

© И. А. Захаров

Институт общей генетики
им. Н. И. Вавилова РАН, Москва

✿ Рассмотрено сохранение леталей в генофонде популяции, размножающейся внутритетрадным спариванием (объединением спор, образовавшихся в одном мейозе). Показано, что гетерозиготы по летали устойчиво сохраняются в популяции, если они имеют преимущество в коэффициенте размножения перед гомозиготами по нормальному аллелю (проявляют эффект сверхдоминирования). Определена зависимость необходимой для устойчивого сохранения гетерозигот величины этого преимущества от расстояния соответствующего гена от центромера.

✿ **Ключевые слова:**внутритетрадное спаривание; летали; сверхдоминирование; грибы; *Microbotryum violaceum*.

СОХРАНЕНИЕ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ ПО ЛЕТАЛЯМ В ПОПУЛЯЦИЯХ ПРИ ВНУТРИТЕТРАДНОМ СПАРИВАНИИ

ВВЕДЕНИЕ

Локализация гена в хромосоме при обычных формах полового размножения не может сказываться на приспособительной ценности аллельных вариантов данного гена. Как будет ниже показано, иначе дело обстоит при внутритетрадном спаривании.

Внутритетрадное спаривание — соединение двух клеток или ядер, образовавшихся в одном акте мейоза. Такой способ оплодотворения свойственен ряду грибов, у которых нет дифференциации гамет на мужские и женские (Захаров, 2005). И. А. Захаров (1965) обратил внимание на то, что внутритетрадное спаривание является особой формой близкородственного скрещивания, по своим последствиям отличной от самооплодотворения и разных форм инбридинга. Было также показано (Захаров, 1968), что если локус типа спаривания, определяющий возможность объединения гаплоидных спор (ядер) сцеплен с центромером, это сказывается на вероятности гомозиготизации по всем генам, сцепленным с центромерами своих хромосом. Интерес к внутритетраднему спариванию был проявлен лишь после того, как было обнаружено, что этот тип полового процесса преобладает в жизненном цикле фитопатогенного гриба *Microbotryum violaceum* (*Ustilago violacea*) (Hood, Antonovics, 1998; Antonovich et al., 1998).

Изучение природных популяций этого гриба показало, что в них с высокой частотой присутствуют летали, сцепленные с локусом типа спаривания или с центромерами других хромосом (Hood, Antonovics, 2000). Летали были найдены и в популяциях других грибов со сходным типом размножения. Эти летали могут представлять собой генетический мутационный груз и не исчезать, поскольку прицентромерные области хромосом поддерживаются в гетерозиготном состоянии. Другим фактором, сохраняющим летали в популяциях, может быть эффект сверхдоминирования (моногонного гетерозиса) — преимущества гетерозигот перед обеими гомозиготами.

Ниже мы рассмотрим последний эффект и покажем, что для устойчивого поддержания леталей в популяции необходимо определенное соотношение между величиной селективного преимущества гетерозигот и силой сцепления (расстояния) гена и центромера.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При внутритетрадном спаривании четыре ядра одной тетрады (образовавшиеся в результате одного мейоза), если происходит расщепление по локусу типа спаривания A/a, могут соединяться так:

$$\begin{array}{c} A - a \\ | \quad | \\ a - A \end{array},$$

а при учете еще одного локуса (L/l) образуются комбинации:

$$\begin{array}{ccc} AL - al & Al - aL & AL - aL \\ | \quad | \quad (P) & | \quad | \quad (N) & | \quad | \quad (T) \\ al - AL & aL - Al & al - Al \end{array}$$

Поступила в редакцию 14.09.2009
Принята к публикации 30.10.2009

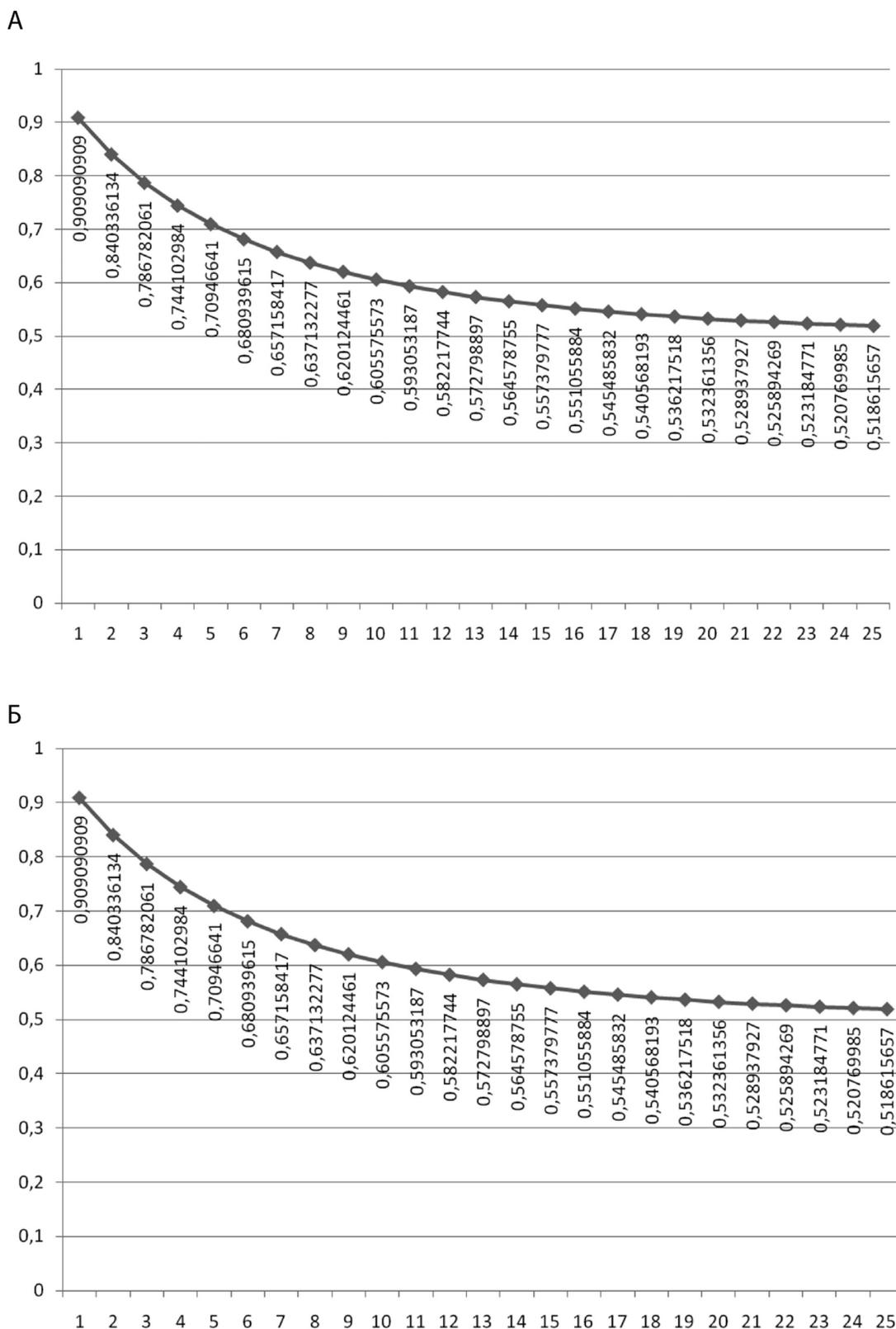


Рис. 1. Ожидаемое изменение доли гетерозигот по летали в ряду поколений при внутритетрадном спаривании. По оси абсцисс — поколения, по оси ординат — доля гетерозигот.
 А — $(k-2a) > (k-s)$. Отношение параметров: $k:a:s = 12:1:3$.
 Б — $(k-2a) < (k-s)$. Отношение параметров: $k:a:s = 12:1:1$.

Ясно, что гомозиготы LL появляются только в последнем случае, т. е. в тетрадах-тетратипах (Т), причем только в одной из четырех возможных комбинаций ядер.

Локус типа спаривания у многих грибов (Захаров, 2005), в том числе и у *Microbotryum violaceum*, тесно сцеплен с центромером. Далее мы будем рассматривать случай абсолютного сцепления между геном и центромером и проанализируем ряд поколений, берущих начало от гетерозиготы AaLl.

При попарном объединении гаплоидных ядер, образованных такой гетерозиготой, будут появляться генотипы LL, Ll, ll (всегда Aa по локусу типа спаривания) в соотношении $a : b : c$ ($a+b+c = k$, $a = c$), при этом величина a (доля LL) зависит от положения локуса L/l по отношению к центромеру, варьируя от 0 (при полном сцеплении) до 1/6 (при независимом комбинировании).

Если имеет место эффект сверхдоминирования, то коэффициенты размножения трех генотипов будут: Ll (k), LL ($k-s$), ll (0). В ряду поколений Ll воспроизводятся так, что в n -поколении будет $(k-2a)^n$ диплоидов генотипа Ll. LL накапливаются как за счет собственного размножения с коэффициентом $(k-s)$, так и в результате постоянного выщепления LL в потомстве гетерозигот Ll. В n -поколении в популяции будет LL: $[a(k-2a)^{n-1} + a(k-2a)^{n-2}(k-s) + (k-2a)^{n-3}(k-s)^2 + \dots + a(k-2a)^3(k-s)^{n-4} + a(k-2a)^2(k-s)^{n-3} + a(k-2a)(k-s)^{n-2} + a(k-s)^{n-1}]$.

Определим, при каком условии Ll не вытесняются гомозиготами и устойчиво сохраняются в популяции. Это выполняется, если $(k-2a)^n > [a(k-2a)^{n-1} + a(k-2a)^{n-2}(k-s) + (k-2a)^{n-3}(k-s)^2 + \dots + a(k-2a)^3(k-s)^{n-4} + a(k-2a)^2(k-s)^{n-3} + a(k-2a)(k-s)^{n-2} + a(k-s)^{n-1}]$.

Неравенство можно упростить. Введем обозначение $q = (k-s)/(k-2a)$ и поделим обе части неравенства на $(k-2a)^n$, получим:

$$1 \gg [a/(k-2a) + a^*q/(k-2a) + a^*q^2/(k-2a) + a^*q^3/(k-2a) + \dots + a^*q^{n-1}/(k-2a)]$$

В правой части неравенства геометрическая прогрессия с коэффициентом q . Ее сумма (при n стремящемся к бесконечности) считается по известной формуле $S = b_0/(1-q)$. В нашем случае $b_0 = a/(k-2a)$. Выполнив подстановку, имеем: $1 \gg a/(s-2a)$. Чтобы обе стороны неравенства были соизмеримы, нужно, чтобы знаменатель оказался строго положительным, т. е. $(s-2a) > 0$ или $(k-2a) > (k-s)$, что и есть условие устойчивого сохранения гетерозигот в ряду поколений. В качестве примера приводим графики изменения доли гетерозигот для двух случаев, когда $(k-2a) > (k-s)$ и $(k-2a) < (k-s)$ (рис. 1).

Как было сказано, а задается расстоянием гена от центромера (см. обзор теории тетрадного анализа — Захаров, Мацелюх, 1986), проще всего его выразить через частоту расщепления при втором делении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, неравенство $(k-2a) > (k-s)$ есть условие устойчивого сохранения в популяции летелей, возникших в прицентромерных областях генома. Необходимое для сохранения летели в равновесном состоянии преимущество гетерозиготы в размножении таким образом находится в зависимости от удаленности гена от центромера.

В вышеприведенном анализе мы не учитывали, что при размножении в реальных популяциях с некоторой вероятностью может иметь место не только внутритетрадное спаривание, но и ауткроссинг (Antonovich et al., 1998), что несколько усложняет, но не меняет общей картины.

Разумеется, все сказанное в настоящей работе должно относиться не только к летелям, но и к тем аллельным вариантам генов, которые проявляют эффект сверхдоминирования. Однако при изучении конкретных популяций такие случаи зарегистрировать намного труднее, чем наблюдать присутствие в генофонде летельных мутаций, что, как было сказано выше, было описано для ряда грибов.

Благодарности.

Работа поддержана грантами РФФИ-АФГИР (07-04-91156) и программы «Ведущие научные школы» (И. А. Захаров-Гезехус). Автор приносит глубокую благодарность д. ф.-м. н. М. М. Горбунову-Посадову (ИПМ им. М. В. Келдыша РАН) за помощь в анализе динамики генофондов.

Литература

1. Захаров И. А., 1965. Генетические последствия внутритетрадного спаривания аскоспор у дрожжей // Вестник Ленингр. ун-та. № 9. С. 124–129.
2. Захаров И. А., 1968. Гомозиготизация при внутритетрадном и внутритроадном оплодотворении у грибов // Генетика. Т. 4. № 1. С. 98–105.
3. Захаров И. А., 2005. Внутритетрадное спаривание и его генетико-эволюционные последствия // Генетика. Т. 41. № 4. С. 508–519.
4. Захаров И. А., Мацелюх Б. П., 1986. Генетические карты микроорганизмов. Киев: Наук. думка, 250 с.
4. Antonovics J., O'Keefe K., Hood M. E., 1998. Theoretical population genetics of mating-type linked haplo-lethal alleles // Int. J. Plant Sci. Vol. 159. P. 192–198.
5. Hood M. E., Antonovics J., 1998. Two-celled promycelia and mating-type segregation in *Ustilago violacea* (*Microbotryum violaceum*) // Int. J. Plant Sci. Vol. 159. P. 199–205.
6. Hood M. E., Antonovics J., 2000. Intratetrad mating, heterozygosity, and the maintenance of deleterious alleles in *Microbotryum violaceum* (*Ustilago violacea*) // Heredity. Vol. 85. P. 231–241.

**Heterozygosity maintenance for the lethals in populations
reproducing by intratetrad mating**

Zakharov I. A.

✿ **SUMMARY:** Maintenance of lethals in the gene pool is analyzed for a population reproducing by intratetrad mating (fusion of the spores formed by one meiotic division). It is shown that heterozygotes for the lethal are maintained stable in the population if they have advantage in reproduction rate compared with homozygotes carrying the normal allele (the effect of overdominance). The dependence of this advantage on the distance from the respective gene to the centromere is evaluated.

✿ **KEY WORDS:** intratetrad mating; lethal; overdominance; fungi; *Microbotryum violaceum*.

✿ **Информация об авторах**

Захаров Илья Артемьевич — советник РАН,
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,
119991, Москва ул. Губкина, д. 3.
E-mail: zakharov@vigg.ru, iaz34@mail.ru

Zakharov Ilya Artemevich
Vavilov institute of general genetics.
119991, Moscow, Gubkina str., 3.
E-mail: zakharov@vigg.ru, iaz34@mail.ru