

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ  
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ  
ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И АГРОХИМИИ  
ИНСТИТУТ ХИМИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ И ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ

ПРИРОДА АКАДЕМГОРОДКА:  
50 ЛЕТ СПУСТЯ

Ответственный редактор  
академик И. Ф. Жимулёв



НОВОСИБИРСК  
ИЗДАТЕЛЬСТВО СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
2007

УДК 502(571)  
ББК 20.1 (2Р53)  
П77

**Природа Академгородка: 50 лет спустя/ Отв. ред. И. Ф. Жимулёв. —  
Новосибирск: Издательство СО РАН, 2007. — 250 с.**

Полвека тому назад, при строительстве Новосибирского Академгородка был поставлен уникальный эксперимент. В пределах этого города диффузного типа сформировалась сложная мозаика экосистем. На протяжении прошедших лет характер биологического разнообразия непрерывно менялся. Отмечено как исчезновение, так и появление разных видов, изменение пространственного их распределения. Сегодня Академгородок и его окрестности представляют собой модель для исследований в области сохранения биоразнообразия и поддержания устойчивости экосистем, а также для разработки подходов и технологий, позволяющих снизить ущерб экосистемам при формировании и развитии поселений человека.

В книге представлен срез исследований природы Академгородка за последние 50 лет. Дан обзор многолетних совместных исследований специалистов в области изучения биоразнообразия, почвенного покрова, растительных сообществ, населения беспозвоночных и позвоночных животных, выявления возбудителей инфекций человека и животных, переносимых клещами. Приведена подробная библиография публикаций о природе Академгородка.

Рецензенты:

В. Г. Мордкович, проф. д-р биол. наук заслуженный деятель науки РФ,  
зав. зоомузеем ИСиЭЖ СО РАН

Ю. В. Науменко, д-р биол. наук, зам. директора ЦСБС СО РАН

Утверждено к печати Ученым советом  
Института цитологии и генетики СО РАН

ISBN 978-5-7692-0950-5

© Коллектив авторов, 2007  
© Институт цитологии и генетики СО РАН, 2007  
© Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 2007  
© Институт систематики и экологии животных СО РАН, 2007  
© Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 2007  
© Институт химической биологии и фундаментальной медицины  
СО РАН, 2007  
© Оформление. Издательство СО РАН, 2007

## СОДЕРЖАНИЕ

Новосибирский Академгородок — особый город с диффузной застройкой — город-лес ( <i>Жимул</i> в <i>И. Ф.</i> ) .....	4
<b>ПОЧВЫ</b>	
Почвенный покров территории Новосибирского научного центра ( <i>Смоленцев Б. А., Сысо А. И., Ильин В. Б.</i> ) .....	25
<b>РАСТИТЕЛЬНОСТЬ</b>	
ЦСБС и ландшафтная архитектура Новосибирского научного центра ( <i>Седельников В. П., Банаев Е. В., Чиндяева Л. Н.</i> ) .....	32
Растительный покров Академгородка ( <i>Лящинский Н. Н.</i> ) .....	41
О растениях Академгородка и его окрестностей ( <i>Красноборов И. М.</i> ) .....	47
Папоротник орляк ( <i>Ершова Э. А.</i> ) .....	50
Растения-сфинксы в Новосибирском научном центре ( <i>Седельникова Н. В.</i> ) ...	58
<b>ЖИВОТНЫЙ МИР</b>	
Почвенные микроартроподы ( <i>Стебаева С. К., Березина О. Г., Сергеев М. Г.</i> ) ...	67
Стрекозы ( <i>Insecta, Odonata</i> ) Академгородка ( <i>Костерин О. Э.</i> ) .....	74
Тараканы ( <i>Сергеев М. Г.</i> ) .....	92
Прямokрылые насекомые ( <i>Сергеев М. Г.</i> ) .....	94
Дневные бабочки ( <i>Lepidoptera, Diurna</i> ) Академгородка ( <i>Костерин О. Э., Сергеев М. Г., Дубатолов В. В.</i> ) .....	105
Голубянки рода <i>Maculinea</i> в Новосибирском Академгородке ( <i>Сергеев М. Г., Костерин О. Э.</i> ) .....	134
Локальная популяция редкого охраняемого вида бабочек Эверсманнии украшенной ( <i>Eversmannia exornata</i> Eversmann, 1837) ( <i>Eriplemidae, Lepidoptera</i> ) в Академгородке ( <i>Костерин О. Э., Дубатолов В. В.</i> ) .....	140
Особенности существования муравьев в диффузном городе ( <i>Бугрова Н. М.</i> ) ...	145
Шмели ( <i>Hymenoptera: Apidae, Bombini</i> ) в условиях Новосибирского Академгородка ( <i>Бывальцев А. М.</i> ) .....	153
Кровососущие двукрылые насекомые ( <i>Мирзаева А. Г., Петрожицкая Л. В.</i> ) ..	160
Позвоночные ( <i>Цыбулин С. М., Равкин Ю. С., Панов В. В., Бабуева Р. В.</i> ) .....	166
<b>ПРИРОДНО-ОЧАГОВЫЕ ИНФЕКЦИИ</b>	
Мониторинг природно-очаговых инфекций на примере клещевого энцефалита ( <i>Новиков Е. А., Бахвалова В. Н., Добротворский А. К., Мошкин М. П.</i> ) .....	178
Мониторинг паразитарной системы клещевого энцефалита: опыт детекции и исследования возбудителя ( <i>Бахвалова В. Н., Добротворский А. К., Панов В. В., Шаманин В. А., Матвеев Л. Э., Плетнев А. Г., Морозова О. В.</i> ) .....	188
Клещевой боррелиоз или болезнь Лайма ( <i>Ливанова Н. Н., Фоменко Н. В.</i> ) ....	194
<b>РЕЗУЛЬТАТЫ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ</b>	
Природа Академгородка в исследованиях роли генов гистона H1 в макро- и микроэволюции ( <i>Костерин О. Э., Богданова В. С., Розов С. М.</i> ) .....	201
Исследования возбудителей инфекций человека и животных, переносимых иксодовыми клещами ( <i>Ткачев С. Е., Рар В. А., Власов В. В., Бахвалова В. Н.</i> ) .....	210
<b>ОХРАНА ПРИРОДЫ И ОБРАЗОВАНИЕ</b>	
Сибирский экологический центр ( <i>Голубева Д. В., Стороженко И. В.</i> ) .....	215
Академгородок как полигон полевых практик по ботанике, зоологии и эко- логии ( <i>Сергеев М. Г., Стебаев И. В., Пшеницына Л. Б., Молодцов В. В.</i> ) .....	224
<b>ПУБЛИКАЦИИ О ПРИРОДЕ АКАДЕМГОРОДКА</b> .....	231
<b>БЛАГОДАРНОСТИ</b> .....	249

# РЕЗУЛЬТАТЫ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

---

## ПРИРОДА АКАДЕМГОРОДКА В ИССЛЕДОВАНИЯХ РОЛИ ГЕНОВ ГИСТОНА H1 В МАКРО- И МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Данное сообщение касается широкой программы исследований, проводившихся в течение почти сорока лет под руководством В. А. Бердникова, только небольшая часть из которых была связана с природой Академгородка. Однако, именно такие работы как минимум дважды сыграли в общей программе серьезную роль.

Одной из важнейших и сложнейших проблем генетики и молекулярной биологии являются механизмы реализации наследственной информации. Эта информация закодирована в последовательности нуклеотидов молекулы ДНК, однако реализуется посредством сложного каскада взаимодействий ДНК с множеством специальных белков. У эукариот нить ДНК упакована в так называемый хроматин — комплекс ДНК и белков, представляющий материал хромосом. Два низших уровня упаковки любого хроматина — нуклеосомный и наднуклеосомный — обеспечиваются гистонами — пятью типами главных белков хроматина. По две молекулы гистонов H2a, H2b, H3 и H4 формируют так называемую коровую частицу, вокруг которой совершается 1,8 оборота ДНК, что образует нуклеосому. Нуклеосомный уровень упаковки ДНК представляет собой цепочку нуклеосом, расположенных на одной нити ДНК подобно бусинам. Пятый тип гистонов — линкерный гистон H1 — связывается с межнуклеосомной частью ДНК и участвует в укладке нуклеосом-

ной цепочки в фибриллу диаметром 30 нм, представляющую наднуклеосомный уровень упаковки ДНК. Гистон H1 не находится в хроматине в стехиометрических соотношениях с коровыми гистонами, и его содержание варьирует в широких пределах, что связывают с генетически неактивным (большее содержание H1) и активным (меньшее содержание H1) состояниями хроматина.

Эти особенности гистона H1 как важного функционального элемента хроматина давно привлекли к этому белку внимание исследователей, изучавших механизмы генной экспрессии. Одним из таких исследователей был Владимир Александрович Бердников, работавший в Институте цитологии и генетики СО АН СССР (в дальнейшем СО РАН) с 1963 по 2004 г. Хотя научные задачи его коллектива со временем заметно расширились, гистон H1 и структура кодирующих его генов всегда оставались одним из основных объектов исследования. Логика научных исследований вскоре привела к изучению изменчивости этого белка в макро- и микроэволюции. Действительно, в то время как гистоны H3 и H4 отличаются крайней, а H2a и H2b — умеренной эволюционной консервативностью, гистон H1, при всей важности исполняемой им функции, является одним из самых изменчивых белков. Это позволило предположить, что его изменчивость может играть важную роль в эволюционном процессе. Надо заметить,

что различные части (домены) молекулы гистона H1 эволюционируют с разной скоростью. Гидрофобный центральный домен весьма эволюционно консервативен, тогда как гидрофильные N- и, в особенности, C-терминальный домены, отличающиеся вырожденным аминокислотным составом, в частности богатые положительно заряженной аминокислотой лизином, — весьма изменчивы, что часто не позволяет построить консенсус даже для паралогичных генов одного организма. Причем эта изменчивость касается в том числе самой длины этих доменов. Именно гидрофильные части молекулы ответственны за ее связывание с ДНК, таким образом, изменчивость длины гидрофильных доменов может непосредственно влиять на силу этого связывания.

Первоначально исследования изменчивости H1 проводились на весьма широком круге объектов, включавших растения, моллюсков, иглокожих, рыб, рептилий, птиц и насекомых. Часть этих объектов — растения и насекомые — собиралась в Академгородке. Можно упомянуть исследование структуры гистона H1 у хвощей зимующего (*Equisetum hiemale* L.) и лугового (*Equisetum pratense* Ehrh.) [Позов и др., 1986а]. Было выявлено пять неаллельных субтипов данного гистона H1, на основании структуры которых была реконструирована последовательность их дивергенции друг от друга в эволюции, причем дивергенция двух исследованных видов происходила существенно позднее.

Однако особенно удобный объект для эволюционного анализа — насекомые, так как они представлены многими отрядами, включающими огромное число видов, причем достаточное число видов легкодоступны даже в наших широтах. В связи с этим было предпринято широкое масштабное сравнительное исследование размеров молекулы гистона H1 и ее основных частей. Материал для данного исследования собирался в ряде экспедиций в Приморье, Туркмению, Грузию и Крым, однако основная его часть была собрана непосредственно в Академгородке. Примененная при строительстве Академгородка уникальная для нашей страны модель города диффузного типа позволила сочетать застройку с участками малонарушенных естественных лесных биоценозов. Последние лишились населения крупных млекопитающих, однако

сохранили весь комплекс видов растений и беспозвоночных, а на население большинства видов птиц близость застройки оказала даже благоприятное воздействие. Эти условия расположения зданий среди фрагментов естественных лесов позволили быстро и эффективно проанализировать большие выборки видов насекомых, вполне репрезентативные для своих отрядов: стрекозы, прямокрылые, полужесткокрылые, жесткокрылые, ручейники, чешуекрылые. Размах изменчивости длины молекулы H1 оказался поистине впечатляющим. В одном только отряде жесткокрылых размер молекулы H1, по приблизительным оценкам на основе электрофоретической подвижности, варьирует втрое — от около 190 аминокислотных остатков у самого короткого субтипа H1 у *Acilius canaliculatus* Nicolai (полоскун желобчатый) (Dytiscidae — плавунцы) до около 530 остатков у самого длинного из субтипов H1 у *Saprinus* sp. (Histeridae — жуки-карапузики).

Результаты, полученные в результате обработки данных по электрофоретической подвижности гистона H1 и его фрагментов у 441 проанализированных видов насекомых [Бердников и др., 1984а; Бердников, 1990; Berdnikov et al., 1993а], были исключительно важны для понимания роли изменчивости гистона H1 в адаптивной эволюции. Анализ изменчивости длины C-терминального домена (т.е. функциональной части молекулы) гистона H1 в разных отрядах насекомых показал, что она коррелирует с современным видовым богатством отряда, но не его эволюционным возрастом. Это означает, что скорость эволюции гистона H1 связана со скоростью видообразования. Следовательно, изменчивость гистона H1 имеет адаптивную составляющую и была задействована по крайней мере в некоторых событиях видообразования.

Действительно, в начале 1980-х годов была высказана идея, что, связываясь с ДНК даже неспецифическим образом, гистон H1 должен конкурировать за сайты связывания со специфическими генными регуляторами [Brown, 1984], т.е. он является элементом молекулярной среды, в которой происходит экспрессия любого гена генома и в которой действуют белковые элементы управления наследственной информацией. Изменения в структуре гистона H1 могут сказываться на силе

его связывания с ДНК и на других параметрах, важных в его взаимодействии со специфическими генными регуляторами. Следовательно, было логично предположить, что изменения в структуре гистона H1 могут непредсказуемым образом влиять на дифференциальную генную активность множества генов. Тем самым гены гистона H1 могли оказаться генами количественных (полигенных) признаков с широким плейотропным эффектом, часто вовлекаемыми в различные формообразовательные процессы [Berdnikov et al., 1993b]. В настоящее время накоплены многочисленные экспериментальные данные, которые говорят о сложности и неоднозначности взаимодействия гистона H1 с регуляторными комплексами различных генов [Bogdanova et al., 2007], но в целом не противоречат упомянутым предположениям.

Высказанную гипотезу о влиянии изменчивости гистона H1 на фенотип организма необходимо было подтвердить экспериментально. Поскольку любая молекулярная эволюция должна протекать через ситуацию внутривидового и внутривидового полиморфизма, хотя бы транзиторного, необходимо было найти удобный экспериментальный объект, у которого был бы зарегистрирован внутривидовой полиморфизм по гистону H1. В настоящее время такой полиморфизм зарегистрирован у многих неродственных животных и растений [Bogdanova et al., 2007], но в конце 1970-х он был известен лишь у пшеницы и кукурузы [Stout, Phillips, 1973]. В. А. Бердников с коллегами (не опубликовано) обнаружили полиморфизм по гистону H1 у дроздов-рябинников (*Turdus pilaris* L.) Академгородка, однако удобным объектом для генетических исследований дрозда не назовешь. Затем полиморфизм по H1 был обнаружен у пшениц [Шкутина и др., 1977], однако аллополиплоидная природа этих растений затрудняет генетический анализ.

Гораздо более продуктивным было открытие полиморфизма по гистону H1 (причем по многим субтипам сразу) у бобовых растений трибы Viciaeae. Сначала он был обнаружен А. И. Беляевым и В. А. Бердниковым [1981] у посевного гороха (*Pisum sativum* L.), причем в дальнейшем полиморфизм был найден по всем семи субтипам H1 [Розов и др., 1986б; Kosterin et al., 1994; Berdnikov et al., 2003; Bogdanova

et al., 2005], затем — найден у ряда дикорастущих видов, обильных в лесах Академгородка, а именно чины Гмелина (*Lathyrus gmelinii* Tritsch.), чины весенней (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.), горошка мышиноного (*Vicia cracca*), горошка лесного (*Vicia silvatica* L.) и горошка однопарного (*Vicia unijuga* A. Br.) [Беляев, Бердников, 1985]. У многих из этих видов наблюдалось по два аллельных варианта самого медленного субтипа H1 (ортологичного субтипу 1 гороха), отличающегося наибольшим количественным содержанием. У *V. unijuga* и *L. vernus* обнаружены аллельные варианты у двух из группы электрофоретически близких субтипов, ортологичных группе субтипов 2—5 гороха. У *L. gmelinii*, *L. vernus* и *V. unijuga* было обнаружено по четыре аллельных варианта быстро мигрирующего субтипа, ортологичного субтипу 6 гороха; у соответствующего субтипа у *V. cracca* и *V. silvatica* было выявлено по два варианта. Полиморфизм (две электроморфы) по наиболее электрофоретически подвижному субтипу H1, характерному только для молодых тканей и ортологичному субтипу 7 гороха, был найден у *Lathyrus gmelinii*. Мы видим, что у *L. gmelinii* и *V. unijuga* популяционный полиморфизм был обнаружен сразу по четырем субтипам гистона H1! Частоты гомозиготных и гетерозиготных растений, как правило, хорошо соответствовали соотношениям Харди—Вайнберга, лишь по ортологу субтипа 6 гороха у *L. vernus* наблюдалось резкое превышение частот гомозигот над теоретически ожидаемым [Беляев, Бердников, 1985]. Богатый набор видов дикорастущих бобовых в Академгородке позволил также оценить межвидовую изменчивость субтипов гистона H1 по размеру молекулы и ее основных частей и общему плану ее строения у представителей этого семейства [Беляев, Бердников, 1985; Kosterin et al., 1994]. Помимо перечисленных, из числа дикорастущих видов Академгородка в эти исследования были вовлечены также горошек тонколистный (*Vicia tenuifolia* Roth.), горошек приятный (*Vicia amoena* Fischer), горошек заборный (*Vicia sepia* L.), чина гороховидная (*Lathyrus pisiformis* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), чина клубненосная (*Lathyrus tuberosus* L.), люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.), донник белый (*Melilotus albus* Medi-

cus), донник лекарственный (*Melilotus officinalis* (L.) Pallas), клевер люпиновидный (*Trifolium lupinaster* L.) и карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.).

Обнаружение внутривидового полиморфизма по генам гистона H1 позволяло, во-первых, надеяться выявить в природных популяциях свидетельства воздействия на эти аллели естественного отбора, во-вторых, создать изогенные линии, различающиеся аллелями генов гистона H1 и сравнить их фенотип в прямых экспериментах. Оба направления принесли свои плоды — поразительные свидетельства действия сильного естественного отбора в течение короткого времени были найдены в популяции однопарного горошка Академгородка в 1982—1983 гг. [Бердников и др., 1984б; Berdnikov et al., 1992], а большая серия прямых экспериментов с изогенными линиями гороха, подтвердившими влияние замещения аллельных вариантов гистона H1 на фенотип растения,



Рис. 1. Горошек однопарный — *Vicia unijuga* A. Br., общий вид (фото О. Э. Костерина).

проводилась коллективом более 25 лет вплоть до настоящего времени [Berdnikov et al., 1994, 1999, 2003; Bogdanova et al., 2007]. В контексте данного сборника нас интересуют результаты, полученные на однопарном горошке [Бердников, 1984б; Berdnikov et al., 1992].

Однопарный горошек (*Vicia unijuga* A. Br.) — азиатский вид, распространенный в России от Алтая, Новосибирской и Томской областей вплоть до Тихоокеанского побережья, в Монголии, северном Китае и Корее. В правобережной части Новосибирской области, представляющей собой пологое подножие Алтае-Саянской горной страны, это один из самых многочисленных видов бобовых, растущий по опушкам и рединам березовых и, в особенности, сосновых и смешанных лесов. Однако он практически не переходит на левый берег Оби (отдельные экземпляры встречаются в Чемском бору). Таким образом, р. Обь представляет собой естественную и очень резкую западную границу ареала вида. *Vicia unijuga*, вместе с ранее рассматриваемым в его составе очень близким восточным видом *V. ohwiana* Hosokawa из Южного Приморья, северо-восточного Китая и Кореи, принадлежат к ряду *Unijuga* V. Fedtsch. секции *Oroboidea Stankev.* подрода *Vicilla* (Schur) Rouy. и отличаются в высшей степени оригинальным габитусом: усики отсутствуют, листья несут одну пару очень крупных листочков, которые выглядят как простые цельные листья (рис. 1), так что вегетирующее растение при беглом взгляде не производит впечатление бобового.

Спектр гистона H1 *V. unijuga*, выявляемый в электрофорезе по методу Панима и Чокли (в 15%-х полиакриламидных гелях с 0,9 м уксусной кислоты и 6,25 м молей мочевины (см. [Розов и др., 1986б; Kosterin et al., 1994])), напоминает таковой посевного гороха (рис. 2): выделяется самая мощная и медленная фракция, далее идут три—четыре трудноразрешимых субтипа, минимум два из которых демонстрируют популяционный полиморфизм, далее с большим отрывом по электрофоретической подвижности следует субтип, ортологичный субтипу 6 у гороха, который, как говорилось выше, существует в виде четырех аллельных вариантов [Бердников и др., 1984а; Беляев, Бердников, 1985]. Этот субтип был

условно обозначен как субтип f. Еще более подвижными являются два субтипа (в отличие от одного у гороха), которые выявляются только в молодых тканях (на рис. 2 не показано) [Kosterin et al., 1994].

Электрофоретические варианты субтипа f были обозначены как f1, f2, f3 и f4 в соответствии с увеличением их электрофоретической подвижности. Частоты встречаемости различных вариантов субтипа f в выборке из 84 растений, собранных на площади около 100 м<sup>2</sup>, хорошо соответствовали соотношениям Харди—Вайнберга для случая четырех аллелей одного локуса (табл. 1), что говорит о том, что локальные участки популяции однопарного горошка Академгородка находятся в равновесии.

Для того чтобы оценить распределение вариантов фракции f на большой территории, нужно провести огромное число выделений и электрофорезов гистона H1 из индивидуальных растений. Так, для характеристики популяции в 100 различных точках нужно в течение одного вегетационного периода провести не менее 10000 выделений гистона H1, что технически невозможно. Эта трудность была обойдена следующим образом. В каждой точке сбора (площадь около 100 м<sup>2</sup>) бралось по одному листочку от каждого из 100 случайно выбранных растений. Из собранной биомассы выделялся и подвергался электрофорезу гистон H1. Полученную электрофореграмму сканировали на денситометре. Такая денситограмма

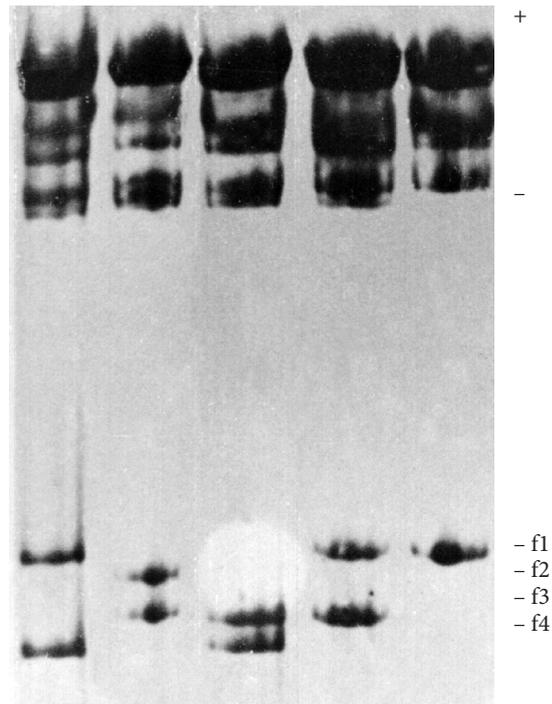


Рис. 2. Электрофореграмма гистона H1 *Vicia unijuga* по методу Панима и Чокли (15% -й полиакриламидный гель с 0,9 н уксусной кислоты и 6,25 молей мочевины) (см. [Розов и др., 1986; Kosterin et al., 1994]).

Наиболее подвижные субтипы, присутствующие только в молодых тканях, не показаны. f1, f2, f3, f4 — аллельные варианты субтипа, ортогонального субтипу 6 гороха.

характеризует спектр аллельных вариантов гистона H1 в данной точке сбора. Этот спектр характеризовался количественно путем оценки соотношения площадей четырех частей фигуры под кривой, соот-

Таблица 1

**Встречаемость фенотипов в отношении аллельных вариантов субтипа f среди растений *Vicia unijuga* в сосновом лесу к западу от Института математики**

Фенотип	Наблюдаемое число растений	Число растений, ожидаемое из соотношений Харди-Вайнберга
f	3	2,5
f1 + f2	7	6,7
f1 + f3	7	7,1
f1 + f4	9	10,2
f2	6	4,5
f2 + f3	10	9,5
f2 + f4	10	13,7
f3	4	5,0
f3 + f4	16	14,4
f4	12	10,3
Всего	84	

Примечание.  $\chi^2 = 2,38$ ;  $0,95 < p < 0,99$ . Классы, содержащие меньше пяти фактических растений, объединены.

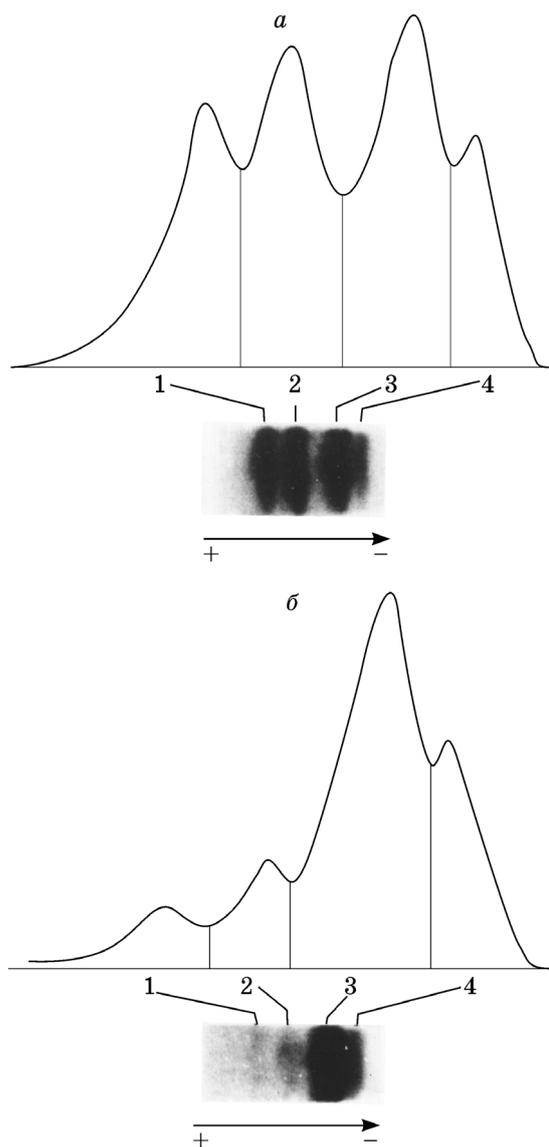


Рис. 3. Фрагмент электрофореграммы гистона H1, захватывающий варианты субтипа f, выделенного из суммарного образца, составленного из 100 листочков от разных растений, представляющих две локальные точки из центральной (а) и периферической (б) частей Академгородка, и их денситограммы.

ветствующих аллельным вариантам f1, f2, f3 и f4 (рис. 3). Данные соотношения приблизительно соответствуют частотам аллелей в данной точке сбора, поэтому они были названы условными аллельными частотами. Независимый анализ условных аллельных частот в одной точке сбора, располагавшейся в сосновых посадках к западу от Института математики, показал хорошую воспроизводимость избранного метода.

Было обнаружено, что для центральных районов Академгородка характерно приблизительное равенство условных частот четырех исследуемых аллельных вариантов (см. рис. 3, а), тогда как периферия отличалась явным преобладанием варианта 3 (см. рис. 3, б). Вся исследуемая территория была условно разделена концентрическими окружностями на пять зон, в каждой из которых определялось среднее значение условной частоты каждого варианта. Эти данные приведены в табл. 2. Видно, что основное изменение при движении от центральной зоны к периферии связано с возрастанием доли варианта f3. Рисунок 4 представляет распределение условной частоты этого варианта в различных точках сбора, которое демонстрирует поразительную клинальную изменчивость. Условные частоты вариантов f1 и f2 убывают к периферии Академгородка, тогда как доля варианта f4 существенно не изменяется (рис. 5).

Подавляющее преобладание варианта f3, по-видимому, является типичным состоянием большинства популяций *Vicia unijuga*, не затронутых человеческой деятельностью. В дополнение к материалу из Академгородка были проанализированы пять точек, расположенных в ненарушенных местообитаниях — две из них

Таблица 2

Условные частоты аллельных вариантов субтипа f в пяти концентрических зонах, выделенных на исследуемой территории (см. рис. 4)

Зона	Аллельный вариант			
	f1	f2	f3	f4
1	19,3 ± 0,4	23,9 ± 0,2	35,4 ± 0,8	21,3 ± 0,5
2	15,7 ± 0,3	24,0 ± 0,2	40,3 ± 0,7	10,0 ± 0,4
3	13,9 ± 0,3	20,1 ± 0,2	46,5 ± 0,6	19,4 ± 0,4
4	13,1 ± 0,3	18,6 ± 0,2	49,5 ± 0,7	18,8 ± 0,4
5	11,0 ± 0,3	17,2 ± 0,2	52,1 ± 0,7	19,7 ± 0,4

располагались на островах Обского водохранилища, одна, — в окрестностях г. Кемерово и две — на Алтае, в окрестностях сел Черга и Улус-Черга. Варианты f3 и f4 присутствовали во всех точках, с подавляющим преобладанием f3. Варианты f1 и f2 были найдены, с очень низкой условной частотой, в популяциях Кемеровской области и Алтая, но отсутствовали на островах.

Полученную картину территориального распределения спектра аллельных вариантов фракции f трудно объяснить каким-либо нейтральным эволюционно-генетическим механизмом. Например, невозможно предположить, что аномалия состава гистона H1 вызвана генетическим дрейфом. Кажется маловероятным, чтобы строительство Академгородка, начатое всего за 25 лет до данного исследования, могло стать причиной изоляции с последующим размножением какой-то части популяции с исходно аномальным составом аллельных вариантов фракции f. Академгородок был и остается диффузным городом, где здания чередуются с естественной растительностью, включающей *V. unijuga*, которая встречается здесь достаточно обильно и непрерывно, не предполагая заметных популяционных барьеров. Высокая плотность популяции также исключает возможность эффекта основателя, т. е. вселение и размножение здесь некоего вселенца — носителя вариантов f1 и f2. Также трудно предположить, что обнаруженная нами клинальная из-

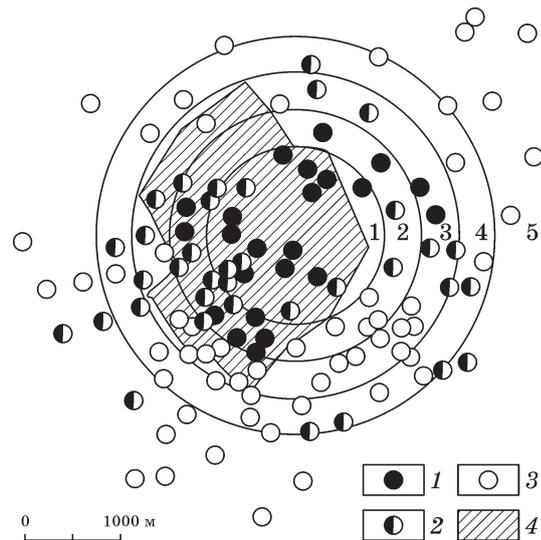


Рис. 4. Распределение условной частоты варианта f3 на исследуемой территории. Застроенная территория заштрихована.

1—5 — номера условных зон. 1 —  $\leq 38\%$ ; 2 — 38—48%; 3 —  $\geq 48\%$ ; 4 — Академгородок.

менчивость предсуществовала до основания Академгородка, так как центр аномалии аллельного состава точно совпадает с историческим центром Академгородка, откуда началось его строительство (это область между институтами Гидродинамики и Ядерной физики).

Таким образом, вероятнее всего, что изменение частот аллельных вариантов субтипа f произошло под действием естественного отбора, обусловленного неким антропоическим фактором. Так как всюду за пределами Академгородка наблюдается

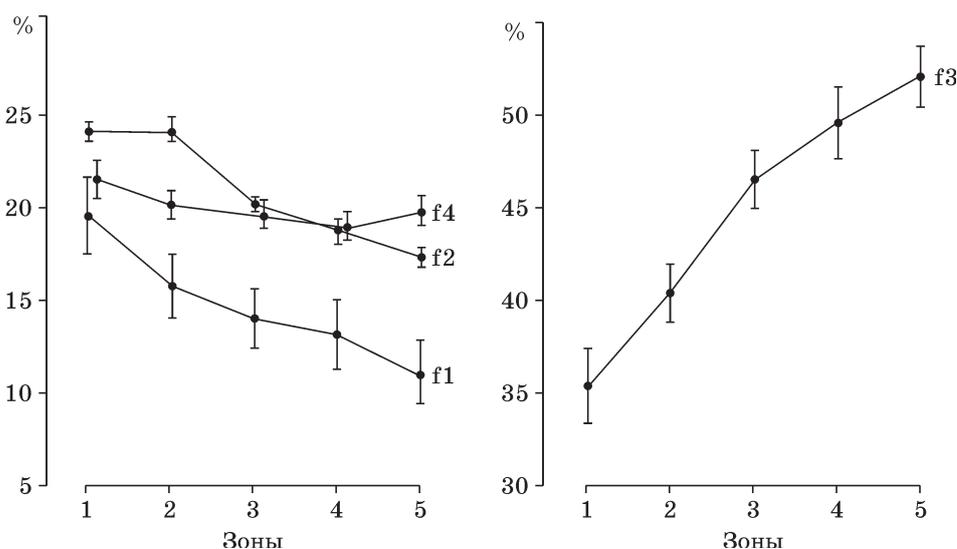


Рис. 5. Условные частоты аллельных вариантов субтипа f гистона H1 в пяти концентрических условных зонах, выделенных на территории Академгородка, показанных на рис. 4.

резкое преобладание варианта f3, можно предположить, что в этих условиях естественный отбор благоприятствует носителям аллеля, кодирующего вариант f3. В то же время естественный отбор под действием гипотетического антропогенного фактора, действующего или действовавшего на территории Академгородка, благоприятствовал носителям аллельных вариантов f1 и f2.

Природа антропогенного фактора, так сильно и быстро повлиявшего на частоты аллелей, кодирующих варианты субтипа f, осталась неясной. Было выдвинуто следующее предположение. В обычных условиях опыление однопарного горошка обеспечивается шмелями. В то же время опыт выращивания этих растений в теплице показывает, что небольшая их часть способна производить некоторое количество семян путем самоопыления. Строительство Академгородка должно было привести к сокращению популяции шмелей, равно как и к сокращению исходной популяции горошка. Известно, что в 1960-х

гг. территория Академгородка интенсивно обрабатывалась ДДТ с целью истребления энцефалитных клещей. Область низких частот варианта f3 фактически совпадает с территорией, непосредственно подвергавшейся обработке (неопубликованные данные). В таких условиях определенные преимущества могли получить самоопыляющиеся растения. Если предположить, что способность к самоопылению возрастает при замене варианта f3 на вариант f1 или f2, то наблюдаемая картина получает свое объяснение. Согласно нашей гипотезе, аллели, кодирующие варианты субтипа f, выступают как модификаторы генов самонесовместимости.

Если учесть, что доля субтипа f в суммарном гистоне H1 однопарного горошка составляет не более 5—10%, а само растение — многолетнее, хотя и способное к плодоношению уже в первый год жизни, то эффективность естественного отбора в данном случае выглядит особенно впечатляюще.

\* \* \*

Прогресс молекулярной биологии последних десятилетий привел к тому, что анализ первичной структуры ДНК сделался гораздо более дешевым, быстрым и легкодоступным по сравнению с методами белковой химии. В результате эволюционную изменчивость белков сейчас принято изучать путем расшифровки нуклеотидных последовательностей кодирующих их генов, причем на выходе получается гораздо более детальная, точная и однозначная информация. В связи с этим на данном этапе представляется целесообразным вернуться к анализу эволюционной изменчивости гистона H1 у разных групп, прежде всего насекомых, но уже на уровне ДНК. Мы надеемся, что богатая природа Академгородка вновь сослужит в этом хорошую службу. Высокая степень изменчивости гидрофильных доменов гистона H1 делает кодирующие его гены перспективным объектом для популяци-

онных молекулярно-генетических исследований, который не уступит митохондриальной ДНК. В рамках комплексного проекта СО РАН «Динамика экосистем Академгородка: результаты полувековой эксплуатации» на 2007—2008 гг. мы планируем испытать его при анализе популяций обитающих в Академгородке некоторых видов растений и насекомых (в том числе охраняемых), и в частности — установить природу различий между аллелями гена гистона H1, показавшими клинальную изменчивость в популяции *Vicia unijuga*. И поскольку с момента анализа данной популяции прошло еще 25 лет, целесообразно повторить анализ аллельных частот с тем, чтобы проследить дальнейшую ее эволюционную судьбу, тем более что ряд «центральных популяций», скорее всего, в ближайшее время исчезнет в результате планируемой застройки лесных участков Академгородка.

## ЛИТЕРАТУРА

Беляев А. И., Бердников В. А. Полиморфизм и локализация генов гистона H1 у гороха (*Pisum sativum* L.) // Генетика. 1981. Т. 17, № 3. С. 499—504.

Беляев А. И., Бердников В. А. Внутривидовой полиморфизм гистона H1 дикорастущих видов бобовых // Генетика. 1985. Т. 215, № 4. С. 605—614.

- Бердников В. А., Розов С. М., Козлова С. В., Горель Ф. Л.** Вариабельность гистона H1 в различных таксономических группах насекомых// Журнал общей биологии. 1984а. Т. 45, № 3. С. 318—328.
- Бердников В. А., Богданова В. С., Горель Ф. Л., Розов С. М.** Роль антропогенного фактора в формировании территориального распределения аллельных вариантов гистона H1 в природной популяции однопарного горошка *Vicia unijuga*// Докл. АН СССР. 1984б. Т. 278, № 4. С. 990—993.
- Бердников В. А.** Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1990. 252 с.
- Розов С. М., Горель Ф. Л., Бердников В. А.** Эволюционные преобразования структуры гидрофобного домена гистона H1 хвостей// Молекулярная биология. 1986а. Т. 20, № 1. С. 171—180.
- Розов С. М., Богданова В. С., Бердников В. А.** Различия в хромосомной локализации генов, кодирующих фракции гистона H1 гороха// Генетика. 1986б. Т. 22, № 8. С. 2159—2166.
- Шкутина Ф. М., Якубов Л. А., Бердников В. А.** Субфракционный состав лизинбогатого гистона при взаимодействии геномов у разных форм в подтрибе Triticinae// Там же. 1977. Т. 8, № 9. С. 1517—1523.
- Berdnikov V. A., Bogdanova V. S., Gorel F. L., Rozov S. M.** Territorial distribution of histone H1 alleles in a population of *Vicia unijuga* A. Br. Formed after urbanization of natural habitat// Canadian Journal of Botany. 1992. V. 70. P. 1591—1595.
- Berdnikov V. A., Rozov S. M., Temnykh S. V. et al.** Adaptive nature of interspecies variation of histone H1 in insects// Journal of Molecular Evolution. 1993а. V. 36. P. 497—507.
- Berdnikov V. A., Bogdanova V. S., Rozov S. M., Kosterin O. E.** Geographic patterns of histone H1 allelic frequencies formed in the course of *Pisum sativum* L. (pea) cultivation// Heredity. 1993b. V. 71. P. 199—209.
- Berdnikov V. A., Gorel F. L., Bogdanova V. S. et al.** Effect of a substitution of a short chromosome segment carrying a histone H1 locus on expression of the homeotic gene T1 in heterozygote in the garden pea *Pisum sativum* L.// Genetical Research. 1999. V. 73. P. 93—109.
- Berdnikov V. A., Bogdanova V. S., Gorel F. L. et al.** Large changes in the structure of the major histone H1 subtype result in small effects on quantitative traits in legumes// Genetica. 2003. V. 119, N2. P. 167—82.
- Bogdanova V. S., Rozov S. M., Trusov Y. A., Berdnikov V. A.** Phenotypic effect of substitutions of short chromosomal segments containing different alleles of histone H1 genes in garden pea (*Pisum sativum* L.)// Genetical Research. 1994. V. 64. P. 35—41.
- Bogdanova V. S., Lester D. R., Berdnikov V. A., Andersson I.** Structure of allelic variants of subtype 5 of histone H1 in pea *Pisum sativum* L.// Heredity. 2005. V. 94, N 6. P. 582—588.
- Bogdanova V. S., Kosterin O. E., Berdnikov V. A.** Phenotypic effect of substitution of allelic variants for a histone H1 subtype specific for growing tissues in the garden pea (*Pisum sativum* L.)// Genetica. 2007. DOI 10.1007/s10709-006-0021-6.
- Brown D. D.** The role of stable complexes that repress and activate eukaryotic genes// Cell. 1984. V. 37, N 3. P. 359—365.
- Kosterin O. E., Bogdanova V. S., Gorel F. L. et al.** Histone H1 of garden pea (*Pisum sativum* L.): Composition, developmental changes, allelic polymorphism and inheritance// Plant Science. 1994. V. 101. P. 189—202.
- Stout J. T., Phillips R. L.** Two independently inherited electrophoretic variants of the lysine-rich histones of maize (*Zea mays*)// Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1973. V. 70. P. 3043—3047.