

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ РЕОРГАНИЗАЦИЯ АРХИТЕКТУРЫ ХРОМОСОМ В ГЕНЕРАТИВНОЙ СИСТЕМЕ ЯВЛЯЕТСЯ МЕХАНИЗМОМ САЛЬТАЦИОННОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Видообразование не может рассматриваться как длительный процесс градуальной перестройки генофонда предкового вида. Само понятие «генофонд» целиком относится к полиморфной части генома, тогда как становится ясным, что видообразовательные события затрагивают прежде всего мономорфную (инвариантную) его часть и при этом происходит необратимая реорганизация его регуляторной системы. Сальтационное видообразование на основе возникновения пространственной реорганизации архитектуры хромосом в генеративной системе наиболее вероятно происходит в условиях критического воздействия абиотических и биотических факторов, которые определены как условия экологической периферии.

Как показывают многочисленные данные по ферментным (белковым) системам, близкие виды могут иметь (и часто имеют) сходные аллельные варианты, причем в хорошо сопоставимых частотных соотношениях. Достаточно сказать, что один из апологетов современной популяционно-генетической теории Р. Левонтин [1] пришел к выводу, что описание видообразовательных событий с позиции сравнительного анализа генетического полиморфизма приводит к логическому тупику. Так, установив степень расхождения видов по ряду ферментных и белковых мутаций, он не нашел способа объяснить механизмы возникновения этих различий. Э. Майр [2] в своей концепции «генетической революции» при видообразовании дает признаки «расшатывания» интегрированности популяционного генофонда, не отвечающие реальным фактам и логике. Он считает, что обеднение генофонда популяции за счет уменьшения ее численности и ограничения миграции аллелей из соседних популяций (что характерно для периферийных популяций) приводит к резкому изменению генотипической среды. Генотипическая среда такой популяции, гомозиготной по многим локусам, в определенных случаях может быть преадаптирована к «краевым» экологическим условиям, которые являются экс-

тремальными для исходного вида. «Генетическая революция» в удачной дочерней популяции приведет к существенному преобразованию фенотипа и к формированию нового вида.

Эта модель Э. Майра не выдерживает критики, поскольку, во-первых, она касается только аллопатрического (географического) принципа видообразования и непригодна для симпатрического видообразования по отправным условиям моделей (миграция и др.) и, во-вторых, основана на гипотезе видообразования на базе исходного вида с адаптивным генетическим полиморфизмом. Маловероятность последнего положения нами уже обсуждалась. Вообще же идея «генетической революции» Э. Майра, на наш взгляд, полностью аналогична предложенной ранее Д. Симпсоном [3] теории квантовой эволюции. Он считал, что квантовая эволюция, в отличие от филетической эволюции и видообразования, происходит с гораздо большей скоростью. «Необходимым условием квантовой эволюции можно считать наличие преадаптации, что в типичных, хотя и не во всех случаях означает закрепление признаков неадаптивных, или почти неадаптивных, в тех условиях, в которых они проявляются впервые... Наиболее благоприятными условиями для такой фиксации служат малочисленность и полная изоляция популяции» [3].

Закljučая краткий анализ идеологии неodarвинистов, следует отметить, что, несмотря на более-менее значимые расхождения во взглядах, касающихся предварительных условий и скорости видообразования, все они опираются на главный постулат: при видообразовании реорганизуется генофонд вида или популяции, т.е. уже имеющийся, накопленный ранее мутационный фонд. Градуализм зиждется на частотном преобразовании полиморфной популяции с последующей фиксацией наиболее благоприятных (в конкретных случаях) аллельных или хромосомных сочетаний.

Идея «скачкообразной» эволюции, или сальтационизм, уходит исторически в принципы «ге-

терогенезиса» А. Кёлликера, А.С. Коржинского и мутационизма Г. де Фриза и основана на резком преобразовании видовых систем за счет возникновения *de novo* крупной мутации, имеющей преадаптацию к новым условиям существования. С генетических позиций наиболее полно эта идея была разработана Р. Гольдшмидтом в его теории макрогенеза [4]. Эта теория предполагает, что видообразование носит быстрый (сальтационный) характер и связано с реорганизацией регуляторной системы генома, причем мутации отдельных генных локусов (микромутации) здесь не играют значительной роли. Напротив, крупные хромосомные реорганизации (макромутации и системные мутации) по Р. Гольдшмидту имеют шансы предопределять события видообразования.

В последние 45 лет рядом исследователей велась, наряду с конструктивной критикой градуального видообразования, разработка принципов сальтационного преобразования видовых геномов, основанного на реорганизации инвариантной, и прежде всего регуляторной, части генома. Причем, идет ли речь о переходе биохимических (ген-ферментных) систем из одного облигатно мономорфного мутационного состояния в другое [5], или о хромосомных реорганизациях [6–8], или о перестройках морфологических [9], всеми авторами подчеркивается принципиальная невозможность постепенного (градуального) течения этих событий.

Примеры жесткой коадаптированности регуляторной системы генома, проявляющей видоспецифичный монотипизм на всех стадиях онтогенеза у каждой особи вида, дают основания считать, что реорганизация этой системы «оценивается» естественным отбором в очень короткий период (период онтогенеза). При этом выбраковка или сохранение той или вновь возникшей мономорфной системы будет определяться тем, насколько быстро новая форма стабилизируется в тех конкретных условиях среды обитания, где она возникла. Х. Карсон [6] выделяет помимо открытой системы генетической variability, связанной с внутривидовой адаптивной изменчивостью, систему закрытую – не проявляющую каких-либо признаков variability в обычных условиях существования данного вида. Закрытая система, по его мнению, основана на жестком эпистатическом взаимодействии всех локусов определенных блоков хромосом. В некоторых ситуациях эти блоки могут быть реорганизованы посредством рекомбинационного процесса, на базе чего может формироваться новая закрытая вари-

бельная система или новый вид. Подобная реорганизация, по мнению Х. Карсона, вероятно даже у одной особи (например, оплодотворенной самки двукрылых). Позицию Х. Карсона, считающего, что такая возможность возникает в «безотборных» ситуациях, разделяет А.Л. Тахтаджян [9]: «Совершенно очевидно, что макромутантам гораздо легче выжить в условиях минимального соревнования с другими организмами и тем более при отсутствии всякого соревнования». «Безотборная» трактовка появления макромутантов, на наш взгляд, значительно ослабляет сальтационную схему видообразования. Реально появление макромутантов происходит в экстремальных абиотических условиях экологической периферии ареалов. Хорошим примером подобных событий является возникновение полиплоидов у растений. Высокая инбредность периферийных популяций, обусловленная резким снижением численности особей в условиях экологического стресса и низкой миграционной активностью, способствует, с одной стороны, усилению гомозиготизации по полиморфным генам, с другой – накоплению aberrантных форм, которые и являются резервом «перспективных» макромутантов. Второе слабое место сальтационной теории, послужившее основой жесткой критики со стороны неodarвинистов, связано с уникальностью возникновения макромутантов и с неминуемым прохождением ими стадии гетерозиготности. Ибо вступление в репродуктивные отношения с исходной формой (видом) должно быть необходимым условием размножения новой формы. Эта проблема представлялась неразрешимой, и концепция макрогенеза отвергалась как принципиально неверная для облигатно перекрестно-оплодотворяющихся групп организмов. В то же время, для организмов, способных к вегетативному или партеногенетическому размножению, подобной проблемы не существовало. И, следует заметить, такая обычная форма видообразования у растений, как полиплоидия, представляет наглядный пример возможности «мгновенного» видообразования, хорошо совместимой с сальтационной теорией. Добавим, что полиплоидия – единственный, воспроизводимый человеком, пример видообразовательных событий.

Что касается уникальности возникновения макромутантов и прохождения ими стадий гетерозиготности, то это дискуссионные вопросы, которые мы обсудим в следующей статье. Есть еще трудности, связанные с механизмами фиксации видоспецифичности ген-ферментных сис-

тем и хромосомных инверсий. Объяснить данные события (переход из одного облигатно-монотипного состояния в другое) практически невозможно без привлечения развиваемой нами концепции системных мутаций (СМ).

Феномен кардинальной реорганизации архитектуры интерфазных ядер, обнаруженный в онто- и филогенезе [7], мы рассматриваем как явление мутационного ранга, не имеющее аналогов среди известных типов хромосомных мутаций. Видоспецифичную перестройку пространственной организации хромосом в интерфазном ядре генеративной ткани можно оценить как новый тип мутаций, названный системной мутацией. Системные мутации как основной механизм видовой реорганизации генома возникают в результате пространственной перестройки интерфазных хромосом в ядре за счет изменения хромосомно-мембранных взаимоотношений. СМ в своем происхождении связаны с реорганизацией хромоцентрального аппарата. Особенностью СМ является то, что они: 1) четко выявляются только в клетках генеративной ткани; 2) являются видоспецифичными и не обнаруживают внутривидового полиморфизма; 3) проявляют «гетерозиготность» только у межвидовых гибридов, геномы которых демонстрируют различия в архитектуре хромосом (гомеологов) «материнского» и «отцовского» видов. СМ обнаружены в видовых комплексах малярийных комаров и дрозофил, причем все изученные виды отличаются друг от друга по архитектуре хромосом и, в том числе, гомосеквентные виды (имеющие идентичные по линейной структуре политенные хромосомы). В настоящее время получены данные о структуре ДНК районов прикрепления хромосом к ядерной оболочке [10].

Сальтационное видообразование на основе возникновения системных мутаций наиболее вероятно происходит в условиях критического воздействия абиотических и биотических факторов, которые определены нами как условия экологической периферии. Сценарий событий, приводящий к сальтационному видообразованию:

I этап. Формирование условий экологической периферии вида.

Усиление воздействия экстремальных абиотических факторов (температура, влажность, давление и др.) и биотических факторов (хищники, паразиты и др.) осуществляется за счет резких климатических изменений в пределах видовой ареала либо при миграции вида в экологически напряженные для него зоны. Резкое снижение плотности и численности популяций. Резкое сни-

жение или полное прекращение межпопуляционных миграций. Переход к инбредному воспроизведению (у видов с половым процессом).

II этап. Последствия условий экологической периферии.

При инбридинге происходит структурная и функциональная дестабилизация генома генеративной (репродуктивной) системы: реорганизация хроматина (по локализации и количеству), появление-исчезновение хромосомно-мембранных связей. Активация мобильных генетических элементов и «лавинообразная» генерация мутаций различных типов (генных, хромосомных, геномных, системных) и модификаций гетерохроматина по локализации и количеству.

Вскрытое Ю.П. Алтуховым и Ю.Г. Рычковым [5] явление генетического монотипизма и появление видоспецифичности молекулярных мутаций, как и ранее известное появление видоспецифичных хромосомных инверсий, находит объяснение в сопряженности этих мутационных событий с системными мутациями. Системные мутации быстро (за одно поколение) фиксируют их, переводя геном из одного монотипного состояния в другое. Таким образом, переходный полиморфизм по генам и хромосомам длится только одно поколение.

Рассматривая роль системных мутаций в видообразовании, необходимо подчеркнуть, что наша трактовка отличается от взглядов Р. Гольдшмидта. С нашей точки зрения, системная мутация не обязательно связана с резкими фенотипическими изменениями. Вновь образуемый на основе системных мутаций (как и полиплоидии) вид может иметь лишь адаптивные физиологические отличия от исходного с минимальными отклонениями во внешней морфологии, как это наблюдается у видов-двойников. Мы, кроме того, в отличие от Р. Гольдшмидта, считаем, что системные мутации возникают не единично, а кластером, увеличивающим вероятность их закрепления. Также мы подчеркиваем большое значение естественного отбора на всех стадиях становления нового вида. Что касается взглядов Р. Гольдшмидта на роль системных мутаций в происхождении крупных таксономических групп, то мы согласны с их критикой со стороны большинства эволюционистов [2]. Одна системная мутация с большим морфогенетическим эффектом вряд ли способна сохраниться. Вероятнее здесь предположить каскад системных мутаций, возникающих последовательно в короткий временной промежуток и приводящих к формированию крупных таксонов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – М.: Мир, 1978. – 351 с.
2. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
3. Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. – М.: Государственное издательство иностранной литературы, 1948. – 358 с.
4. Goldschmidt R. The material basis of evolution. – New Haven: Yale Univ. Press, 1940. – 436 p.
5. Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журнал общей биологии. – 1972. – 33, № 3. – С. 281–300.
6. Carson H. The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Nat. – 1975. – 109, № 965. – P. 83.
7. Стегний В.Н. Реорганизация структуры интерфазных ядер в онто- и филогенезе малярийных комаров // Докл. АН СССР. – 1979. – 249, № 5. – С. 1231–1233.
8. Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. – Новосибирск: Изд-во Новосибирского университета, 1993. – 110 с.
9. Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. – 1983. – 68, № 12. – С. 593.
10. Стегний В.Н., Артемов Г.Н., Усов К.Е. Пространственная организация ядра как механизм эпигенетической регуляции // Эпигенетика. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 592 с.

STEGNIY V.N.

*National Research Tomsk State University,
Russia, 634050, Tomsk, Lenin str., 36, e-mail: stegniy@res.tsu.ru*

THE SPATIAL REORGANIZATION OF CHROMOSOME ARCHITECTURE GENERATIVE SYSTEM IS A MECHANISM OF SALTATIONAL SPECIATION

Speciation can not be regarded as a long-term process of gradual adjustment ancestral species gene pool. The concept of «gene pool» entirely relates to the polymorphic part of the genome, while it is clear that speciation events affect primarily monomorphic (invariant) and part of this is accompanied by irreversible reorganization of its regulatory system. Saltational speciation, based on the emergence of spatial reorganization of the architecture of the chromosomes in the generative system most likely to occur in a critical influence of abiotic and biotic factors, which are defined as environmental conditions periphery.

Keywords: speciation, reorganization, architecture, chromosome.