

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 *sn* 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.Кочиева, 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 готовились 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 фенотипов 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 домашних мышей использованы характеристики: количество и распределение гетерохроматина (гх); набор маркерных хромосом со сверхкрупными С-блоками; характер С-сегментации Х-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, Х-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 домашних 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 мтДНК. 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 домашних мышей Приамурья и Сахалина.

Обсуждение

Большинство исследованных гибридных зон животных отличается не только повышенной изменчивостью, но и появлением новых аллелей, названных «гибризмами» (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 домашних мышей налицо повышение кариотипической изменчивости, часто не скоррелированное с аллозимной. На примере этих грызунов видно, что особенно у 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 домашних мышей соответствуют представлению о мозаичных гибридных зонах (Harrison, Rand, 1989). Их дальнейшая эволюционная судьба представляется различной. Если для ворон ожидается сохранение стабилизированной узкой гиб-

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

Литература

1. 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.
2. Якименко Л.В., Коробицына К.В., Фрисман Л.В. и др. Генетические исследования домашних мышей в гибридной зоне Приморского края // Генетика. 2000. Т. 36, № 1. С. 77–86.
3. Barton N.M., Hewitt G.M. Analysis of hybrid zones // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1985. V. 16. P. 113–148.
4. Frisman L.V., Korobitsyna K.V., Yakimenko L.V. Genetic differentiation of USSR house mice: electrophoretic study of proteins // Biol. J. Linnean Soc. 1990. V. 41. P. 65–72.
5. 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.
6. Hewitt G.M. The subdivision of species by hybrid zones // Ibid. 1989. P. 85–110.
7. Korobitsyna K.V., Yakimenko 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.
8. Woodruff D.F. Genetic anomalies associated with *Cerion* hybrid zones: the origin and maintenance of new electromorphic variants called hybridzymes // J. Linn. Soc. 1989. V. 36, № 3. P. 281–294.
9. 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, Биолого-почвенный 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 характеристике 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