ST}) / 4F_{ST}$, где F_{ST} — коэффициент подразделённости популяций [13].

Результаты и обсуждение

В ходе электрофоретического исследования особей *D. littoralis*, из 10 природных популяций по 11 ферментным системам удалось выявить 41 различный электрофорети-

ческий вариант, находящийся, как было показано ранее [15; 16] под генетическим контролем 14 локусов.

Для оценки генетической структуры были рассчитаны

частоты встречаемости аллелей в каждой из 10 исследованных популяций *D. littoralis*. Аллельные частоты по 14 проанализированным генам представлены в табл. 1.

Таблица 1. Аллельные частоты в исследованных природных популяциях *D. littoralis*

Локусы	Аллели	Популяции									
		Дн*	Г-р	Г-б	Орш	Лат	Кр	Кар	Нов	Алт	Тал
PGM	n**	62	106	156	4	8	4	10	4	12	36
	0,40	0,032	0,009	0,006	0,000	0,000	0,250	0,000	0,000	0,000	0,027
	0,80	0,952	0,973	0,969	0,750	1,000	0,750	1,000	0,750	0,750	0,973
	1,00	0,016	0,009	0,019	0,250	0,000	0,000	0,000	0,250	0,167	0,000
	1,20	0,000	0,009	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083	0,000
ME	n	62	106	156	4	8	4	10	4	12	36
	1,10	0,000	0,000	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,20	1,000	1,000	0,994	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
HK-1	n	62	106	136	4	8	4	10	4	12	36
	1,00	0,032	0,000	0,014	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,40	0,919	0,982	0,979	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1,80	0,032	0,009	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
HK-8	n	62	106	136	4	8	4	10	4	12	36
	1,00	0,968	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1,05	0,032	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,00	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
FUM	n	62	106	144	4	0	4	10	0	0	36
	1,00	1,000	1,000	1,000	1,000	0,000	1,000	1,000	0,000	0,000	1,000
α-EST-3	n	68	116	149	4	0	4	10	0	0	36
	0,90	0,000	0,008	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	0,95	0,132	0,155	0,255	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083
	1,00	0,059	0,086	0,042	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,02	0,324	0,302	0,315	0,250	0,000	0,250	0,700	0,000	0,000	0,734
	1,10	0,324	0,379	0,248	0,500	0,000	0,250	0,200	0,000	0,000	0,128
β-EST-2	n	63	112	154	4	8	4	10	4	10	36
	1,36	0,000	0,000	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,39	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,44	0,111	0,125	0,104	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,46	0,016	0,000	0,032	0,000	0,000	0,500	0,200	0,000	0,000	0,000
	1,48	0,587	0,572	0,565	0,500	0,750	0,500	0,700	0,500	0,600	0,083
ACPH-1	n	62	106	152	4	9	4	8	4	12	36
	1,03	0,000	0,038	0,040	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,08	0,823	0,840	0,809	1,000	0,556	1,000	0,750	0,750	0,500	1,000
	1,14	0,064	0,094	0,092	0,000	0,333	0,000	0,125	0,000	0,250	0,000
	1,20	0,113	0,028	0,059	0,000	0,111	0,000	0,125	0,250	0,250	0,000
ADH	n	62	80	112	4	8	4	6	4	12	36
	1,00	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,40	0,984	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
ODH	n	30	52	12	0	0	2	0	0	0	0
	0,95	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,00	0,901	0,943	0,917	0,000	0,000	0,500	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,05	0,000	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	1,10	0,066	0,000	0,083	0,000	0,000	0,500	0,000	0,000	0,000	0,000
α-GPDH	n	0	0	2	0	8	0	0	4	12	6
	1,00	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000
ε-MDH	n	0	0	2	0	8	0	0	4	12	6
	1,91	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000
m-MDH	n	0	0	2	0	8	0	0	4	12	6
	1,00	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000
IDH	n	0	0	2	0	8	0	0	4	12	6
	0,98	0,000	0,000	1,000	0,000	0,875	0,000	0,000	1,000	0,833	1,000
	1,00	0,000	0,000	0,000	0,000	0,125	0,000	0,000	0,000	0,167	0,000

Примечание. * Дн – Днепро́вская, Г-р – Гомель ручейная, Г-б – Гомель болотная, Орш – Орша, Лат – Латвия, Кр – Кро́потово, Кар – Каре́лия, Нов – Новосиби́рск, Алт – Алта́й, Тал – Тала́с, ** n – число проанализированных геномов.

Как видно из таблицы 1 полностью мономорфными в исследованных популяциях являются четыре локуса: Fum, α -Gpdh, c-Mdh, m-Mdh, поскольку по каждому из них найден только один аллель. Наибольшая изменчивость обнаружена по генам, кодирующим α -эстеразу-3, β -эстеразу-2, кислотную фосфатазу-1 и октанодегидрогеназу (табл. 1).

На основании аллельных частот, используя F-статистику Райта (F_{ST}) и G-статистику Ней (G_{ST}), предпринята попытка оценить состояние равновесия и степень подразделенности исследованных природных популяций *D. littoralis* Палеарктики.

Показатель подразделенности — F_{ST} для всех множественных аллелей подсчитывался как средневзвешенный по всем исследованным популяциям и варьировал в полиморфных локусах от 0,085 (α -Est-3) до 0,135 (β -Est-2) (табл. 2). Среднее значение F_{ST} составило 0,053. Это говорит о том, что 94,7% всей изменчивости находится внутри популяций *D. littoralis* и только 5,3% приходится на межпопуляционную изменчивость. Относительно близкое среднее значение, равное 0,072 (табл. 2), было установлено и по другому показателю, определяющему подразделенность — G_{ST} , который, как было показано в работе Ней [16], эквивалентен параметру F_{ST} . Полученные значения F_{ST} и G_{ST} , приведенные в табл. 2, позволяют говорить об определенной неоднородности генетической структуры, по крайней мере, в изученной нами части ареала *D. littoralis*, что может объясняться географической удаленностью и изолированностью ряда проанализированных популяций Палеарктики (рис. 1). Популяции Латвии, Белоруссии и России тесно связаны между собой и изолированы от Сибирских и Тянь-шаньских большим расстоянием и географическими преградами.

Генный поток вычислялся для всех исследованных трех групп популяций *D. littoralis* Палеарктики. Результаты сведены в таблицу 3. Рассчитав значение F_{ST} для каждой группы популяций (табл. 3), мы определили величину генного потока ($N_e m$), которая оказалась для европейско-сибирско-тянь-шаньской группы популяций равной 4,47. Это говорит о том, что изученные популяции *D. littoralis* обмениваются генетическим материалом в среднем с интенсивностью 4,5 мигранта за поколение. При исключении популяции Тянь-Шаня величина $N_e m$ для европейско-сибирской группы увеличивается до 4,96 мигрантов за поколение. Значение генного потока для европейской группы популяций при исключении популяций Алтая и Новосибирска увеличивается до 5,31 мигрантов за поколение (табл. 3).

Полученные данные однозначно указывают на достаточно интенсивный обмен генетическим материалом между исследованными популяциями *D. littoralis* в Палеарктическом регионе, не смотря на наличие между ними географических преград, таких как Уральские, Алтайские и Тянь-шаньские горы. Степень отличия в показателе $N_e m$ хорошо соответствуют характеру рас-

Таблица 2. Значения показателей подразделенности в популяциях *D. littoralis*

Локус	F_{ST}	G_{ST}
PGM	0,129	0,139
ME	0,005	0,005
HK-1	0,026	0,034
HK-8	0,029	0,029
FUM	0,000	0,000
α -EST-3	0,085	0,115
β -EST-2	0,135	0,194
ACPH-1	0,110	0,142
ADH	0,115	0,236
ODH	0,132	0,260
α -GPDH	0,000	0,000
c-MDH	0,000	0,000
m-MDH	0,000	0,000
IDH	0,096	0,096
Среднее	0,053	0,072

Таблица 3. Показатели коэффициента подразделенности и генного потока в группах популяций *D. littoralis*

Группы популяций	F_{ST}	$N_e m$
Европейско-сибирско-тянь-шаньские	0.053	4.47
Европейско-сибирские	0.048	4.96
Европейские	0.045	5.31

пределения и взаимосвязи популяций у *D. littoralis* и напрямую связана с географической удаленностью популяций друг от друга.

Заключение

Таким образом, в работе на основании проведенного генетического анализа 10 природных популяций *D. littoralis* Палеарктики, с использованием 14 генов, были установлены основные показатели генетической подразделенности и генного потока. Величина генного потока ($N_e m$) для всех исследованных нами популяций составила 4,47. Показано, что для отдельных групп популяций эта величина возрастает до 5,31. Полученные генетические данные однозначно указывают на зависимость величины генного потока от географической удаленности популяций друг от друга.

Автор выражает искреннюю благодарность члену-корреспонденту НАН Беларуси, профессору Гончаренко Г.Г. за всестороннюю помощь в проведении научных исследований.

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. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 462 с.
3. Patterson S.T., Stone W.S. Evolution in the genus *Drosophila*. N. Y.: McMillan, 1952. 212 p.
4. Nei M. Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity // Amer. Natur. 1971. V. 105. P. 385–398.
5. 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. 2002. V. 95. P. 156–161.
6. Throckmorton L.H. The *virilis* species group. In M. Ashburner and E. Novitsky [eds.]. The genetics and biology of *Drosophila*. London: Academic. 1982. V. 3B. P. 227–297.
7. Гончаренко Г.Г., Емельянов И.М. Электрофоретический ключ для типировки взрослых особей двойниковых видов *Drosophila* группы *virilis*, обитающих в Палеарктике // Докл. АН СССР, 1990. Т. 313. № 2. С. 448–452.
8. 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.
9. Lakovaara S., Saura A., Lankinen P., Pohjola L., Lokki P. The use of isoenzymes in tracing evolution and in classifying Drosophilidae // Zool. Scr. 1976. V. 5. P. 173–179.
10. Гончаренко Г.Г., Митрофанов В.Г., Катохин А.Н. Изучение биохимического полиморфизма у *Drosophila imeretensis* в природных популяциях Краснодарского края // Генетика. 1984. Т. XX. № 4. С. 620–627.
11. 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 ГГУ им. Ф. Скорины. 2003. № 5. С. 50–54.
12. 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.
13. Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regards to systems of mating // Evolution. 1965. V. 19. P. 395–420.
14. Nei M. Molecular Population Genetics and Evolution. Amsterdam: Holland Press, 1975. 278 p.
15. Гончаренко Г.Г. Аллозимная диагностика видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* // ДАН СССР. 1987. Т. 295. № 4. С. 976–980.
16. 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 ГГУ им. Ф. Скорины. 2004. №3. С. 144–157.