

9. Tsuda M., Iino T. Naphthalene degrading genes on plasmid NAH7 are on a defective transposon // Mol. Gen. Genet.- 1990.- vol. 223, № 1.- P.33–39.
10. Bosch R., Moore E.R., Garcia-Valdes E. et al. NahW, a novel, inducible salicylate hydroxylase involved in mineralization of naphthalene by *Pseudomonas stutzeri* AN10 // J. Bacteriol.- 1999.- vol. 181, № 8.- P.2315–2322.

Резюме

В результате анализа природных репликонов выявлены уникальные сочетания генов *nahAc* и *nahG*, обеспечивающих синтез ключевых ферментов катаболизма нафталина. Определенные комбинации исследованных детерминант входят в состав разных репликонов за исключением типа C18_V2/NAH7, характерного для бактерий, содержащих плазмиды ζ-подгруппы IncP-9.

У винику аналізу природних репліконів виявлені унікальні поєднання генів *nahAc* і *nahG*, забезпечуючих синтез ключових ферментів катаболізму нафталіна. Певні комбінації дослідованих детермінант входять до складу різних репліконів, за виключенням типу C18_V2/NAH7, характерного для бактеріі, що містять плазмиди ζ-підгрупи IncP-9.

Analysis of genetic determinants *nahAc* and *nahG*, coding for key enzymes in naphthalene catabolism, showed that these genes occur in unique matches. Combinations of the genes *nahAc* and *nahG* are included in different replicons excluding C18_V2/NAH7 type, which is typical of bacteria, containing ζ-subgroup IncP-9 plasmids.

ТОЦКИЙ В.Н., ХАУСТОВА Н.Д., БЕЛОКОНЬ С.В.

*Одесский национальный университет им. И.И.Мечникова,
Украина, 65026, Одесса, ул. Дворянская, 2, e-mail: caphgen@ukr.net*

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ И ГЕННЫЙ БАЛАНС

Накопленные экспериментальные данные дают основания считать, что межлинейные и популяционные отличия адаптивных реакций на конкретные неблагоприятные условия среды в значительной степени связаны с множественным аллелизмом определенных структурных генов, имеющих то или иное отношение к механизмам устойчивости [1 – 3]. Из серии множественных аллелей в ответ на отрицательное влияние среды в популяции отбирается именно та структурная разновидность гена, которая при данных условиях имеет селективное преимущество [4 – 6]. Очевидно, в каждом локусе хромосом при определенных условиях существования генотипа преимущественно должны находиться лишь определенные аллели генов, способные при данных условиях оптимально взаимодействовать и поддерживать генный баланс. Таким образом, под влиянием экологических факторов в генотипах особей популяции формируются определенные совокупности коадаптированных аллелей, названные [7, 8] адаптационными комплексами генов (АКГ), которые определяют устойчивость особей к различным факторам среды.

Понятно, что любые манипуляции с геномом, направленные на создание нового исходного материала для селекции, приводят к существенным перестройкам генного баланса и, следовательно, к определенным изменениям адаптивной способности синтезированных генотипов. Бурное развитие генетической инженерии, интенсивное использование в селекции методов хромосомной и геномной инженерии, приведшее к созданию множества интрогрессивных форм, вызвало необходимость изучения

особенностей адаптации таких генотипов к условиям окружающей среды, их продуктивной способности, а иногда и экологической безопасности.

К сожалению, влияние модификаций генотипов на их приспособленность и на общий генный баланс остается мало изученным. Исходя из этого, на кафедре генетики ОНУ проводят исследования по определению роли отдельных аллелей генов в формировании адаптивной способности и продуктивности популяций, а также изучают влияние определенных перестроек генотипов на экспрессию исследуемых аллелей.

Материалы и методы

Для исследований использовали мутантные линии *Drosophila melanogaster* (*cn*, *vg*), мух дикого типа (*C-S*), искусственно созданные популяции (*cn'* и *vg'*), которые в дальнейшем культивировали в условиях действия определенных селективных факторов (гипертермии, повышенного содержания этанола в корме, поздней кладки яиц), а также мух с искусственно модифицированными генотипами. Модификацию генотипов исследуемых мух производили путем насыщающих скрещиваний [9] и реципрокного замещения хромосом с помощью балансерной линии *Sy/Pm;D/Sb* [10]. Показатели относительной приспособленности, отдельных её компонент (плодовитости, продолжительности жизни, теплоустойчивости и устойчивости к голоданию), а также аллозимной принадлежности, активности и термостабильности алкогольдегидрогеназы (АДГ) определяли общепринятыми методами [11 – 15].

Результаты и обсуждение

Теоретически можно ожидать, что искусственное объединение в генотипе аллельных и неаллельных генов различного происхождения может существенно влиять на структуру и функцию АКГ и, следовательно, на адаптивный потенциал таких генотипов. Эта гипотеза экспериментально подтвердилась при изучении особенностей ген-энзимной системы АДГ в опытах с использованием лабораторных линий *Drosophila melanogaster*, которые существенно различались по показателям приспособленности – плодовитости, продолжительности жизненного цикла, устойчивости к гипертермии, другим неблагоприятным условиям [11, 17]. Высокий адаптивный потенциал имели мухи дикого типа линии *C-S* и мутанты *cn*. Выяснилось, что мухам этих линий свойственна высокая плодовитость, довольно успешная выживаемость взрослых особей при условиях жесткой гипертермии (41 °С на протяжении 15 мин) и др. В противоположность этому мутанты *vg* были менее плодовитыми, более чувствительными к высокой температуре и при стандартных условиях содержания имели более короткие сроки жизни. Исследование физико-химических свойств АДГ у мух указанных линий показало, что мухи дикого типа и мутанты *cn* являются гомозиготами по *S*-аллелю гена *Adh*, а мутанты *vg* – гомозиготами по *F*-аллелю [12]. В опытах на экспериментальных популяциях дрозофилы установили, что *S*- и *F*- аллели *Adh* имеют разную селективную ценность в условиях отбора на задержку старения, устойчивость к гипертермии и этанолу [4 – 7].

В указанных экспериментах использовали исходных линейных мух *cn* и *vg*, а также искусственно созданные экспериментальные популяции *cn'* и *vg'*. Для получения последних, мутантов *cn* и *vg* скрещивали между собой и среди особей F₂ отбирали сегрегантов, фенотипически идентичных родительским формам (*cn'* и *vg'*). Отобранных мух в дальнейшем культивировали в условиях действия определенных селективных факторов. Оказалось, что популяции таких мух (*cn'* и *vg'*) существенно изменяют генетическую структуру (частоту генотипов и соответствующих аллельных генов) при действии на них различных селективных факторов. Отбор на задержку старения и устойчивость к гипертермии приводит к увеличению в популяции частоты *S*-аллеля, а генотипическая адаптация к этанолу – к увеличению частоты *F*- аллеля *Adh*. При этом генотипическая среда влияет главным образом на интенсивность отбора аллельных вариантов *Adh*, в то время как направление отбора определяется действующим селективным фактором [7].

Следует учесть, что структурные особенности генотипов имеют чрезвычайно важное значение как для отбора определенных аллелей генов, так и для экспрессии их в условиях адаптации организмов и популяций [16]. Изменение структуры генотипа может существенно влиять на показатели приспособленности и функциональные свойства ген-энзимных систем даже при условии сложившегося аллельного контроля указанных систем.

Есть основания считать, что в процессе филогенетической адаптации в генотипах накапливаются не только определенные аллельные гены функционирующих белков, но и соответствующие гены, которые обуславливают посттрансляционную модификацию указанных генных продуктов. Именно к такому выводу приводят опыты с реципрокным замещением хромосом [14, 18, 19] у особей линий *C-S* и *vg*, отличающихся аллельным контролем АДГ и типами аллозимов в тканях. Оказалось, что особенности АДГ у исследованных мух зависят не только от аллельного контроля этого фермента, но и от генотипической среды, в которую попадают гены *Adh^F* и *Adh^S*. Выяснилось [14, 18], что в условиях перmissive гипертермии возможна модификация свойств *F*-аллозима у мух *vg*, вследствие чего этот *F*-аллозим по своим характеристикам уподобляется *S*-аллозиму (уменьшается активность и увеличивается теплоустойчивость белка).

Результаты опытов с проведением насыщающих скрещиваний дают основание считать, что мутанты *cn* (гомозиготы *Adh^SAdh^S*) и *vg* (гомозиготы *Adh^FAdh^F*) обладают различными механизмами модификации АДГ. При идентичных условиях существования генотипы, гомозиготные по аллельным генам *Adh^F* или *Adh^S*, способны модифицировать свойства АДГ в разных направлениях [20, 21].

Таким образом, при изучении приспособленности и функционального состояния ген-энзимной системы АДГ у *Drosophila melanogaster* установлено, что определенные варианты реципрокного обмена хромосомами между мухами с высокой и низкой адаптивной способностью, а также продолжительные беккроссы с одновременным отбором по маркерному аллелю гена приводят к существенным изменениям исследуемых признаков. На основании проведенных исследований можно утверждать, что любые искусственные перестройки генотипа могут существенно влиять на жизнеспособность и адаптивные возможности организма. Причиной указанных сдвигов можно считать нарушения структуры АКГ, вызванные введением в генотип некоадаптированных аллелей, нарушающих общий генный баланс.

Выводы

Адаптация популяций дрозофилы к условиям внешней среды обеспечивается не только отбором селективно ценных аллелей структурных генов ферментов, но и генов – модификаторов генных продуктов. Вследствие этого у особей популяции формируются специфические относительно селективных факторов совокупности коадаптированных аллелей – адаптационные комплексы генов (АКГ).

Искусственные перестройки генотипа (замещение генотипа и отдельных хромосом) могут существенно влиять на жизнеспособность и адаптивные возможности организма. Причиной указанных сдвигов можно считать нарушения структуры АКГ, вызванные введением в генотип некоадаптированных аллелей, изменяющих общий генный баланс.

Литература

1. Айала Ф., Кайгер Д. Современная генетика. – М.: Мир, 1987. – Т. 1. – 295 с.
2. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. – Кишинев: Штиинца, 1980. – 583 с.
3. Тоцький В.М. Генетика. – Одесса: Астропринт, 2002. – 709 с.
4. Тоцький В.М., Хаустова Н.Д. Ген-энзимна система алкогольдегідрогенази дрозофіли за умов адаптації до підвищеної температури та спирту // Мол. генет. та біофізика. – 1992. – Вип.17. – С. 17 – 21.

5. Хаустова Н.Д., Тоцкий В.Н. Алкогольдегидрогеназа и адаптация к этанолу у дрозофилы // Генетика. – 1990. – Т. 26, № 8. – С. 1427 – 1434.
6. Хаустова Н.Д. Локус *Adh Drosophila melanogaster* в условиях отбора на задержку старения // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 5. – С. 646 – 651.
7. Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Стрельцова Н.А. Полиморфизм алкогольдегидрогеназы и генотипическая адаптация *D. melanogaster* к действию селективных факторов // Цитология и генетика. – 1995. – Т. 29, № 6. – С. 54 – 60.
8. Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Алишбли Н.М., Сечняк А.Л. Генетико-биохимические механизмы онтогенетической и филогенетической адаптации // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 3. – С. 69 – 75.
9. Моргун С.В., Левчук Л.В. Пристосованість *Drosophila melanogaster* за штучних змін генотипів // Вісник Одеського державного університету. – 1999. – Т. 3. – Вип. 4. – С. 36 – 40.
10. Luckinbill L.S., Graves J.L., Reed A.H., Koetsawang S. Localizing genes that defer senescence in *Drosophila melanogaster* // Heredity. – 1988. – V. 60, № 3. – P. 367 – 374.
11. Хаустова Н.Д., Тоцкий В.М. Пристосованість мутантів *vg Drosophila melanogaster* і генетична структура штучних популяцій, що містять маркерний ген // Вісник Одеського національного університету. – 2004. – Т. 9. – Вип. 5. – С. 153 – 158.
12. Хаустова Н.Д. Адаптивний гетерозис и выражение гена *Adh* у дрозофилы: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Харьков. – 1988. – 16 с.
13. Белоконь С.В., Хаустова Н.Д., Тоцкий В.Н. Локус *Adh* и приспособленность мутантов *sn* и *vg* в экспериментальных популяциях *Drosophila melanogaster* Meig. // Цитология и генетика. – 2007, № 2. – С. 24 – 29.
14. Левчук Л.В., Тоцкий В.М. Заміщення хромосом і пристосованість генотипів *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика. – 1998. – Т. 32, № 2. – С. 42 – 48.
15. Хаустова Н.Д., Моргун С.В. Ген-энзимная система АДГ и приспособленность мутантов *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1999. – Т. 35, № 5 – С. 600 – 605.
16. Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Левчук Л.В., Моргун С.В. Генотипические основы низкой жизнеспособности мутантов *vestigial Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 9. – С. 1233 – 1238.
17. Белоконь С. В., Хаустова Н. Д., Бондаренко И. А. Приспособленность мутантов *sn* и *vg* в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster*// Вісник Одеського національного університету. – 2006. – Т. 11. – Вип. 9. – С. 121 – 127.
18. Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Моргун С.В., Левчук Л.В. Ген-энзимная система алкогольдегидрогеназы при замещении хромосом и других изменениях генотипа у *Drosophila melanogaster* // Укр. биохим. журн. – 1998. – Т. 70, № 5 – С. 42 – 51.
19. Левчук Л.В. Пристосованість генотипів *Drosophila melanogaster* за штучного заміщення хромосом: Автореф. дис. ...канд. біол. наук. – Одеса. – 2000. – 20 с.
20. Нассер Мох'д Юсеф Ал-Шиблі Пристосованість і частота кросинговеру у мутантів *Drosophila melanogaster* залежно від віку та штучних перебудов генотипу: Автореф. дис. ...канд. біол. наук. – Одеса. – 2003. – 17 с.
21. Білоконь С.В. Мутації *sn* і *vg*, локус *Adh* і пристосованість генотипів *Drosophila melanogaster* Meig.: Автореф. дис. ...канд. біол. наук. – Одеса. – 2007. – 21 с.

Резюме

Обобщены результаты исследований генетических механизмов онтогенетической и филогенетической адаптации. На примере популяций дрозофилы показано, что адаптация к условиям внешней среды сопровождается формированием у особей специфических относительно селективных факторов совокупностей коадаптированных аллелей – адаптационных комплексов генов (АКГ), влияющих на общий генный баланс организмов.

Узагальнено результати власних досліджень по вивченню генетичних механізмів онтогенетичної і філогенетичної адаптації. На прикладі популяції дрозофіли показано, що адаптація до умов зовнішнього середовища супроводжується формуванням у особин специфічних щодо селективних чинників адаптаційних комплексів генів (АКГ), які визначають адаптаційний потенціал генотипів за конкретних умов існування.

Results of the scientific research of genetic mechanisms of ontogenetic and philogenetic adaptation are summarized. The evidence are presented that in the adaptation of *Drosophila melanogaster* to environmental conditions the sets of coadaptation alleles – adaptation complexes of genes (ACG), which are specific to the selective factors, are formed in persons of the population.

ХАУСТОВА Н.Д., БЛОКОНЬ С.В., ТОЦЬКИЙ В.М.

Одеський національний університет ім. І.І.Мечникова,

Україна, 65026, Одеса, вул. Дворянська, 2, e-mail: caphgen@ukr.net

ПРИСТОСОВАНІСТЬ МУТАНТІВ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ЗА ШТУЧНОГО ЗАМІЩЕННЯ ХРОМОСОМ

Широке застосування в генетиці індукованого мутагенезу, впровадження генно-інженерних та інших біотехнологічних методів збуджує інтерес до проблеми вивчення адаптивних здатностей генетично модифікованих генотипів. В усіх випадках, коли гени взаємодіють у зміненому генетичному середовищі, це може істотно впливати на реалізацію генетичної інформації, включаючи становлення таких складових пристосованості як плодючість, життєздатність, тривалість життя та ін. Слід зазначити, що вивчення функцій окремих генів у зміненому генофоні сприяє поглибленню і конкретизації відомих теорій і гіпотез про коадаптовані гени [1, 2], компенсаційні [3] та адаптаційні [4] комплекси генів тощо. На жаль, інформації про те, як впливають на зазначені блоки і комплекси генів природні і штучні перебудови генотипів, дуже мало. Спрогнозувати ці можливі зміни при створенні нових генотипів важливо, але дуже складно, бо на сьогодні спільний вплив окремих алелів генів власних і чужорідних хромосом на пристосованість штучно синтезованих генотипів залишається мало з'ясованим. Дані про негативний вплив гібридного дисгенезу, а також деяких маркерних мутацій [5] на адаптивний потенціал організмів добре відомі, але вони не систематизовані й не вирішують проблему в цілому.

Таким чином, вивчення пристосованості та її складових на об'єктах із штучно зміненими генотипами, що є метою даної роботи, являє собою актуальну і практично важливу проблему.

Матеріали і методи

Досліди провадили на лінійних та експериментально отриманих формах *Drosophila melanogaster* із заміщеними хромосомами. Із вихідних лабораторних ліній (*C-S*, *cn*, *vg* і *b cn vg*) спершу отримували інбредні лінії шляхом довготривалого (понад 20 поколінь) інбридингу. Заміщення хромосоми 1 у вихідних мутантів на відповідну хромосому мух дикого типу (*C-S*) здійснювали за схемою [6].

Пристосованість лінійних мутантів та мух з модифікованими генотипами оцінювали, визначаючи основні компоненти цієї ознаки: реальну плодючість, тривалість життя, а також здатність виживати в екстремальних умовах (за гіпертермії та у відсутності корму). Реальну плодючість оцінювали по кількості нащадків (імаго) однієї пари мух, що утримувалася в пробірці (20 мл) протягом трьох діб [7]. Для визначення здатності мух виживати в умовах гіпертермії їх прогрівали 15 хв при 41 °С