

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 575.8: 595.773.4

ЭТАПЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ *DROSOPHILA*
ГРУППЫ *VIRILIS* ПАЛЕАРКТИКИ

© 2011 г. Г. Г. Гончаренко, В. Г. Митрофанов, А. А. Сурков, Л. И. Корочкин

Представлена академиком В.К. Шумным 26.04.2011 г.

Поступило 26.04.2011 г.

Одной из важнейших проблем эволюционной генетики остается вопрос о механизмах видообразования. По словам известного генетика Р. Левонтина "... мы буквально ничего не знаем о тех генетических изменениях, которые происходят при формировании видов. Какая часть генома затрагивается на первых этапах дивергенции двух популяций, обуславливая их репродуктивную изоляцию?" [1].

Целью нашей работы было на основании анализа 15 аллозимных локусов установить уровень генетической дифференциации и эволюционно-филогенетические взаимоотношения у 6 представителей двойниковых видов *Drosophila* группы *virilis*, имеющих различную степень репродуктивной изоляции.

Материал для эволюционно-генетического анализа видов-двойников был собран из 47 природных популяций Палеарктики. *Drosophila virilis* Sturtevant — из двух регионов ареала (Украина — Закарпатье, Россия — Краснодарский край). *D. lummei* Hackman — из 6 регионов (Молдавия, Беларусь, Финляндия, Россия — Краснодарский край, Московская и Новосибирская обл.). *D. montana* Stone, Griffen, Patterson — из 4 регионов (Украины — Карпаты и России — Краснодарский край, Карелия, Камчатка). *D. ezoana* Takada, Okada — из 4 регионов (Алтай, Приморский край, Камчатка, Сахалин). Подвид *D. littoralis littoralis* Meigen — из 8 регионов (Украина, Беларусь, Финляндия, Кыргызстан, Россия — Карелия, Алтай, Московская и Новосибирская обл.). Особи другого подвида — *D. littoralis imeretensis* — из двух регионов (Россия — Краснодарский край и Абхазия). Отлов популяционного материала проводили в течение полевых сезонов 1980–2006 гг.

Взрослые особи видов-двойников исследовались методом электрофоретического анализа изоферментов, подробно описанным нами ранее

[2–5]. Каждая муха была исследована по 15 генам, кодирующим 11 ферментов. Обозначение выявленных электрофоретических аллельных вариантов дано по общепринятой номенклатуре Пракаша с соавт. [6].

Всего в ходе исследования 47 природных популяций палеарктических видов-двойников группы *virilis* нами было выявлено 89 различных аллелей по 15 локусам. Данные по частотам этих аллелей у всех исследованных видов представлены в табл. 1. Из таблицы видно, что все 6 палеарктических таксонов группы *virilis* не отличаются друг от друга по трем мономорфным генам α -Gpdh, Fum, m-Mdh и лишь в минимальной степени различаются по Hk-8 и Odh. В то же время по 10 остальным генам между видами имеются четкие различия, в ряде случаев существенные (табл. 1).

На основании представленных в табл. 1 аллельных частот были рассчитаны коэффициенты генетической дистанции Неи (D_N) [7], отражающие степень различия между сравниваемыми таксонами по всем аллелям 15 генов. Полученные нами значения в виде диагональной матрицы представлены в табл. 2.

Как и следовало ожидать, наиболее близкая генетическая дистанция, равная 0.141, оказалась между *D. l. littoralis* и *D. l. imeretensis*. Иными словами, у этих аллопатрических подвидов произошло более 14 аллельных замещений на 100 локусов за время их раздельного существования. Одним из достоинств коэффициента дистанции Неи является то, что его значения можно переводить на временную шкалу [8, 9]. Исходя из пересчета, следует, что популяции разделились на две подвиговые группы приблизительно 300–350 тыс. лет назад. Эти результаты согласуются с палеонтологическими данными, по которым, вследствие наступления ледников на европейскую территорию животные и растения отступили в два, так называемых, рефугиума — Балканский и Черноморский [10]. Вероятно, именно тогда в конце плейстоцена единый вид *D. littoralis* разделился на аллопатрические популяции, которые к настоящему времени достигли уровня подвидов. Несмотря на большие генетические различия, существующие между

Гомельский государственный университет
им. Франциска Скорины, Беларусь

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова,
Российской Академии наук, Москва

Таблица 1. Частоты аллелей по 15 локусам у *D. virilis*, *D. lummei*, *D. l. littoralis*, *D. l. imeretensis*, *D. montana* и *D. ezoana**

Локус	Аллель	vir	lum	lit	imer	mont	ezo	Локус	Аллель	vir	lum	lit	imer	mont	ezo
PGM	<i>n</i>	196	99	570	819	32	44	α -EST-4	<i>n</i>	128	95	558	782	34	21
	0.40	0.000	0.000	0.018	0.011	0.000	0.000		0.90	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.000
	0.80	0.000	0.929	0.958	0.879	0.000	0.251		0.95	0.000	0.000	0.000	0.000	0.147	0.000
	0.85	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000		1.00	0.000	0.000	0.000	0.000	0.677	0.000
	0.95	0.000	0.000	0.000	0.006	0.000	0.000		1.05	0.000	0.000	0.000	0.000	0.147	0.000
	1.00	0.964	0.071	0.019	0.097	1.000	0.704		<i>n</i>	172	98	603	785	34	77
	1.20	0.036	0.000	0.005	0.002	0.000	0.045		0	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000
	1.22	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000		1.00	0.994	0.000	0.000	0.000	0.000	0.259
ME	<i>n</i>	172	98	605	487	38	42	ACPH-1	1.01	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.000
	0.85	0.000	0.000	0.000	0.000	0.974	0.000		1.03	0.000	0.000	0.017	0.006	0.000	0.000
	1.00	1.000	1.000	0.000	0.000	0.026	1.000		1.05	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.129
	1.10	0.000	0.000	0.002	0.990	0.000	0.000		1.07	0.000	0.051	0.000	0.000	0.000	0.000
	1.20	0.000	0.000	0.998	0.010	0.000	0.000		1.08	0.000	0.643	0.869	0.979	0.000	0.611
HK-1	<i>n</i>	196	96	539	819	32	44		1.14	0.000	0.000	0.071	0.010	0.000	0.000
	0.60	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000		1.20	0.000	0.000	0.053	0.004	0.000	0.000
	0.98	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.978		1.26	0.000	0.276	0.000	0.000	0.000	0.000
	1.00	0.995	1.000	0.011	0.001	1.000	0.000		1.35	0.000	0.000	0.000	0.000	0.883	0.000
	1.40	0.000	0.000	0.978	0.991	0.000	0.022		1.45	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.000
	1.80	0.000	0.000	0.007	0.002	0.000	0.000		1.58	0.000	0.000	0.000	0.000	0.088	0.000
	2.00	0.000	0.000	0.004	0.006	0.000	0.000		1.80	0.000	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000
HK-8	<i>n</i>	192	96	539	819	30	44	ADH	<i>n</i>	192	96	535	717	34	22
	0.90	0.000	0.000	0.000	0.000	0.266	0.000		1.00	1.000	1.000	0.002	0.001	0.000	0.000
	1.00	1.000	1.000	0.998	1.000	0.734	1.000		1.40	0.000	0.000	0.998	0.994	1.000	1.000
	1.05	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000		1.80	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000
β -EST-2	<i>n</i>	192	100	609	821	37	60	α -GPDH	<i>n</i>	38	66	34	62	30	26
	0	0.000	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000		1.00	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	1.00	0.578	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	ODH	<i>n</i>	126	32	133	180	4	0
	1.02	0.000	0.870	0.000	0.000	0.000	0.000		0.95	0.000	0.031	0.015	0.005	0.000	0.000
	1.11	0.250	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000		1.00	0.976	0.969	0.917	0.941	1.000	0.000
	1.16	0.000	0.070	0.000	0.000	0.000	0.000		1.05	0.024	0.000	0.023	0.016	0.000	0.000
	1.18	0.172	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	FUM	1.10	0.000	0.000	0.038	0.033	0.000	0.000
	1.25	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.350		1.20	0.000	0.000	0.007	0.005	0.000	0.000
	1.27	0.000	0.000	0.000	0.000	0.054	0.000		<i>n</i>	128	44	525	819	28	4
	1.36	0.000	0.000	0.002	0.000	0.027	0.000		1.00	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
α -EST-3	1.39	0.000	0.000	0.002	0.000	0.054	0.567	C-MDH	<i>n</i>	92	90	188	4	40	26
	1.44	0.000	0.000	0.074	0.001	0.135	0.083		0.90	0.000	0.044	0.000	0.000	0.000	0.000
	1.46	0.000	0.000	0.021	0.000	0.000	0.000		0.91	0.000	0.000	0.952	1.000	0.000	0.000
	1.48	0.000	0.000	0.575	0.008	0.297	0.000		0.94	0.000	0.000	0.048	0.000	1.000	0.000
	1.50	0.000	0.000	0.000	0.000	0.352	0.000	M-MDH	0.96	0.000	0.056	0.000	0.000	0.000	0.000
	1.51	0.000	0.000	0.326	0.991	0.081	0.000		0.98	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
	<i>n</i>	192	95	594	782	37	21		1.00	1.000	0.900	0.000	0.000	0.000	0.000
	0	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000		<i>n</i>	92	90	188	4	40	26
	0.84	0.453	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	IDH	1.00	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	0.85	0.000	0.000	0.000	0.076	0.000	0.239		<i>n</i>	4	90	34	0	40	56
	0.90	0.151	0.905	0.002	0.235	0.000	0.285		0.87	0.000	0.000	0.000	0.000	0.975	0.000
	0.92	0.000	0.000	0.000	0.000	0.162	0.000		0.89	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	0.95	0.000	0.053	0.178	0.492	0.108	0.476		0.90	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000
	0.96	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000		0.94	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
	0.98	0.182	0.000	0.000	0.000	0.108	0.000		0.95	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000
	1.00	0.172	0.000	0.052	0.000	0.244	0.000		0.98	0.000	0.000	0.912	0.000	0.000	0.000
	1.02	0.000	0.000	0.332	0.087	0.081	0.000		1.00	0.000	0.989	0.088	0.000	0.000	0.000
	1.10	0.000	0.000	0.296	0.110	0.297	0.000								
	1.14	0.000	0.000	0.140	0.000	0.000	0.000								

* vir – *D. virilis*, lum – *D. lummei*, lit – *D. l. littoralis*, imer – *D. l. imeretensis*, mon – *D. montana*, ezo – *D. ezoana*; *n* – число проанализированных геномов.

Таблица 2. Значения коэффициентов генетической дистанции Неи для шести таксонов *Drosophila* группы *virilis*

Вид	<i>D. lummei</i>	<i>D. l. littoralis</i>	<i>D. l. imeretensis</i>	<i>D. montana</i>	<i>D. ezoana</i>
<i>D. virilis</i>	0.334	0.909	0.843	0.608	0.627
<i>D. lummei</i>		0.645	0.580	0.764	0.636
<i>D. l. littoralis</i>			0.141	0.687	0.617
<i>D. l. imeretensis</i>				0.668	0.511
<i>D. montana</i>					0.684

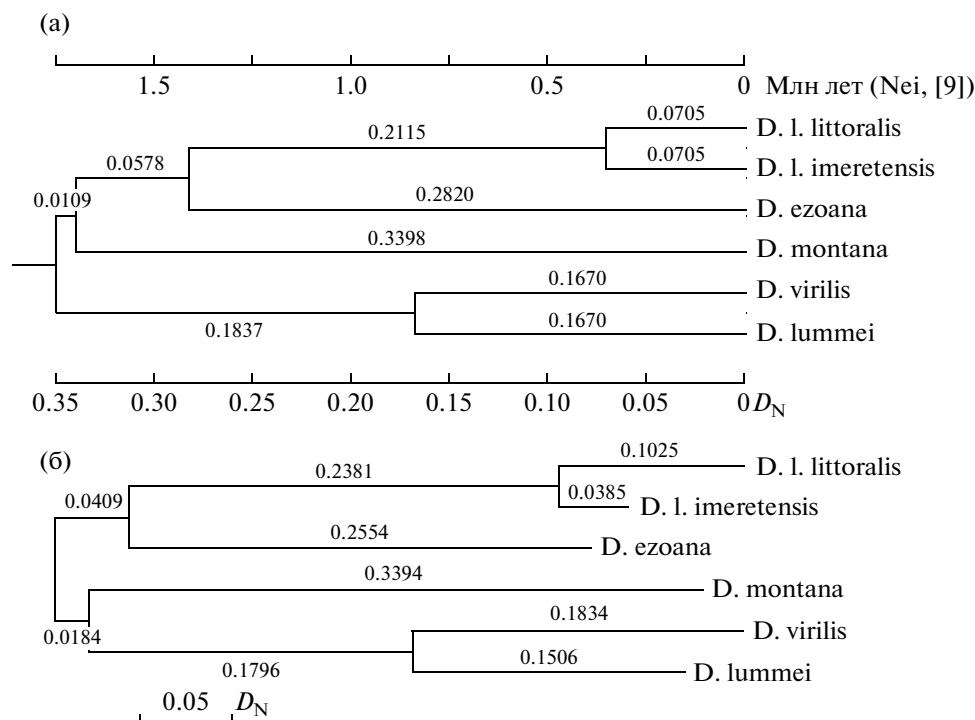
подвидами, репродуктивного барьера между ними еще не существует. Видимо, накопление различий по 14% структурных генов недостаточно для формирования репродуктивной изоляции.

На втором этапе видообразовательного процесса находятся двойниковые виды *D. virilis* и *D. lummei*, дистанция Неи между которыми оказалась равной 0.334 (табл. 2). Следовательно, у этих видов-двойников произошло более 33 аллельных замен на 100 локусов. Более 33% разницы в геномах *D. virilis* и *D. lummei* оказалось недостаточно для формирования полного репродуктивного барьера, поскольку в лабораторных условиях можно получить плодовитых потомков обоего пола. Однако этой генетической разницы оказалось достаточно для того, чтобы *D. virilis* могла приспособиться только к обитанию в урбанизированной зоне на винных и соковых заводах, в то время как *D. lummei* обитает только в лесных

экосистемах. Все это однозначно говорит о том, что процесс видообразования между этими видами завершен дивергенцией в различные экологические ниши.

На основании значений D_N с использованием метода невзвешенного парно-группового кластерного анализа (UPGMA) [11] и метода ближайших соседей (NJ) [12] были построены две дендрограммы, наглядно отражающие степень генетической дифференциации у исследованных видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* Палеарктики (рис. 1).

Из дендрограммы (рис. 1а) хорошо видно, что *D. ezoana*, *D. montana*, *D. l. littoralis* и *D. l. imeretensis*, которые входят в филалу *montana*, замыкаются в собственный кластер, отделенный от двух представителей филалы *virilis*. Дистанция Неи, как между видами филалы *montana*, так и видами из разных филал, превышает значение 0.51

**Рис. 1.** Дендрограммы исследованных видов-двойников *Drosophila* группы *virilis*: а – по методу UPGMA, б – по методу NJ.

(табл. 2). Иными словами, разница в геномах между этими видами превысила 50%. Вместе со столь внушительной разницей появилась и практически полная репродуктивная изоляция, так как среди немногочисленных межвидовых гибридов фертильны только некоторые самки. Причем особи видов *D. littoralis*, *D. montana*, *D. ezoana* и *D. lummei* в природных популяциях часто встречаются вместе, однако нам ни разу не удалось обнаружить естественных межвидовых гибридов. Это говорит о том, что наряду с постзиготической репродуктивной изоляцией между этими видами уже сформировались и действуют презиготические изолирующие механизмы [13].

Следовательно, здесь мы наблюдаем третий уровень генетической дифференциации, когда после завершения процесса видообразования генетические различия и репродуктивный барьер продолжают углубляться, но морфологические отличия еще крайне незначительны и визуально не обнаруживаются.

Необходимо подчеркнуть, что установленные нами с использованием метода UPGMA филогенетические взаимоотношения у исследованных видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* в целом хорошо согласуются с результатами цитогенетического анализа [14, 15], по которым двойниковые виды группы *virilis* распадаются на две филалы и возникают путем классической дивергентной эволюции (рис. 1а).

В то же время, исходя из наших данных (рис. 1а), распад общей предковой формы произошел более двух миллионов лет назад сразу на 3 ветви: ветвь *virilis*, которая затем разделилась на *D. virilis* и *D. lummei*, обитающие в Евразии; ветвь *littoralis*, позднее распавшуюся на *D. littoralis* и *D. ezoana*, распространившиеся по всей Палеарктике; ветвь *montana*, которая дала *D. montana*, обитающую как в Евразии, так и в Северной Америке [15].

Следует отметить, что вторая дендрограмма (рис. 1б) построенная с использованием метода присоединения соседей (NJ), имеет существенное отличие от дендрограммы UPGMA (рис. 1а). В дендрограмме NJ *D. montana* подсоединяется к кластеру двух видов филалы *virilis*, а не к кластеру *montana*, что несколько противоречит результатам цитогенетического анализа [14, 15]. В этом смысле дендрограмма UPGMA (рис. 1а) для пале-

арктических видов-двойников группы *virilis* носит более точный характер.

Таким образом, на основании анализа 15 генов, кодирующих изоферменты, установлено, что на первом этапе видообразовательного процесса находятся подвиды *D. l. littoralis* и *D. l. imeretensis*, геномы которых различаются по 14% своих генов, на втором этапе — виды-двойники *D. virilis* и *D. lummei*, различающиеся по 33% генов, но репродуктивный барьер между которыми окончательно не сформирован, и на третьем этапе — виды филалы *montana* и виды из разных филал, разница в геномах между которыми превысила 50%, что оказалось достаточным для полного репродуктивного барьера и завершения процесса видообразования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.
2. Goncharenko G.G., Emelianov I.M. // Ztschr. zool. Syst. Evolut.-forsch. 1992. V. 30. P. 281–286.
3. Гончаренко Г.Г. // ДАН. 1987. Т. 295. № 4. С. 976–980.
4. Гончаренко Г.Г., Митрофанов В.Г., Корочкин Л.И., Савицкий Б.П. // ДАН. 1989. Т. 304. № 2. С. 448–451.
5. Сурков А.А., Гончаренко Г.Г., Митрофанов В.Г., Корочкин Л.И. // Изв. ГГУ им. Ф. Скорины. 2003. № 5. С. 50–54.
6. Prakash S., Lewontin R.C., Hubby J.L. // Genetics. 1969. V. 61. P. 841–858.
7. Nei M. // Amer. Natur. 1972. V. 106. P. 283–292.
8. Nei M. // Amer. Natur. 1971. V. 105. P. 385–398.
9. Nei M. Molecular Population Genetics and Evolution. Amsterdam: Holland Press, 1975. 278 p.
10. Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р. Растительный мир Земли. М.: Мир, 1982. 136 с.
11. Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification. San Francisco, 1973. 573 p.
12. Saitou N., Nei M. // Mol. Biol. and Evolut. 1987. V. 4. P. 406–425.
13. Ayala F.J., Tracey M.L., Hedgecock D., Richmond R. // Evolution. 1974. V. 28. P. 576–592.
14. Patterson S.T., Stone W.S. Evolution in the Genus *Drosophila*. N.Y.: McMillan, 1952. 610 p.
15. Throckmorton L.H. The Genetics and Biology of *Drosophila*. L., 1982. V. 3c. P. 227–297.