



УДК 575.822(282.256.341)

Парадокс размеров таксонов. Проявление феномена в фауне озера Байкал и его возможная причина

А. В. Натяганова, Ю. С. Букин

Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, Иркутск
E-mail: avn61@mail.ru

Аннотация. «Парадоксом размеров таксонов» названа ситуация с неясными причинами различий в числе видов у организмов, эволюционирующих в одних и тех же физико-географических условиях (в одной экосистеме). В фауне озера Байкал такие случаи нередки. Ярким примером являются высшие ракообразные из отрядов Amphipoda (более 300 видов) и Isopoda (6 видов). Наши результаты математико-компьютерного моделирования кариотипической эволюции свидетельствуют о том, что парадокс размеров таксонов у байкальских раков может быть обусловлен разными масштабами хромосомных перестроек, которые сопровождали эволюцию этих групп животных. Масштабы геномных преобразований, в свою очередь, зависят от внутренних структурных особенностей хромосом, в частности, насыщенности гетерохроматином (некодирующей ДНК). Таким образом, возможно, что «парадокс размеров таксонов», как и «парадокс размеров геномов» связан с феноменом избыточной («молчащей») ДНК.

Ключевые слова: Байкал, ракообразные, размеры таксонов, эволюция кариотипов, хромосомные перестройки, математико-компьютерное моделирование, гетерохроматин.

Введение

Таксономические списки флоры и фауны свидетельствуют о неодинаковом количестве видов в составе систематически очерченных групп организмов. Это обстоятельство обусловлено многими причинами: различиями в адаптивно-физиологическом потенциале организмов, временем эволюции групп, обеспеченностью экологическими нишами, дискусионностью таксономических статусов, степенью изученности и др. Наиболее загадочными и интересными, на наш взгляд, представляются случаи существенных различий в видовых радиациях у животных или растений, обитающих или произрастающих в пределах одного географического района (одной экосистемы). Такую ситуацию мы определяем как *парадокс размеров таксонов*. В этом смысле озеро Байкал, отнесённое к экосистемам с высокой степенью биологического разнообразия [7], является наглядным примером разной видовой представленности родов и таксонов более высокого ранга. Судя по последним подсчётам, почти половина (22 таксона) от всего списка групп байкальских беспозвоночных животных (52 таксона) имеют в своём составе не более 10 видов [7]. Так, эндемичные байкальские губки представлены двумя разными по объёму семействами: Lubomirskiidae с пятнадцатью ви-

дами и Spongillidae – всего с четырьмя видами. Один класс моллюсков Gastropoda насчитывает в своём составе 150 видов, а другой – Bivalvia – в 5 раз меньше (31 вид). Систематика групп червей также свидетельствует об их чрезвычайной гетерогенности в видовом отношении. Здесь количество видов в таксонах одного ранга (например, в пределах родов) варьирует от 1 до 300.

Ярким примером таксономической неравноценности являются также высшие ракообразные оз. Байкал из отрядов амфипода (Amphipoda) и изопода (Isopoda), представляющие две резко различающиеся видовые радиации. Разноногие раки образовали в озере огромный букет, состоящий из более 300 видов, распределённых по нескольким семействам, тогда как равноногие ракообразные представлены всего шестью видами из одного семейства [7]. Следует заметить при этом, что в мировой фауне изопод зарегистрировано более 4 тыс. видов. Кариологическое изучение этих групп выявило ещё одну интересную загадку. Оказалось, что амфиподы, несмотря на высокую степень видового богатства, выглядят кариотипически однообразной группой [12]. Практически все 33 исследованных вида (за исключением одного) имеют морфологически сходные хромосомные наборы с одним и тем же диплоидным числом $2n = 52$. Это обстоятельство было оха-

рактировано как эволюционный парадокс, поскольку в европейских водоёмах амфиподы наоборот демонстрируют кариотипическую дифференциацию и отсутствие богатства видовых форм [12]. В оз. Байкал у разноногих раков (изопод), в отличие от амфипод, выявлено значительное кариотипическое разнообразие и по числу ($2n = 8, 12, 16, 24$), и по морфологии хромосом [10]. Одной из возможных и главных причин таких различий в видообразовании предложено считать особенности структурной организации геномов (количество и локализация гетерохроматина), которые у амфипод позволяют «легко проходить процессам отдалённой гибридизации» [6]. При этом автор указанной работы В. В. Тахтеев, основываясь на понятиях В. Н. Стегния [5] о лабильном (способном к структурному переупорядочиванию) и консервативном («жестком») геномах предположил, что байкальские амфиподы дали богатую видовую радиацию вследствие обладания «лабильными» геномами. Цель данной статьи – с помощью математического моделирования исследовать ещё одну возможную причину степени видового разнообразия таксонов, а именно, роль хромосомных перестроек, которые довольно часто сопровождают эволюцию организмов.

Материал и методы

Для построения моделей мы использовали метод индивидуально-ориентированного моделирования адаптивной динамики приспособительной эволюции организмов [8]. Суть его состоит в том, что разрабатываемые модели оперируют характеристиками каждого организма в модельных популяциях и, таким образом, воспроизводят их «судьбы». Кариотип отдельного организма в модели представлял собой определённый двойной набор численных значений длин хромосом. В качестве критерия морфологической изменчивости кариотипов был использован коэффициент вариации относительных длин хромосом, который находится в обратно-пропорциональной связи с показателем симметричности (или асимметрии) хромосомных наборов. То есть, чем больше значение коэффициента вариации длин хромосом, тем менее симметричен (или более асимметричен) кариотип. Алгоритм модели предусматривал следующие описываемые соответствующими математическими уравнениями события: инициализацию начальных условий жизненного цикла, размножение организмов, хромосомные мутации и гибель определенного количества организмов в соответствии с условиями конку-

ренции. Периодически, через определенное количество симуляций жизненных циклов, проводился сравнительно-кариотипический анализ организмов, и на основе этого делались соответствующие выводы.

Алгоритм модели был реализован на языке C++ в системе программирования Dev C++.

Результаты и обсуждение

В нашей работе мы исследовали влияние двух параметров: вероятности хромосомных перестроек (ВХП) и масштаба хромосомных перестроек (МХП) на коэффициент вариации длин хромосом и, соответственно, на степень асимметрии кариотипов. При этом моделировались две ситуации: наличие и отсутствие отбора по этому интеграционному показателю морфологии хромосомных наборов. Кроме того, в нашей модели был использован вывод об адаптивной значимости симметричности кариотипов [3]. Проведённое математико-компьютерное моделирование кариотипической эволюции показало следующее. Значение асимметрии хромосомных наборов в ходе эволюции (и при наличии, и при отсутствии отбора на симметрию кариотипа) возрастает только до определённого предела – стационарного значения. В результате моделирования (с фиксированным параметром МХП и разной величиной ВХП и наоборот) было выяснено, что ВХП определяет только эволюционное время до достижения стационарного значения асимметрии в прямо пропорциональной зависимости, тогда как МХП определяет как эволюционное время, так и значения стационарного состояния асимметрии кариотипа. При этом при наличии отбора на симметричность это значение намного меньше, чем в его отсутствии. Таким образом, моделирование кариотипической эволюции выявило ведущую роль масштаба перестроек хромосом (МХП) в становлении хромосомных различий у видов.

Очевидно, параметр МХП связан с внутренними структурно-функциональными особенностями хромосом. В таком случае наш результат согласуется с выводом В. Н. Стегния о том, что особенности внутренней организации хромосомного аппарата детерминируют «способность (или неспособность) его к реорганизации в видообразовательном аспекте» [5]. Согласно В. Н. Стегнию, лабильность (способность к структурному переупорядочиванию) или консервативность («жесткость») генома зависит от гетерохроматинового компонента (некодирующей, суперконденсированной или избыточной ДНК, представленной повторяю-

щимися нуклеотидными последовательностями). Лабильный геном содержит немного гетерохроматина, который локализован в основном в центромерных районах. Для консервативного генома характерно большое количество этого материала, диспергированного по всей длине хромосом. Хотя гетерохроматиновые участки являются «горячими» точками в отношении хромосомных мутаций, однако обогащённость гетерохроматином способствует интегрированности геномов, поскольку понижает рекомбинационные возможности хромосом [2; 5]. Исходя из результатов моделирования и вышеизложенных представлений о значении гетерохроматина, мы полагаем, что мелкомасштабные хромосомные перестройки, вероятно, и обусловлены консервативностью структуры хромосом, а крупномасштабные – напротив, являются следствием их лабильной природы.

На основании приведённых рассуждений, а также данных кариологического изучения высших ракообразных оз. Байкал [10; 11; 12] видно, что эволюция байкальских амфипод сопровождалась мелкомасштабными, а изопод – крупномасштабными преобразованиями их геномов. Логично предположить, что кариотипическое единообразие у байкальских амфипод свидетельствует о высокой степени интегрированности их геномов и значит – об обогащённости их хромосом гетерохроматином. Данное предположение вполне согласуется с ранее озвученной гипотезой о том, что особенности структурной организации хромосомного аппарата байкальских амфипод являются важнейшей предпосылкой для «формирования огромного таксономического разнообразия» [6]. Эти особенности, по мнению В. В. Тахтеева [6], обеспечивают эволюционную «лабильность» геномов этих ракообразных. На наш взгляд, хромосомам байкальских амфипод свойственна не «лабильность», а наоборот, консервативность и «жесткость». Мы полагаем, что их видовая радиация имеет определённую аналогию с развитым инверсионным полиморфизмом адаптивной природы у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*, демонстрирующей консервативный принцип организации своего генома [5]. По нашему мнению, «лабильность» кариотипической структуры у предковых видов байкальских изопод обусловила видообразование, сопровождавшееся существенными (крупномасштабными) преобразованиями хромосом. Свидетельством этому могут служить сведения о содержании гетерохроматина в центромерных участках хромосом у одного из видов байкальских изопод – *Baicalasellus angarensis* (Dy-

bowski, 1884) [11]. Данное обстоятельство, в свою очередь, могло быть причиной и небольшой видовой радиации равноногих раков в оз. Байкал, поскольку громадное большинство мутаций не являются полезными в отношении жизнеспособности, а тем более охватывающие большие участки хромосом. Исходя из вывода В. Н. Стегния о возрастающей консервативности генома от филогенетически исходных к производным таксонам, можно полагать, что байкальские амфиподы – это довольно продвинутая в эволюционном отношении группа высших ракообразных, а изоподы в этом смысле – менее. Это предположение поддерживается результатами молекулярно-филогенетического изучения этих ракообразных, которое показало, что становление амфиподной фауны сопоставимо с возрастом Байкала [4], а видовая радиация изопод представляется недавней, хотя и из древних предковых линий [9].

Обогащённость геномов гетерохроматином, как известно, увеличивает в них количество ДНК и, соответственно, повышает их размер. В настоящее время природа гетерохроматиновых районов хромосом остаётся одной из биологических загадок [1]. Предполагается, что с этим хромосомным материалом связан и парадокс размеров геномов (С-парадокс), заключающийся в отсутствии корреляции между фенотипической сложностью организмов и количеством ДНК в их геномах (например, геном лилии в 30 раз больше генома человека) [1]. Наши рассуждения показывают, что обе эти природные загадки – размеры таксонов и размеры геномов – имеют прямое отношение к степени насыщенности хромосом гетерохроматином или, другими словами, к избыточной, некодирующей ДНК.

Заключение

Результаты математико-компьютерного моделирования кариотипической эволюции показали, что резкие различия в степени видовой радиации у организмов, в частности, у высших ракообразных оз. Байкал, могут быть связаны с разными масштабами хромосомных перестроек, которые часто сопровождают процессы видообразования. Масштабы этих преобразований, в свою очередь, определяются структурными особенностями хромосом, а именно насыщенностью гетерохроматином (избыточной или «молчащей») ДНК). Таким образом, «парадокс размеров таксонов», как и «парадокс размеров геномов», может быть связан с феноменом избыточности ДНК в генетических структурах организмов.

Литература

1. Анализ филогенетических взаимоотношений байкальских эндемичных амфипод (Crustacea, Amphipoda) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей митохондриального гена III субъединицы цитохромоксидазы / О. Б. Огарков [и др.] // Молекулярная биология. – 1997. – Т. 31, № 1. – С. 32–37.
2. Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна : в 2 т. / О. А. Тимошкин [и др.]. – Новосибирск : Наука, 2001. – Т. 1 : Озеро Байкал, кн. 1. – 832 с.
3. Виноградов А. Е. Парадокс размера генома и проблема избыточной ДНК / А. Е. Виноградов // Цитология. – 1999. – Т. 41, № 1. – С. 7–13.
4. Высоцкая Л. В. Рекомбинационные параметры хромосом: макро- и микроэволюционные аспекты / Л. В. Высоцкая // Эволюц. биология. Материалы II Междунар. конф. «Проблема вида и видообразование» / под ред. В. Н. Стегния. – Томск : ТГУ, 2002. – Т. 2. – С. 51–64.
5. Горлова О. Ю. Изменчивость относительных длин хромосом в кариотипах млекопитающих. Гипотеза выравнивающего отбора / О. Ю. Горлова, И. П. Горлов // Генетика. – 2000. – Т. 36, № 6. – С. 725–739.
6. Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция / В. Н. Стегний. – Новосибирск : Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. – 111 с.
7. Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция) / В. В. Тахтеев. – Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – 355 с.
8. Dieckmann U. On the origin of species by sympatric speciation / U. Dieckmann, M. Doebeli // Nature. – 1999. – Vol. 400. – P. 354–357.
9. Molecular evidence reveals a polyphyletic origin and chromosomal speciation of Lake Baikal's endemic asselid isopods / B. Hidding [et al.] // Molecular Ecology. – 2000. – No. 12. – P. 1509–1514.
10. Natyaganova A. V. Extraordinary karyotypical differentiation baicalian endemic isopod (Crustacea) / A. V. Natyaganova // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Basic Problems of Species and Ecosystems Evolution. – Novosibirsk. – 2000. – Vol. 1, part. 1. – P. 76–78.
11. Natyaganova A. G- and C- banding of Chromosomes in Baicalasellus angarensis (Crustacea, Isopoda) / A. Natyaganova, D. Scherbakov and A. Graphodatsky // Cytologia. – 1997. – Vol. 62. – P. 177–180.
12. Salemaa H. The chromosome numbers of amphipod crustaceans – an evolutionary paradox in the ancient lakes / H. Salemaa, R. Kamaltynov // Arch. Hydrobiol. – 1994. – Vol. 44. – P. 247–256.

The paradox of taxa sizes. Existence of the phenomenon in Lake Baikal fauna and its probable cause

A. V. Natyaganova, Yu. S. Bukin

Limnological Institute SB RAS, Irkutsk

Abstract. "The paradox of taxa sizes" is the situation with unclear causes of differences in species number at organisms from the same ecosystem. It occurs frequently among Lake Baikal fauna. A typical example are highest crustacea from orders of Amphipoda (more than 300 species) and Isopoda (6 species). Our results of mathematic computer modelling of the karyotypic evolution suggest that the paradox of taxa sizes can be due to different ranges of chromosomal reorganizations which accompanied the evolution of these groups. The ranges of genomic modifications, in turn, are determined by structural peculiarities of the chromosomes, namely by saturation with heterochromatine. Thus, it is possible that "the paradox of taxa sizes", like "the DNA C-value paradox", is due to the phenomenon of redundant («silent») DNA.

Key words: Lake Baikal, crustacea, taxa sizes, karyotypic evolution, chromosomal reorganizations, mathematic computer modelling, heterochromatin.

*Натяганова Антонина Валентиновна
Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
кандидат биологических наук
научный сотрудник
тел. (3952) 42–29–23
E-mail: avn61@mail.ru*

*Букин Юрий Сергеевич
Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
кандидат биологических наук
старший научный сотрудник
тел. (3952) 42–29–23
E-mail: bukinyura@mail.ru*

*Natyaganova Antonina Valentinovna
Limnological Institute SB RAS
3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033
Ph.D. in Biology,
research scientist
phone: (3952)42–29–23
E-mail: avn61@mail.ru*

*Bukin Yury Sergeevitch
Limnological Institute SB RAS
3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033
Ph.D. in Biology,
senior research scientist
E-mail: bukinyura@mail.ru
phone: (3952)42–29–23*