Реферат

На тему: "Морфология и молекулярная эволюция"

План

Разные типы молекулярной эволюции

Гены, белки и "молекулярные часы"

Структурные гены и регуляторы в эволюции

Типы видообразования

Время и генетическая дивергенция

*"Я думаю, что отец наш небесный выдумал человека, потому что разочаровался в обезьяне."*

**Марк Твен**

## Разные типы молекулярной эволюции

При обсуждении палеонтологической летописи и выведенных на ее основе скоростей морфологической эволюции молчаливо допускалось, что эти скорости отражают изменения генома. Существование связи между эволюцией генома и морфологической эволюцией общепризнанно, хотя в некотором смысле выражение "эволюция генома" - это тавтология, поскольку всякое эволюционное изменение требует генетических изменений, т.е. эволюции генома.

Однако истинная трудность изучения эволюции генома у эукариот состоит в том, что эукариоты - это не просто *Escherichia coli* в увеличенном масштабе. Геномы эукариот чрезвычайно сложны и содержат множество разнообразных генетических элементов. Эта сложность обнаруживается при попытках примирить эволюцию генома и морфологическую эволюцию. Так, например, Шопф и др. (Schopf et al) в исследовании, посвященном влиянию сложности организации на скорости морфологической эволюции, высказали предположение, что внешняя морфологическая сложность на самом деле не может служить точным показателем уровня эволюции генома. Таким образом, хотя в морфологии таких сложных форм, как брахиоподы, может наблюдаться значительно больше эволюционных изменений, чем, например, у бактерий с их гораздо более простой морфологией, однако фактически изменения в эволюции генома бактерий за тот же промежуток времени могут быть гораздо значительнее. Или, как заключили эти авторы, "*возможно, что скорости эволюции, о которых обычно сообщают палеонтологи, нельзя считать хорошим показателем эволюционных изменений генома, определяющего изучаемые признаки*". Это заключение отчасти справедливо. Бактерии обладают поразительно широким спектром метаболических путей - их адаптации носят биохимический, а не морфологический характер. В отличие от бактерий эукариоты лишены подобной метаболической изобретательности. За немногими исключениями, все Metazoa используют одни и те же метаболические пути, и их адаптации затрагивают главным образом морфологию. Таким образом, изменения, зарегистрированные в палеонтологической летописи, отражают структуру и функции той части генома, которая управляет морфогенезом.

Трудно оценить относительный уровень эволюции генома, необходимый для эволюции групп, сильно различающихся по морфологической организации и сложности. Одним из подходов к этой трудной задаче послужили сравнения аминокислотных последовательностей гомологичных белков, выделенных из разных организмов. Существенный результат подобных исследований состоит в том, что эти белки из самых разных организмов обладают сходными аминокислотными последовательностями, т.е. изменения аминокислотных последовательностей белков или нуклеотидных последовательностей ДНК служат молекулярными критериями эволюционного родства независимо от морфологического сходства или таксономической принадлежности. Однако при этом все еще остается необходимым решить, какая часть молекулярной эволюции имеет отношение к морфологической эволюции. Большинство исследований эволюции на молекулярном уровне касается структурных генов, поскольку они более доступны. К структурным относятся гены, дающие в результате транскрибирования различные РНК, которые либо выступают в роли информационных, или матричных, РНК (мРНК), создавая путем трансляции аминокислотные последовательности белков, либо функционируют как рибосомные РНК (рРНК) или транспортные РНК (тРНК). Большинство структурных генов, интенсивно изучаемых в настоящее время, - это гены, которые кодируют белки, продуцируемые в больших количествах специализированными клетками, например глобины, овальбумин, актин и гистоны. Эти белки не участвуют в непосредственной регуляции действия генов; поэтому детерминирующие их гены и относят к структурным. Однако разделение генов на структурные и регуляторные в некотором смысле условно: такой белок, как *lac*-репрессор *Е. coli,* представляет собой продукт одного из структурных генов, поскольку этот белок образуется в результате транскрипции и трансляции данного гена; но его функция носит исключительно регуляторный характер, поскольку действие *lac*-репрессора состоит в непосредственной регуляции экспрессии специфического набора структурных генов, кодирующих определенные ферменты. Другие элементы генома, играющие важную роль в регуляции действия генов или в поддержании структуры хромосом, вообще не нуждаются в транскрибировании, для того чтобы выполнять свою функцию.

## Гены, белки и "молекулярные часы"

В большей части работ по молекулярной эволюции главное внимание уделялось изменениям структурных генов, выражающимся в изменениях последовательности аминокислот в кодируемых ими белках. Большое число аминокислотных последовательностей белков определяется и публикуется в очень полезном и постоянно пополняющемся справочном издании "Атлас аминокислотных последовательностей и структуры белков", издаваемом Дейхоф (Dayhoff). Установленные до сих пор несколько сот последовательностей составляют лишь небольшую долю огромного числа интересных и потенциально доступных белков. К сожалению, разные типы животных представлены в атласе очень неравномерно: для млекопитающих, число ныне живущих видов которых составляет всего 4060 (Anderson, Jones), приведены последовательности аминокислот в 350 белках, а для насекомых, число описанных современных видов которых приближается к миллиону (Daly, Doyen, Ehrlich), - в жалких 11 белках! Число известных последовательностей по другим крупным типам, таким как моллюски и иглокожие, также непропорционально мало. Тем не менее имеющихся данных достаточно для того, чтобы можно было определить скорости эволюции структурных генов, вывести вытекающие из них филогенетические следствия и оценить соотношение эволюции структурных генов и морфологической эволюции. Следует указать, что в отличие от данных палеонтологической летописи эволюционные данные, полученные на основании аминокислотных последовательностей белков, относятся только к линиям, существующим в настоящее время. Таким образом, если палеонтологическая летопись дает нам возможность увидеть вымершие и отвергнутые морфологические типы, то данные об аминокислотных последовательностях ни в одном случае не открывают специфичных признаков белков тех вымерших групп, от которых не осталось потомков.

Биохимия крайне консервативна. Метаболические пути и даже аминокислотные последовательности белков остаются неизменными на протяжении длительных отрезков геологического времени. Этим определяется уникальная ценность данных об аминокислотных последовательностях: они не зависят от морфологии. Благодаря этому аминокислотные последовательности таких консервативных белков, как цитохром *с*, позволяют выявить родственные связи между типами и даже царствами. Данные об аминокислотных последовательностях белков поддаются количественной оценке, причем положение каждой аминокислоты в каждом исследуемом белке является потенциальной переменной. Поскольку в любом положении может находиться любая из 20 существующих аминокислот, независимое происхождение или конвергенция одинаковых белков у двух организмов маловероятны. Например, в α-цепи гемоглобинов человека, шимпанзе и гориллы аминокислотные остатки (а их 141) располагаются в одинаковой последовательности. Возможное число различных последовательностей при такой длине равно 20141. Независимое происхождение глобинов человекообразных обезьян и глобинов человека, мягко говоря, маловероятно. Близкое сходство последовательностей свидетельствует о высокой вероятности тесного эволюционного родства; это правило лежит в основе построения количественных филогенетических схем для белков. Палеонтологическая летопись позволяет определить абсолютное время морфологической дивергенции организмов, из которых были выделены сравниваемые по аминокислотным последовательностям белки, а на основании этих определений можно вычислить скорости аминокислотных замен.

Когда впервые стало возможным количественное сравнение аминокислотных последовательностей белков, оно вызвало большой энтузиазм, поскольку этот новый подход казался весьма многообещающим для выяснения эволюционного родства. В 1962 г. Цукеркандль (Zuckerkandl) писал: "*Благодаря недавно приобретенным знаниям о зависимостях между белками и генами изучение аминокислотных последовательностей белков может теперь дать наиболее точное и определенное представление об эволюционных взаимоотношениях и о некоторых фундаментальных механизмах эволюции*". А в 1969 г. Дейхоф и Экк (Dayhoff, Eck) писали: "*Заветная мечта биохимиков состоит в том, чтобы иметь возможность разработать полное, подробное, снабженное количественными параметрами филогенетическое древо - историю происхождения всех видов живых существ до самых ее истоков. Биологи питали эту надежду в течение долгого времени; теперь биохимия имеет реальную возможность выполнить это*". Поистине задача, достойная самого Геккеля.

Главное рабочее допущение, принимаемое при построении филогенетического древа на основании данных о нуклеотидных и аминокислотных последовательностях, состоит в том, что в пределах каждого набора гомологичных последовательностей, таких как цитохром *с,* замены нуклеотидов, а следовательно, и аминокислот происходят с постоянной частотой. Из этой гипотезы постепенности вытекает интересное следствие о том, что скорости замены ведут себя как молекулярные часы, ход которых не зависит от скоростей морфологической эволюции.

В 1963 г. Марголиаш (Margoliash) высказал мысль, что эволюция аминокислотных последовательностей в белках и морфологическая эволюция, возможно, не сопряжены друг с другом. Марголиаш указал, что если истекшее время определяет число замен, накопившихся в данном белке, то эволюция аминокислотной последовательности может служить часами, позволяющими измерить время, прошедшее с момента дивергенции любых двух видов. Он высказал пророческое предположение, что "*... полезной проверкой важной роли времени как главного фактора в накоплении изменчивости в цитохроме с должно быть сравнение аминокислотных последовательностей гомологичных белков, выделенных из видов, о которых известно, что они на протяжении длительных периодов времени не претерпевали морфологических изменений, и из быстро изменяющихся видов... ".* Использование молекулярных часов для вскрытия зависимости между эволюцией структурных генов и морфологической эволюцией позволило выявить некоторые очень интересные аспекты эволюции генома, ответственные за морфологическое изменение. Дикерсон (Dicherson, 1971) опубликовал превосходное введение в проблему белковых часов, а более новый и исчерпывающий ее разбор дали Вилсон, Карлсон и Уайт (Wilson, Carlson, White, 1977).

Прежде чем обсуждать взаимоотношения между молекулярными часами и морфологической эволюцией, следует установить достоинства и недостатки таких часов.

Данные, лежащие в основе гипотезы об однородной и характерной для каждого данного белка скорости эволюции, представлены на рис.3-1, где показана зависимость между числом мутационных шагов, оцениваемым по числу различий в аминокислотных последовательностях гомологичных белков, и временем дивергенции организмов, из которых эти белки были выделены. Временем дивергенции считается число лет, прошедших с тех пор, когда у двух данных организмов имелся общий предок, и до настоящего времени. Возьмем, например, цитохром *с* млекопитающих и рептилий. Палеонтологическая летопись показывает, что звероподобные рептилии дивергировали от других рептилий примерно 300 · 106 лет назад. Цитохромы ныне живущих млекопитающих отличаются от цитохромов ныне живущих рептилий примерно 15 заменами на 100 аминокислот. Следовательно, в этом случае на возникновение 15% -ного различия понадобилось 300 · 106 лет, или 20 · 106 - для различий в 1%. Время, необходимое для 1% -ной дивергенции по любому белку, Дикерсон (Dickerson) назвал единицей эволюционного времени (ЕЭВ). Для цитохрома *с,* следовательно, ЕЭВ равно 20 · 106 лет. У других белков средние скорости эволюции также постоянны, однако абсолютные скорости эволюции у разных белков различны.

## Структурные гены и регуляторы в эволюции

Белковые филогении, однако, не всегда совпадают с морфологическими филогениями. Например, аминокислотные последовательности цитохрома *с,* распадаются на четко разграниченные ветви, соответствующие царствам простейших, грибов, растений и животных; обособлены также последовательности, относящиеся к разным типам животных. Кольчатые черви, моллюски, ракообразные, как следовало бы ожидать на основании классических подходов к филогении, образуют группу типов, отличающихся от позвоночных. Однако иглокожим на этом цитохромном древе соответствует одна из боковых ветвей кольчатых червей, что противоречит эмбриологическим данным, согласно которым иглокожие близки к хордовым. Сходные затруднения возникают также при рассмотрении миоглобинового древа. Расположение на нем большинства групп в разумных пределах согласуется с палеонтологическими и морфологическими данными, по лори и лемуры занимают несколько неожиданные места. По своему строению эти формы относятся к приматам, однако по аминокислотным последовательностям миоглобина они не ближе к высшим приматам, чем собаки или кролики. Это последнее экстраординарное заключение вряд ли правильно, поскольку общепринятая филогения основана на гораздо большем числе признаков, чем продукт одного гена. Общее соответствие филогении, построенных на основе молекулярных и морфологических критериев, объясняется, вероятно, длительным усреднением скоростей как морфологической, так и молекулярной эволюции. Несоответствие же может быть результатом вариаций либо скорости эволюции данного белка, либо скорости морфологической эволюции какой-либо определенной линии.

Вариации в скоростях эволюции белков, по-видимому, особенно велики в период возникновения новых функций. Белки, функции которых вполне сложились, эволюционируют с точностью часового механизма, и их можно поэтому использовать для определения молекулярных филогении. Однако в период становления функции какого-либо нового белка его эволюция, очевидно, отклоняется от точного хода молекулярных часов. Если скорость эволюции глобина экстраполировать в прошлое, то дивергенция глобинов приходится на поздний докембрий, т.е. на гораздо более раннее время, чем появление первых остатков Metazoa в палеонтологической летописи. Так, при этом получается, что глобин миног дивергировал от глобина насекомых более чем 1000· 106 лет назад, от гемоглобина позвоночных - 800 · 106 лет назад, а гемоглобин от миоглобина 900 · 106 лет назад. Такие экстраполяции, возможно, приводят к сильно завышенным оценкам. В соответствии с палеонтологическими данными Гудман, Мур и Матсуда (Goodman, Moore, Matsuda) предполагают, что эти белки дивергировали позднее: глобин миноги от глобинов насекомых - примерно 700· 10б лет назад, глобин миноги от гемоглобинов позвоночных - примерно 500 · 106 лет назад, а гемоглобины от миоглобинов - также около 500 · 106 лет назад. Дивергенция α - и β-гемоглобинов также произошла примерно 450 · 106 лет назад. Такие оценки сроков дивергенции представляются разумными, потому что древнейшие примитивные хордовые известны из среднего кембрия (примерно 550 · 106 лет назад), а остатки древнейших позвоночных-из позднего кембрия (примерно 500 · 106 лет назад). Из этих пересмотренных оценок сроков дивергенции вытекает, что в период от 500 до 400·106 лет назад скорость эволюции глобинов была гораздо выше, чем впоследствии. Есть и другие примеры. Наилучший из них - это, вероятно, α-лактальбумин - субъединица лактозосинтетазы молочной железы. α-Лактальбумин сходен по своей аминокислотной последовательности с лизоцимом и, возможно, произошел от лизоцима во время эволюции ранних млекопитающих. Согласно "Атласу аминокислотных последовательностей и структуры белков", ЕЭВ для α-лактальбумина равна примерно 2,3 · 106 лет, тогда как для лизоцима она равна примерно 5 · 106 лет. Если бы эти скорости были постоянными на всем протяжении истории развития двух белков, то, учитывая аминокислотные различия между α-лактальбумином и лизоцимами млекопитающих, α-лактальбумин должен был возникнуть 300 · 106 лет назад - примерно за 100 · 106 лет до того, как в позднем триасе появились первые млекопитающие. Более вероятная альтернатива состоит в том, что α-лактальбумин возник в триасе в качестве одного из элементов комплекса признаков, характеризующих млекопитающих, и на раннем этапе своей истории претерпел период быстрой эволюции. Другой, особенно интересный пример обнаружил Хенниг (Hennig), описавший у мыши цитохром *с*, специфичный для семенников, который отличается по 13 аминокислотам от цитохрома *с*, содержащегося во всех других тканях мыши. Он отмечает, что если эти 13 замен локализовать на трехмерной модели молекулы цитохрома *с,* то окажется, что все они сконцентрированы на одном участке поверхности. В остальном вся аминокислотная последовательность идентична основному цитохрому *с* мыши и других грызунов (Carlson et al). Хенниг полагает, что, судя по числу замен, дивергенция цитохрома *с* семенников произошла на раннем этапе эволюции четвероногих (или даже раньше) и что остальная часть его молекулы эволюционировала параллельно основному цитрохрому *с*. Представляется, однако, более вероятным, что цитохром *с* семенников - результат относительно недавней дупликации гена, имевшей место у первых грызунов, за которой последовала быстрая эволюция этого специализированного белка.

В этих примерах повышение скоростей изменения происходило в период развития новых функций, но после достижения функциональной адаптации приемлемые замены ограничивались второстепенными частями молекулы. Это, по-видимому, общее положение. Отклонения эволюции белка от нормального хода молекулярных часов не лишают нас возможности использовать белковые часы для тех промежутков времени, в которые их эволюция протекала с достаточно постоянной скоростью. Совершенно очевидно, что в тех случаях, для которых нельзя хорошо установить время дивергенции на основании палеонтологической летописи, или в линиях, у которых скорость эволюции белка может оказаться непостоянной, желательно соблюдать осторожность.

## Типы видообразования

До сих пор наше внимание было сосредоточено главным образом на скоростях молекулярной и морфологической эволюции, и нам удалось выбрать количественные показатели, приемлемые для нескольких эволюционных процессов. Однако такие показатели, как скорость изменения размеров в дарвинах или скорости эволюции ДНК в числе замен нуклеотидов за год, могут создать иллюзию непрерывности - градуализма - даже в тех случаях, когда на самом деле имел место прерывистый ряд событий. Если эволюция обычно происходит прерывистым образом, то возникает необходимость определить природу процесса, вызывающего быстрое и, возможно, радикальное эволюционное изменение. Согласно наиболее прочно укоренившемуся мнению, опирающемуся на популяционную биологию и генетику, решающую роль в эволюции играет видообразование. В этом контексте вид определяется как группа скрещивающихся между собой организмов, имеющих общий генофонд. А от такого определения неотделимы процесс и механизм, с помощью которых происходит видообразование. Если члены данного вида имеют общий генофонд, то события, приводящие к разделению одного вида на два, должны выделять из этого генофонда отдельные части и препятствовать обмену генетической информацией между двумя отдельными популяциями. Поэтому нам необходимо выяснить природу механизмов, разделяющих зарождающиеся виды, - природу генетических изменений, их количество, необходимое для видообразования, и необходимое на это минимальное время. Однако, прежде чем очертя голову устремиться к этой нетронутой целине, следует сделать два предостережения. Как совершенно справедливо отметил Буш, никто никогда не наблюдал процесс видообразования от начала и до конца, так что само исследование видообразования представляет собой "науку *ad hoc*". To, что мы наблюдаем в природе, это только отдельные моменты, ряд отдельных кадров непрерывного процесса, и, располагая лишь этими мимолетными впечатлениями, мы вынуждены воссоздавать весь остальной процесс и лежащий в его основе механизм. Это несколько напоминает метод Шерлока Холмса, который приводил в изумление доктора Ватсона: все прошлое будущего клиента выводилось из того, как он хромает и какие курит сигары. Как мы сможем убедиться, процесс видообразования протекает у разных организмов по-разному, и любые относящиеся к нему обобщения даются с трудом. Справедливости ради следует упомянуть о том, что в литературе описано несколько случаев лабораторного "видообразования". Эти случаи по большей части возникали в результате экспериментального или интуитивного возведения преград, препятствовавших скрещиванию между особями, принадлежащими к одному и тому же виду. Остается выяснить, однако, в какой мере эти лабораторные события соответствуют тому, что происходит в природе.

Другое предостережение относится к различию между адаптивными изменениями в пределах данной популяции и разного рода изолирующими механизмами, вызывающими расщепление, или кладогенез. Каждая природная популяция обладает известным запасом изменчивости, будь то хромосомный, морфологический или биохимический полиморфизм. Можно также показать, что эти кариотипические, морфологические или ферментные признаки изменяются во времени, со сменой времен года, или в пространстве, например с высотой местности. Классическим примером адаптивного изменения этого типа служит индустриальный меланизм у пяденицы *Biston betularia.* В этом особом случае в течение XIX в. в результате развития промышленности и загрязнения среды угольной пылью и копотью в популяциях этой бабочки в центральных графствах Англии черная морфа стала преобладать над серой. Пяденицы днем отдыхают на стволах деревьев, потемневших от копоти, а поэтому птицы лучше различают на них серых бабочек и выедают их сильнее, чем черных. Конечно, в популяции произошло изменение, однако она при этом не распалась на две отдельные репродуктивно изолированные группы. Черные и серые бабочки продолжают спариваться и производят жизнеспособное плодовитое потомство. Другой пример - полиморфизм по хромосомным инверсиям у *Drosophila pseudoobscura,* так изящно проанализированный Добржанским и его учениками. В третьей хромосоме этих мух содержится много различных генных последовательностей, перестроенных по сравнению с произвольно выбранной стандартной последовательностью. Во многих локальных популяциях содержится по нескольку таких инвертированных последовательностей. Частота каждой данной последовательности в популяции изменяется, однако, на протяжении всего сезона, когда эти насекомые растут. Частота инверсий изменяется также с изменением высоты местности над уровнем моря, так что на разных высотах в популяции преобладают различные инверсии, т.е. наблюдается клинальная изменчивость их частоты. И в этом случае все мухи, несущие различные хромосомные последовательности, интерфертильны, а поэтому они не относятся к разным видам. Создается впечатление, что изменения частоты генов или структуры хромосом, происходящие в пределах одной популяции и не сопровождающиеся видообразованием, возможно, играют известную роль в поддержании адаптированности популяции, но не играют существенной роли в эволюционном процессе.

Границы видов, особенно видов животных, устанавливаются репродуктивной изоляцией между ними. Это разделение поддерживается разнообразными изолирующими механизмами, которые можно разбить на две широкие категории - презиготические и постзиготические, в зависимости от того, подавляется ли передача генетической информации до или после оплодотворения.

Презиготические преграды служат для предотвращения слияния гамет и могут сводиться всего лишь к экологическим различиям между двумя предполагаемыми брачными партнерами. Если две группы животных экологически изолированы либо реальным физическим расстоянием, либо тем, что они занимают достаточно различные ниши в одной и той же общей области, то скрещивание между ними маловероятно. Второй тип наблюдаемой презиготической изоляции - это временная изоляция. Если животные различаются по суточным ритмам активности или если растения различаются по срокам цветения, то они лишены возможности обмениваться генетической информацией. Третий тип презиготической изоляции специфичен для полового процесса как такового. У многих животных выработались весьма сложные брачные церемонии, которые должны быть выполнены во всех деталях, для того чтобы могло совершиться спаривание и произошло слияние гамет. В некоторых случаях при этих церемониях происходит не только обмен слуховыми и зрительными сигналами, но также выделение самцом, самкой или обоими партнерами специфических феромонов или половых аттрактантов. Четвертый презиготический механизм заключается в физической несовместимости. Этот механизм связан с величиной и формой половых органов самца и самки. Например, у животных с внутренним оплодотворением половой член самца должен соответствовать строению половых органов самки, с тем чтобы было возможно введение спермы. У растений, опыляемых насекомыми, каждый вид связан с определенным видом опылителей, и успех опыления зависит от величины, формы, окраски и запаха цветка и его способности привлекать насекомых именно данного вида. Наконец, существует несовместимость гамет. Гаметы, продуцируемые организмом с тем, чтобы произошла сингамия, или слияние мужского и женского пронуклеусов с образованием диплоидного ядра зиготы, должны узнавать друг друга и обладать для этого специальными опознавательными признаками. Среди животных это наиболее ярко выражено у видов с наружным оплодотворением, которые выделяют гаметы в окружающую среду, обычно водную. Морские ежи и другие иглокожие, для которых характерно наружное оплодотворение, обладают опознавательными признаками, предотвращающими межвидовой обмен генами. Нельзя не испытать известного зловещего очарования, представив себе тот хаос, который мог возникнуть, если бы выброшенные в океан гаметы начали соединяться случайным образом. У растений несовместимость гамет чаще всего проявляется в неспособности пыльцевого зерна одного вида, попавшего на рыльце другого вида, прорасти в столбик, в результате чего мужской пронуклеус лишается возможности достигнуть яйцеклетки. Очевидно, этот же механизм предотвращает самооплодотворение у многих однодомных растений.

Ко второй крупной категории - постзиготическим изолирующим механизмам - относятся те механизмы, которые вступают в действие после того, как произошло слияние гамет. Первый из них - это летальность гибридов. Образование гибридов возможно, по крайней мере в лабораторных условиях, однако они гибнут на той или иной стадии развития. Гибель может произойти либо вскоре после оплодотворения, либо на довольно поздней стадии развития; она бывает обычно вызвана либо неспособностью отцовского генома выжить и/или функционировать в материнской цитоплазме, т.е. в цитоплазме яйцеклетки, либо несовместимостью отцовского и материнского геномов. Эти механизмы продемонстрировали Дени и Браше (Denis, Brachet) в своем исследовании причин летальности при скрещиваниях между двумя видами иглокожих - *Paracentrotus lividus* и *Arbacia lixula.* Яйца *P. lividus* можно оплодотворить спермой *A. lixula*, и они начинают развиваться, однако гибридный зародыш гибнет до гаструляции. Причиной прекращения развития может быть утрата отцовской ДНК дробящимся яйцом вследствие элиминации отцовских хромосом во время клеточных делений. Кроме того, в этих экспериментах не наблюдалось усиления синтеза РНК, которое обычно происходит при гаструляции или непосредственно перед ее началом. Летальность гибридов несколько иного рода была обнаружена при скрещиваниях между другой парой видов иглокожих - *Dendraster excentricus* и *Strongylocentrotus purpuratus (*Whiteley, Whiteley). В этом случае зародыши проходили через стадию гаструлы, но не достигали нормальной личиночной стадии. Возможно, что такое прекращение развития вызвано нарушением экспрессии отцовского генома, потому что при этом не происходит синтеза белков, специфичных для отцовского вида.

## Время и генетическая дивергенция

Скорости и способы видообразования очень удобно рассмотреть на примере большой группы видов сем. Drosophilidae, эндемичных для Гавайских островов, которую так отлично изучил Карсон (Н. Carson) со своими сотрудниками и студентами. Наш выбор диктуется несколькими исключительными особенностями как Гавайского архипелага, так и обитающих на нем дрозофил. Эти острова хорошо изолированы от материка и поэтому, так же как и дарвиновские Галапагосы, могут служить природной лабораторией для исследования эволюции. Кроме того, геологический возраст разных островов, составляющих Гавайский архипелаг, хорошо установлен калий-аргоновым и палеомагнитным методами. Если двигаться по современной карте архипелага с севера на юг, то острова становятся все моложе. Это обусловлено перемещением тихоокеанской литосферной плиты над "горячей точкой" под поверхностью Земли.

По мере миграции плиты (на северо-запад, со скоростью примерно 9 см/год) над этим местом возникал ряд вулканов. Так, остров Кауаи появился в плиоцене, примерно 5 млн. лет назад, а Оаху - 3 млн. лет назад. Три небольших острова - Молокаи, Мауи и Ланаи, - первоначально составлявшие одно целое, образовались 1,5 млн. лет назад, а позднее разделились. Наконец, самый большой и самый молодой остров Гавайи все еще находится над "горячей точкой", о чем свидетельствует продолжающаяся вулканическая активность. Самые древние части этого самого молодого острова сформировались в плейстоцене, несколько менее 1 млн. лет назад. Последовательное возникновение этих островов в сочетании с их изолированностью как от азиатского, так и от североамериканского материков создали такую ситуацию, которая позволяет проследить весь процесс заселения новой территории и новых ниш, изучая ныне существующие виды организмов. Дальнейшее преимущество связано с тем, что Гавайские острова находятся в тропиках, и поэтому их биота весьма разнообразна. Это ясно видно на примере сем. Drosophilidae, которое нам предстоит рассмотреть. По оценкам Карсона (Carson) и Канеширо (Kaneshiro), на относительно небольшой территории названных выше шести островов встречается более 500 эндемичных видов этих мух. Отсюда следует, что то событие, которое мы собираемся изучать, т.е. видообразование, происходило в этой изолированной, охарактеризованной во времени, среде с достаточной регулярностью.

Другой и столь же важный аспект рассматриваемого исследования - это организм, служивший его объектом. Дрозофилы не только позволяют подвергнуть анализу большое число видов; но в силу их генетических особенностей получить информацию об их филогенетических взаимоотношениях легче, чем для большинства других организмов. В этом смысле особенно удобны их политенные хромосомы. Почти во всех личиночных тканях этих двукрылых имеются клетки, в которых происходит репликация ДНК, не сопровождающаяся клеточным делением.

Реплицировавшиеся интерфазные хромосомы увеличиваются до такой степени, что их можно исследовать под световым микроскопом. При этом видно, что они состоят из ряда интенсивно окрашивающихся полос-дисков, разделенных более светлыми междисками. Каждая хромосома каждого данного вида отличается от других собственным очень характерным расположением широких и узких полос по всей своей длине. Сравнивая характер полосатости (бендинг) у разных видов, можно выявить перераспределения генетического материала в их хромосомах. Это упрощается благодаря существованию у них, как и у других двукрылых, соматической конъюгации гомологичных хромосом. Кроме того случаях, когда удается получить потомство от какого-либо межвидового скрещивания, можно исследовать политенные хромосомы потомков и выявить наличие у них генетических перестроек. Этот метод можно дополнить изучением метафазных хромосом других более обычных клеток рассматриваемых видов. Карсон и Клейтон (F. Clayton) в течение нескольких лет изучали политенные и метафазные хромосомы видов Drosophilidae, эндемичных для Гавайских островов. Они обнаружили, что преобладающее большинство изученных до сих пор видов имеют одинаковый основной метафазный кариотип - пять палочковидных хромосом и одну точечную, а диплоидное число хромосом равно у них 12. Результаты изучения политенных хромосом, позволяющих гораздо детальнее рассмотреть морфологию хромосом, не подтверждают этот кажущийся консерватизм, так как выявляют большое число хромосомных инверсий. Интересно, что эти инверсии представляют собой не просто случайные перестройки хромосом, возникшие у разных видов, а образуют определенные группы и подгруппы; т.е. если произвольно принять последовательность хромосомных дисков у какого-либо вида за стандартную, то другие виды можно сравнивать с этим стандартом, выясняя, по скольким инверсиям они различаются. По мере сопоставления все большего числа "нестандартных" видов со стандартом в наблюдаемых различиях начинает выявляться определенная упорядоченность и возникает возможность построить некую филогению, допустив, например, что если вид А отличается от стандарта группой из пяти или шести инверсий, а вид В - этими же пятью-шестью и вдобавок еще тремя, то представляется вероятным, что вид В находится в более отдаленном родстве со стандартом, чем вид А. Именно таким способом Карсон сумел построить филогенетическое древо для более чем 100 видов гавайских Drosophilidae. Небольшой участок этого основанного на хромосомных различиях древа представлен на рис.3-7; он соответствует так называемой группе *planitibia* этих дрозофил. На кладограмме показаны хромосомные взаимосвязи для 8 из 17 описанных видов этой группы. Если сопоставить приведенную кладограмму с распределением этих 8 видов по разным островам, то выявляется интересная закономерность, позволяющая ввести в созданную схему возможную временную компоненту. *Drosophila picticornis* встречается только на Кауаи - самом древнем из всех островов, и, судя по структуре его хромосом, этот вид связан с *D. attigua* и *D. primaeva* более близким родством, чем другие члены группы *planitibia.* Считается, что эти два вида относятся к числу самых давних обитателей Гавайских островов и наиболее близки к материковому виду, который, согласно предположениям, первым заселил эти острова и положил начало всей линии гавайских представителей Drosophilidae. На острове Оаху обитают два вида - *D. substenoptera* и *D. hemipeza.* Первый из них ближе к *D. picticornis* и, вероятно, произошел от какого-то сходного с *D. picticornis* предка, который колонизировал остров Оаху вскоре после его образования, что произошло спустя примерно 2 млн. лет после возникновения острова Кауаи. Судя по морфологии его хромосом, вид *D. hemipeza,* по-видимому, не связан прямым родством ни с *D. picticornis,* ни с *D. substenoptera,* а происходит от какого-то предка, который был сходен с *D. neopicta* и вторично мигрировал с острова Молокаи обратно на Оаху. Эта гипотеза совместима с наличием у *D. hemipeza* группы инверсий, сходных с инверсиями, имеющимися у *D. neopicta,* а также двух других инверсий в Х-хромосоме, одна из которых встречается только у *D. hemipeza.* Прямое выведение *D. hemipeza* от *D. substenoptera* нарушило бы принцип экономии мышления, принятый при построении филогенетического древа.