

РЕЦЕНЗИИ

ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ И ЭВОЛЮЦИЯ. Избранные труды XIV Международного генетического конгресса. Москва, 21—30 августа 1978 г. Ред. Н. Н. Воронцов и Я. М. Ван Бринк. Изд-во д-ра В. Юнка, Гаага, 1980, 383 с.

Изданные на английском языке избранные труды по генетике животных и эволюции включают доклады ряда симпозиумов и секций XIV МКГ, посвященных проблемам эволюционной и популяционной генетики, цитогенетики, кариосистематики и молекулярной генетики. Сорок статей, составляющих это издание, расположены в алфавитном порядке фамилий авторов. Рецензент попытался сгруппировать их по основным темам.

Мутагенез и естественный отбор

М. Д. Голубовский (Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР) возрождает идею Г. де Фриза о мутационных периодах. Его многолетние исследования генофонда изолированных популяций дрозофилы на обширной территории позволяют говорить о мутационных всплесках, во время которых скорость мутирования возрастает (синхронно во многих популяциях) в 3—5 раз. При этом некоторые мутации оказываются особенно «модными».

Л. З. Кайданов (ЛГУ) приводит экспериментальные данные, раскрывающие новые аспекты действия отбора как процесса накопления мутаций. Эффективность отбора зависит не столько от резерва генетической изменчивости, сколько от соотношения взаимосвязанных мутаций двух типов: 1) непосредственно влияющих на отбираемый признак и 2) подавляющих негативные эффекты и способствующих их включению в интегрированную генетическую систему. С. Фишер (S. Fisher), Дж. Шакли (J. Shaklee), С. Феррис (S. Ferris) и Г. Уитт (G. Whitt) (Иллинойский ун-т, США) анализируют проблему происхождения и эволюции изозимных систем у хордовых. Приуроченность дуплицированных локусов к различным хромосомам свидетельствует об амплификации всего генома на ранних стадиях эволюции, причем можно предположить несколько раундов полиплоидизации (иначе трудно объяснить тот факт, что они не были утрачены в ходе длительной эволюции). В геномах рыб, претерпевших тетраплоидизацию около 50 млн. лет назад, около половины дуплицированных генов уже утрачены. Региональные дубликации также имели место в эволюции рыб. Вскоре после дубликации следует тканевая дифференциация активности локусов, которая сопровождается их специализацией (сужением метаболической ниши). Интересно, что прогрессивные виды рыб имеют больше локусов, чем наземные позвоночные, в трех из пяти проанализированных изозимных систем. Тканеспецифичные изоцимы из разных систем обладают некоторыми общими свойствами, указывающими на их коэволюцию. С. Оно (S. Ono) (Национальный медицинский центр, Хоуп, США) обобщает результаты изучения антигена, определяющего первичный (гонадный) пол у млекопитающих (экстрагонадный пол целиком определяется тестостероном независимо от клеточного генотипа).

Ф. Айала (F. Ayala) и Дж. Макдональд (J. McDonald) (Калифорнийский ун-т, США) показали, что у *Drosophila melanogaster* изменчивость регуляторных генов, расположенных на третьей хромосоме, влияет на уровень активности структурного гена второй хромосомы. Увеличение активности алкогольдегидрогеназы (АДГ) при отборе на устойчивость к повышенному содержанию алкоголя достигалось главным образом за счет изменения регуляторных генов, а не структурного гена. Эти результаты показывают, что у эукариот регуляторные гены играют такую же роль в адаптивной изменчивости, как и у прокариот. Можно предположить, что непрерывная изменчивость количественных признаков всегда связана с регуляторными генами, которые, таким образом, играют ведущую роль в эволюции.

Аллозимный и хромосомный полиморфизм

Д. Маринкович (D. Marinković), Н. Тусич (N. Tusić) и В. Кекич (V. Kečić) (Ин-т биологических исследований, Белград, СФРЮ) рассматривают проблему сохранения высокого генетического полиморфизма. В одних и тех же адаптациях на разных онто-

генетических стадиях участвуют разные гены. Скрещивание особей с возрастными генетическими различиями вносит свою лепту в полиморфизм. Хромосомный полиморфизм поддерживается независимо от аллозимного. Различные комбинации аллелей полигенного комплекса контролируют изменчивость количественных признаков. Высокая изменчивость — важнейшее эволюционное достижение. В. С. Кирпичников и Г. А. Муске (Ин-т цитологии АН СССР) поддерживают селекционистскую позицию в отношении биохимического полиморфизма. Л. Диксон, Б. Нельсон и Р. Прист (Колорадский ун-т, США) обнаружили корреляцию частоты перичентрических инверсий с высотой местобитания у *Peromyscus* и подтвердили связь частоты акроцентриков с температурой, однако неоднозначную. Адаптивный смысл конкретных проявлений хромосомного полиморфизма остается, как и прежде, загадкой.

Н. Н. Воронцов, Л. В. Фрисман, Е. А. Ляпунова, О. Н. Межова, В. А. Сердюк и И. И. Фомичева (Ин-т биологии развития АН СССР, Биолого-почвенный ин-т ДВНЦ, Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР) исследовали роль изоляции в морфологической и генетической дивергенции популяций, привлекая обширные материалы по зоогеографии, геологической истории, морфологическому и биохимическому полиморфизму сусликов. Они обнаружили высокий уровень гомозиготизации в периферических изолятах. Н. Н. Воронцов, Е. А. Ляпунова, Ю. М. Борисов и В. Е. Довгалев приводят обзор внутри- и межпопуляционного полиморфизма половых хромосом у млекопитающих. Интересно разнообразие типов половых хромосом у *Ellobius*: одни виды имеют обычную систему XX—XY, другие — XO—XO, третьи — изоморфные половые хромосомы, идентичные по G-бендингу. В. П. Васильев (Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР) описал хромосомный полиморфизм у черноморской *Spisaga flexuosa*, поддерживаемый преимущественным скрещиванием разновозрастных особей (как пол, так и селективная ценность карноморф изменяются с возрастом). Е. А. Гилева (Ин-т экологии растений и животных УНЦ) приводит новые кариологические данные, объясняющие связь пиков численности у леммингов с нарушением соотношения полов (1:1 на других стадиях популяционного цикла). Пол XO особей определяется генетическими факторами, по-видимому, сцепленными с X. Соотношение полов регулируется частотой этих факторов, причем сдвиг в сторону самок у полигамных видов дает увеличение численности. Д. Вент (D. Went) и Р. Камензинд (P. Camenzind) (Швейцарский федеральный технологический ин-т) полагают, что у *Heteropeza rugosa* (*Diptera*), размножающейся как во взрослом состоянии, так и партеногенетически на личиночной стадии, механизм определения пола преимущественно фенотипический. В. Т. Волобуев (Томский ун-т) представил обзор В-хромосом у млекопитающих. Л. А. Куприянова (Зоол. ин-т АН СССР) приводит новый пример влияния X-хромосом на частоту хиазм. Н. Ферхеймер (N. Fechheimer) и Р. Джап (R. Jaap) (Ун-т Огайо, США), описали новые типы хромосомных аномалий в куриных зародышах. Л. Лойда (L. Loida), И. Рубеш (J. Roubes) и В. Петричкова (V. Peřičková) (Ин-т ветеринарных медицинских исследований, Брно, ЧССР) исследовали проявление гетерохромосомного химеризма и мозаицизма у крупного рогатого скота.

Молекулярная сторона генома и ее кариологическое выражение

Дж. Холмквист (G. Holmquist) (Медицинский колледж Бейлора, Хьюстон, США) и Б. М. Денсис (B. Dancis) (Ун-т Темпл, Филадельфия, США) разрабатывают модель эволюции кариотида для связи понятий классической цитогенетики и молекулярной генетики. Их модель объясняет, в частности, коэволюцию сателлитных блоков генома и образование новых теломер при Робертсоновских перестройках (из латентных теломер, заключенных в центромерах). Е. А. Ляпунова, Л. К. Гинатулина, В. П. Кораблев, А. А. Гинатулин и Н. Н. Воронцов (Ин-т биологии развития АН СССР, Биолого-почвенный ин-т ДВНЦ) обнаружили существенные различия в молекулярной структуре генома между кариологически близкими видами сусликов. Виды с идентичным G-бендингом различаются по содержанию гетерохроматина. Выявлена прямая корреляция между содержанием гетерохроматина и числом быстро реассоциирующих повторов. Менее ясна связь между числом хромосом и содержанием среднеповторной фракции. Сопоставляя эти данные с геологической историей, авторы приходят к выводу, что у консервативных видов содержание среднеповторной фракции выше, чем у быстро эволюционировавших. В течение плейстоцена (около 1 млн. поколений) виды с морфологически идентичными хромосомами существенно дивергировали по быстро реассоциирующим повторам — ситуация, отличная от таковой у *Peromyscus*, где утрачивались гетерохроматиновые плечи. А. А. Гинатулин, Л. К. Гинатулина (Биолого-почвенный ин-т ДВНЦ), Н. С. Куприянова, М. Я. Тимофеева (Ин-т молекулярной биологии АН СССР) и Н. Н. Воронцов приводят новые данные об организации генома у лососевых рыб, черепахи, альбатроса, курицы и длиннохвостого суслика. Оказалось, что геном птиц приближается к дрозофиловому типу, отличаясь от более обычной для позвоночных ксенонусовой организации (с частым чередованием коротких повторов и уникальных нуклеотидных последовательностей). Это открытие вызвало большой интерес на конгрессе. Сравнительное изучение молекулярной структуры генома несколько иного плана проведено в статье Л. К. Гинатулиной, А. А. Гинатулина и Н. Н. Воронцова. Они сопоставили реассоциационные характеристики ДНК различных грызунов, в том числе разнохромосомных

форм одного вида, близких аллопатрических видов с одинаковым числом хромосом, видов с разным содержанием гетерохроматина. Оказалось, что эволюция размеров генома может сопровождаться как селективным изменением содержания отдельных фракций ДНК, так и пропорциональным изменением всех фракций.

Эволюция кариотипа и видообразование

Исследования группы сотрудников Института биологии развития АН СССР и Биолого-почвенного института ДВНЦ носят комплексный характер: кариология и молекулярная генетика сочетаются с зоогеографией, сравнительной морфологией, палеонтологией. Е. А. Ляпунова, Н. Н. Воронцов, К. В. Коробицына, Е. Ю. Иваницкая, Ю. М. Борисов, Л. В. Якименко и В. Е. Довгаль всесторонне изучили интереснейший феномен взрывной хромосомной изменчивости — единственный случай возникновения робертсоновского веера на небольшой территории — у *Ellobius talpinus* в одной из долин Памиро-Алая. Веер имеет преимущественно гибридогенное происхождение. В то же время наблюдаемая кариотипическая дивергенция без заметных морфологических и биохимических сдвигов может быть первой ступенью стасипатрического видообразования. Т. С. Бекасова, Н. Н. Воронцов, К. В. Коробицына и В. П. Кораблев подводят итоги обширных исследований по сравнительной кариологии *Apodemus*. Они пришли к выводу, что на территории СССР живут два вида — *A. speciosus* и *A. peninsulae*. Описано клинальное увеличение размеров черепа от Забайкалья к Хабаровску. Кариотип *A. speciosus* весьма стабилен, тогда как у *A. peninsulae* обнаружен высокий хромосомный полиморфизм и, в частности, два типа В-хромосом. Инверсии и делеции играли здесь большую роль, чем робертсоновские транслокации. К. В. Коробицына и В. П. Кораблев, исследуя хромосомный полиморфизм у *Meriones*, пришли к выводу, что изменчивость числа двуплечих хромосом связана в первую очередь с перераспределением и частичной утратой гетерохроматина.

О. Рейг (O. Reig), М. Агвилера (M. Aguilera), М. Баррос (M. Barros) (Ун-т Симона Боливара, Венесуэла) и М. Узехе (M. Useche) (Ун-т Лес-Андес, Мерида, Венесуэла) исследовали кариологическую ситуацию в популяциях *Proechimys*, образующих расенкрайз из шести парапатрических кариоморф, для которых характерен хромосомный мономорфизм. Эволюционная интерпретация в духе модифицированной стасипатрической модели М. Уайта предполагает парапатрическую дифференциацию периферических популяций, их изоляцию и воссоединение в связи с плейстоценовыми климатическими флуктуациями. А. Гилл (A. Gill) (Невадский ун-т, США) исследует связь видообразования с генетической дивергенцией на примере двух аллопатрических подвидов калифорнийских *Microtus*. Генетическая дистанция между ними (0,118) того же порядка, что и между подвидами других грызунов, хотя по уровню морфологической дивергенции и репродуктивной изоляции они уже в сущности достигли статуса самостоятельных видов. Ф. Бадр (F. Badr) и Р. Аскер (R. Asker) (Кувейтский ун-т) показали ведущую роль периферических инверсий в эволюции кариотипа *Cerbillus cheesmani*. У этого грызуна обнаружен мозаицизм по числу телоцентриков, который рассматривается как первый шаг на пути обособления разнохромосомных форм. В. С. Баранов (Ин-т экспериментальной медицины АМН СССР) исследовал эволюционную роль более обычного механизма хромосомных перестроек — робертсоновских транслокаций. На первой стадии единичные транслокации стабилизируют генотип, сокращая рекомбинационную изменчивость и создавая предпосылку к обособлению кариоморф. На второй стадии накопление транслокаций постепенно ведет к репродуктивной изоляции.

А. Бхаттачария (A. Bhattacharya) (Калианский ун-т, Индия) описывает параллелизм хромосомных перестроек у цикадок как пример кариотипической ортоселекции (по М. Уайту). Р. Гамперль (R. Gamperl) (Ин-т медицинской биологии и генетики человека, Грац, Австрия) подтверждает сокращение прицентромерного гетерохроматина и разрастание внецентромерных гетерохроматиновых участков в эволюции крыс на фоне весьма устойчивой картины G-бендинга. В совместной статье с Г. Висторин (G. Vistorin) она подчеркивает разнокачественность внецентромерного гетерохроматина в отношении скорости репликации и образования хиазм. К. С. Рай (K. S. Rai) (Ун-т Нотр-Дам, США) считает, что у комаров *Aedes*, при кажущейся стабильности кариотипа, перестройки и перераспределение гетерохроматина участвовали в видообразовании. Л. А. Чубарева (Зоологический ин-т АН СССР) приводит кариологические данные, указывающие на обособленное положение рода *Eusimulium* в семействе Simuliidae (Diptera). Р. Белчева (R. Belcheva), Ц. Пешев (Ts. Peshev) и Д. Пешев (D. Peshev) из Софийского университета (НРБ) отмечают дивергенцию двух болгарских видов *Microtus* по содержанию гетерохроматина (по результатам С-бендинга).

М. Уайт (M. White) (Австралийский национальный ун-т) гибридизировал в лаборатории виды кузнечиков, предположительно давшие в прошлом (около 0,5 млн. лет назад) гибридогенный вид *Wagratuba virgo* с уникальным среди насекомых механизмом удвоения кариотипа в ооцитах с последующим синапсом сестринских хромосом, дающим генетически идентичных самок. Сейчас эти виды уже значительно дивергировали и в природе не гибридизируют. С. Кореф-Сантibanес (S. Koref-Santibanez) и Р. Гюнтер (R. Gunther) (Ун-т Гумбольдта, ГДР) приводят кариологические и серологические свидетельства гибридной природы *Rana esculenta*. П. С. Сиза (P. Siza) (Фак-т ветеринарной медицины, Варшава, ПНР) пишет об изменчивости прицентромерного

гетерохроматина у свиней. Цитогенетическое исследование гибридов диких и домашних свиней, предпринятое А. И. Трошиной и В. Н. Тихоновым (Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР), показало, что транслокационный гетероморфизм хромосом не нарушает митоз и мало влияет на экономически важные признаки. П. Михайлова (Ин-т зоологии, София, НРБ) и Н. А. Петрова (Зоологический ин-т АН СССР) показали, что виды хирономид с одинаковым числом хромосом различаются по выраженности центромерной перетяжки, числу и положению ядрышек и другим цитогенетическим признакам.

В предисловии редакторов говорится о необходимости более тесного взаимодействия различных областей генетики. Быстро развивающаяся сравнительная генетика заставит, по-видимому, пересмотреть многие локальные концепции. Рецензируемое издание можно считать большим вкладом в сравнительную генетику. В качестве недостатков я отметил бы отсутствие рефератов к статьям или хотя бы резюме и невысокое качество части тоновых иллюстраций.

В. А. Красилов
