

**ПОЛИМОРФИЗМ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
МУЛЬТИЛОКУСНЫХ МАРКЕРОВ ДНК  
В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *Drosophila melanogaster***

© 2007 г. О. В. Ваулин, Л. И. Гундерина, И. К. Захаров

Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск 630090;  
факс: (383)333-12-78; e-mail: gund@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 27.04.2006 г.

Проведен анализ изменчивости и дивергенции геномной ДНК в двух российских и трех украинских популяциях *Drosophila melanogaster* с использованием мультилокусных (RAPD) маркеров. В изученных популяциях *D. melanogaster* обнаружен высокий уровень полиморфизма RAPD-маркеров. Оценка генетических расстояний между популяциями показала низкую степень генетической дифференциации географически удаленных популяций *D. melanogaster*. Установлено существование значительного потока генов между популяциями *D. melanogaster* и показана зависимость его от географического расстояния между популяциями.

Согласно современным представлениям, *Drosophila melanogaster* возникла в экваториальной Африке примерно 2–3 млн. лет назад. Она колонизировала Евразийский континент после последнего оледенения, 10–15 тыс. лет назад. Без участия человека распространилась на север и восток, адаптируясь к умеренным температурам и влажности. Заселение американского и австралийского континентов происходило позднее, несколько сот лет тому назад, несколькими независимыми волнами с Африканского и Евразийского континентов, вместе с миграциями человека [1].

Первоначально предполагали, что *D. melanogaster* представляет собой единую панмиктическую популяцию. Однако расширение спектра методов, используемых для анализа генофонда этого вида, показало существование географических различий в генетической структуре популяций. Представления о происхождении *D. melanogaster* и формировании его ареала, сложившиеся к настоящему времени, основаны на изучении данных об изменении морфологических признаков, инверсионном и изоферментном полиморфизме, полиморфизме нуклеотидных последовательностей митохондриальных ДНК, структурных генов и микросателлитов в природных популяциях из разных географических районов [2–11].

Существование географических градиентов частот космополитических инверсий, определенных аллелей ряда генов, кодирующих ферменты, свидетельствовало о вкладе в формирование генетической дифференциации популяций *D. melanogaster* таких факторов, как отбор, миграция, дрейф, эффект основателя, срок существования популяции [2, 6, 8, 12–15].

Использование нейтральных маркеров, не являющихся прямыми мишенями для отбора, таких как микросателлиты, позволило разделить вклад биогеографических и эволюционных факторов в формирование генетической структуры *D. melanogaster* в ареале [10, 11, 16].

При изучении генетической структуры природных популяций *D. melanogaster* в ареале наибольший интерес привлекали популяции из африканского, американского и европейского районов ареала. Вместе с тем для огромного географического района – территории бывшего Советского Союза, охватывающего северную часть ареала *D. melanogaster* на Евразийском континенте, сведения о генетическом полиморфизме и дифференциации природных популяций этого вида немногочисленны [17–20].

Цель настоящей работы – изучение изменчивости и дифференциации геномной ДНК в природных популяциях *D. melanogaster* Украины и России. Известно, что закономерности изменчивости и дивергенции нуклеотидных последовательностей ДНК специфичны для индивидуальных генов *D. melanogaster* [21]. Поэтому для того, чтобы получить представление об изменчивости всего генома этого вида, необходимо использовать в анализе большое число генов, локализованных в разных районах генома. Метод RAPD – (Random Amplified Polymorphic DNA) [22] позволяет одновременно выделять большое число разнообразных по функциям и приспособительной ценности маркеров из разных районов генома, что существенно упрощает проведение анализа. Учитывая эту особенность, при выполнении настоящей работы мы использовали метод RAPD.

**Таблица 1.** Места сборов *Drosophila melanogaster*

Обозначение популяций*	Место сбора	Географические координаты	Сроки сбора	<i>N</i>
RU-RAL-CN	Россия, Республика Горный Алтай, пос. Чемал	51°26'N 86°00'E	2003 г., сентябрь	20
RU-RUD-IZH	Россия, Республика Удмуртия, г. Ижевск	56°50'N 53°10'E	2002 г., август	17
UK-CHE-ZV	Украина, Черкасская обл., г. Звенигородка	49°5'N 30°53'E	2003 г., август	20
UK-CHE-UM	Украина, Черкасская обл., г. Умань	48°46'N 30°14'E	2003 г., август	20
UK-DN-NI	Украина, Днепропетровская обл., г. Никополь	47°35'N 34°24'E	2003 г., август	21

Примечание. *N* – число линий, использованных в работе.

\* Для табл. 1, 3–6.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали мух *D. melanogaster* изосомочных линий из трех популяций Украины и двух популяций России. Каждая линия представляет собой потомство одной оплодотворенной в природе самки. Линии до времени их анализа содержались в коллекции лаборатории генетики популяций Института цитологии и генетики СО РАН на стандартном корме. Места и сроки сборов, обозначения популяций и число линий, использованных в анализе, представлены в табл. 1.

Из каждой линии в анализ брали по одной особи. ДНК выделяли из индивидуальных мух по методу Бендера с соавт. [23]. Выделенную ДНК растворяли в 50 мкл стерильной бидистиллированной воды.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в 25 мкл реакционной смеси. Реакционная смесь содержала 67 мМ трис-НСl (рН 8.8), 16 мМ (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 0.1%-ный твин-20, 2 мМ MgCl<sub>2</sub>, по 0.25 мМ каждого dNTP, 1.0 мМ праймера, 2.5 ед. Taq-полимеразы. На одну реакцию брали по 1 мкл исходного раствора ДНК.

Условия проведения ПЦР (40 циклов): денатурация при 94°C – 1 мин; отжиг при 37°C – 2 мин; полимеризация при 72°C – 2 мин. В последнем цикле стадия полимеризации продолжалась 10 мин при 72°C.

Праймеры для ПЦР были синтезированы В.Ф.Кобзевым (ИЦиГ СО РАН) и фирмой “Биосет” (г. Новосибирск).

Разделение амплифицированной ДНК проводили в 1.5%-ном агарозном геле. Электрофореграммы, окрашенные бромистым этидием, фотографировали в ультрафиолете. Для определения размеров фрагментов ДНК в каждый гель вносили стандарты размеров ДНК – 100-пн и 1-тпн ДНК-маркеры (фирма “Медиген”, г. Новосибирск).

При анализе электрофореграмм учитывали все видимые полосы, независимо от интенсивности их окраски. Для каждой электрофореграммы

составляли матрицу, в которой наличие полосы отмечали 1, а ее отсутствие – 0.

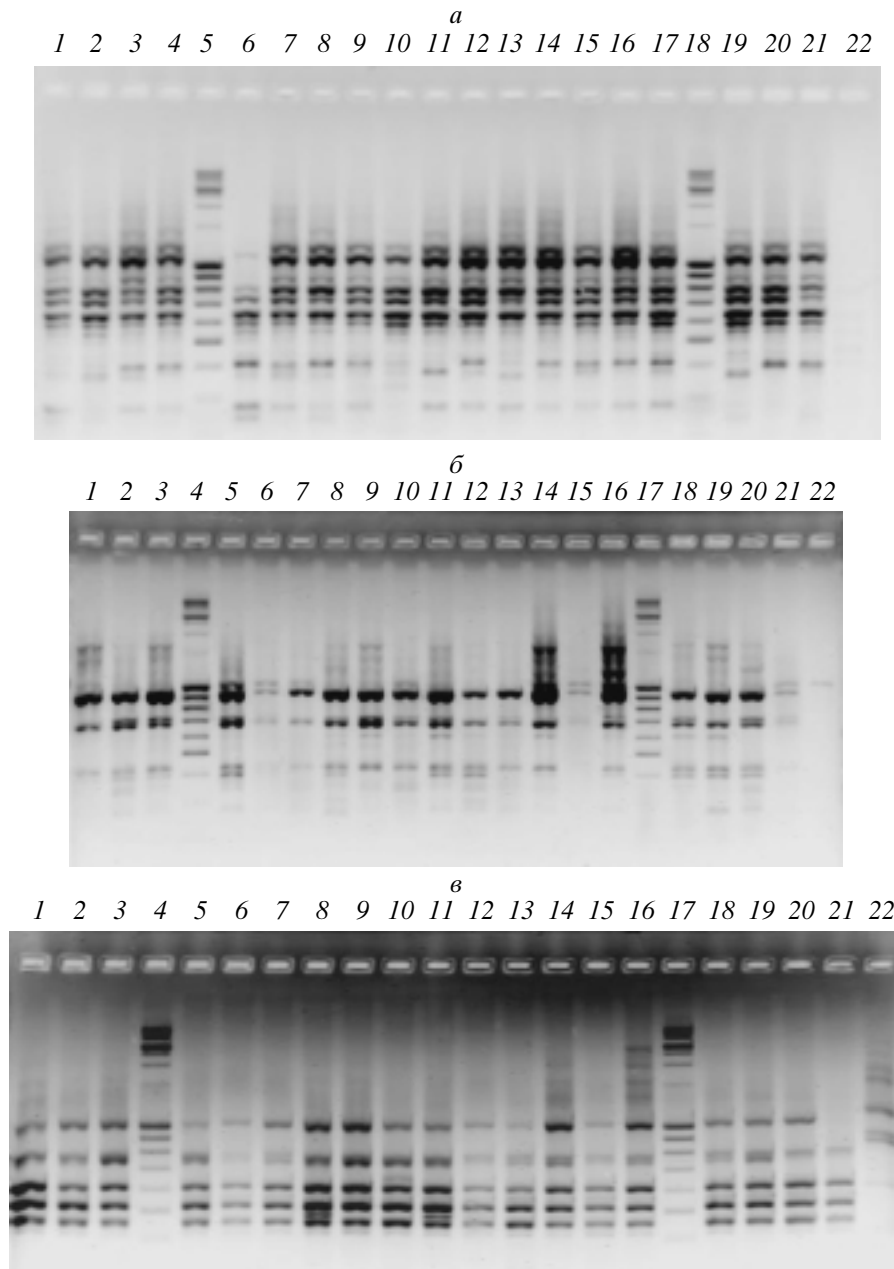
В работе использовали следующее обозначение фрагментов ДНК: номер праймера, используемого для амплификации ДНК, за которым через дефис следует размер фрагмента ДНК в пн, например 1-260.

Для оценки степени полиморфизма исследованных популяций использовали долю полиморфных фракций ДНК (*P*) и гетерозиготность (*H*) [24]. Мерой дифференциации популяций служили генетические расстояния *GD* [25] и *D<sub>Nei</sub>* [26]. *D<sub>Nei</sub>* определяли, используя пакет программ POP-GENE [27]. Расчёт потока генов (*N<sub>m</sub>*) проводили методом редких аллелей [28].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для проведения ПЦР с геномной ДНК *D. melanogaster* в качестве праймеров использовали 36 декамерных олигонуклеотидов. Из них для анализа полиморфизма геномной ДНК в настоящей работе были отобраны три олигонуклеотида, при амплификации с которыми был получен наиболее четкий, воспроизводимый и богатый набор фрагментов ДНК (рис. 1, табл. 2).

Наибольшее число фрагментов ДНК – 28 – было получено при амплификации ДНК с праймером П1; 20 из них были представлены во всех изученных популяциях *D. melanogaster*. Размеры амплифицированных фрагментов ДНК варьировали от 240 до 2170 пн. Число фрагментов ДНК, полученных при использовании праймеров П2 и П3, было одинаковым – 17. Однако, если из 17 фрагментов ДНК, амплифицированных с праймером П3, общими для изученных популяций было 16, то при использовании праймера П2 таких было только 9. Фрагменты ДНК, амплифицированные с участием праймеров П2 и П3, различались также и по размеру (рис. 1, табл. 2). Всего в спектре ДНК *D. melanogaster*, амплифицированной с участием использованных праймеров, насчитывается 62 фрагмента, 41 из которых встречался во всех изученных популяциях.



**Рис. 1.** Электрофоретические спектры фрагментов ДНК *Drosophila melanogaster*, амплифицированной с праймерами П1 (а), П2 (б) и П3 (в). Дорожки: 1–4 – популяция RU-RAL-CH; 6–8 – популяция RU-RUD-IZH; 9–11 – популяция UK-CHE-ZV; 12–14 – популяция UK-DN-NI; 15–17, 19–21 – популяция UK-CHE-UM; 5, 18 – маркеры размеров ДНК – 1 тпн и 100 пн соответственно; 22 – негативный контроль.

Анализ показал, что спектры ДНК, амплифицированных с участием праймера П1, варьируют как внутри, так и между популяциями *D. melanogaster* (рис. 1,а; табл. 3). Число фрагментов в популяциях RU-RAL-CH, UK-CHE-ZV и UK-CHE-UM варьирует от 12 до 17, а в популяциях RU-RUD-IZH и UK-DN-NI – от 12 до 18. В российских популяциях выявлено восемь инвариантных фрагментов ДНК, а в украинских – девять. Можно видеть, что средние значения числа фрагментов ДНК на

особь в разных популяциях сходны. Не различаются значимо и оценки доли полиморфных фрагментов ДНК ( $P$ ) и гетерозиготности ( $H$ ) в изученных популяциях. Такая же вариабельность характерна и для фрагментов ДНК, амплифицированных с праймерами П2 и П3 (табл. 3).

Вместе с тем можно видеть, что в изученных популяциях *D. melanogaster* неодинаков уровень изменчивости спектров ДНК, амплифицированных с разными праймерами. Наиболее поли-

**Таблица 2.** Характеристики ДНК, амплифицированных с участием праймеров П1, П2 и П3, у *D. melanogaster*

Праймер	Нуклеотидная последовательность праймера	Общее число фрагментов ДНК	Число фрагментов ДНК, общих для всех популяций	Размеры фрагментов ДНК, пн (min–max)	Доля полиморфных фрагментов ДНК ( <i>P</i> )
П1	5'-CCCAGCTGTG-3'	28	20	240–2170	0.619*
П2	5'-CTCCCTGCAG-3'	17	9	280–2480	0.765
П3	5'-GACGGATCAG-3'	17	16	410–2750	0.520***

\*  $p < 0.05$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

**Таблица 3.** Характеристики полиморфизма ДНК, амплифицированной с участием праймеров П1, П2 и П3, из природных популяций *D. melanogaster*

Праймер	Популяции	<i>N</i>	$\Sigma N$	$N_{av}$	$N_{min}$	$N_{max}$	$N_{inv}$	<i>P</i>	<i>H</i>
П1	RU-RAL-CH	20	22	14.2	12	17	8	0.636	0.155
	RU-RUD-IZH	17	23	14.4	12	18	8	0.650	0.160
	UK-CHE-ZV	20	22	14.4	12	17	9	0.590	0.143
	UK-CHE-UM	20	23	14.5	12	17	9	0.608	0.152
	UK-DN-NI	21	23	14.5	12	18	9	0.608	0.149
П2	RU-RAL-CH	20	16	12.1	5	15	2	0.875	0.349
	RU-RUD-IZH	17	16	11.9	5	15	5	0.687	0.275
	UK-CHE-ZV	20	16	12.3	7	15	5	0.687	0.233
	UK-CHE-UM	20	17	12.8	6	16	4	0.764	0.273
	UK-DN-NI	21	16	12.3	7	15	3	0.812	0.310
П3	RU-RAL-CH	20	12	6.8	6	10	6	0.500	0.055
	RU-RUD-IZH	17	10	6.5	6	8	5	0.500	0.078
	UK-CHE-ZV	20	11	6.5	6	8	6	0.454	0.039
	UK-CHE-UM	20	11	7.3	6	12	6	0.454	0.082
	UK-DN-NI	21	13	6.5	5	9	4	0.692	0.108

Примечание. *N* – число изученных линий;  $\Sigma N$  – общее число фрагментов ДНК в популяции;  $N_{av}$  – среднее число фрагментов ДНК на особь;  $N_{min}$  и  $N_{max}$  – минимальное и максимальное значения числа фрагментов ДНК на особь;  $N_{inv}$  – число инвариантных фрагментов ДНК в популяции; *P* – доля полиморфных фрагментов ДНК; *H* – гетерозиготность.

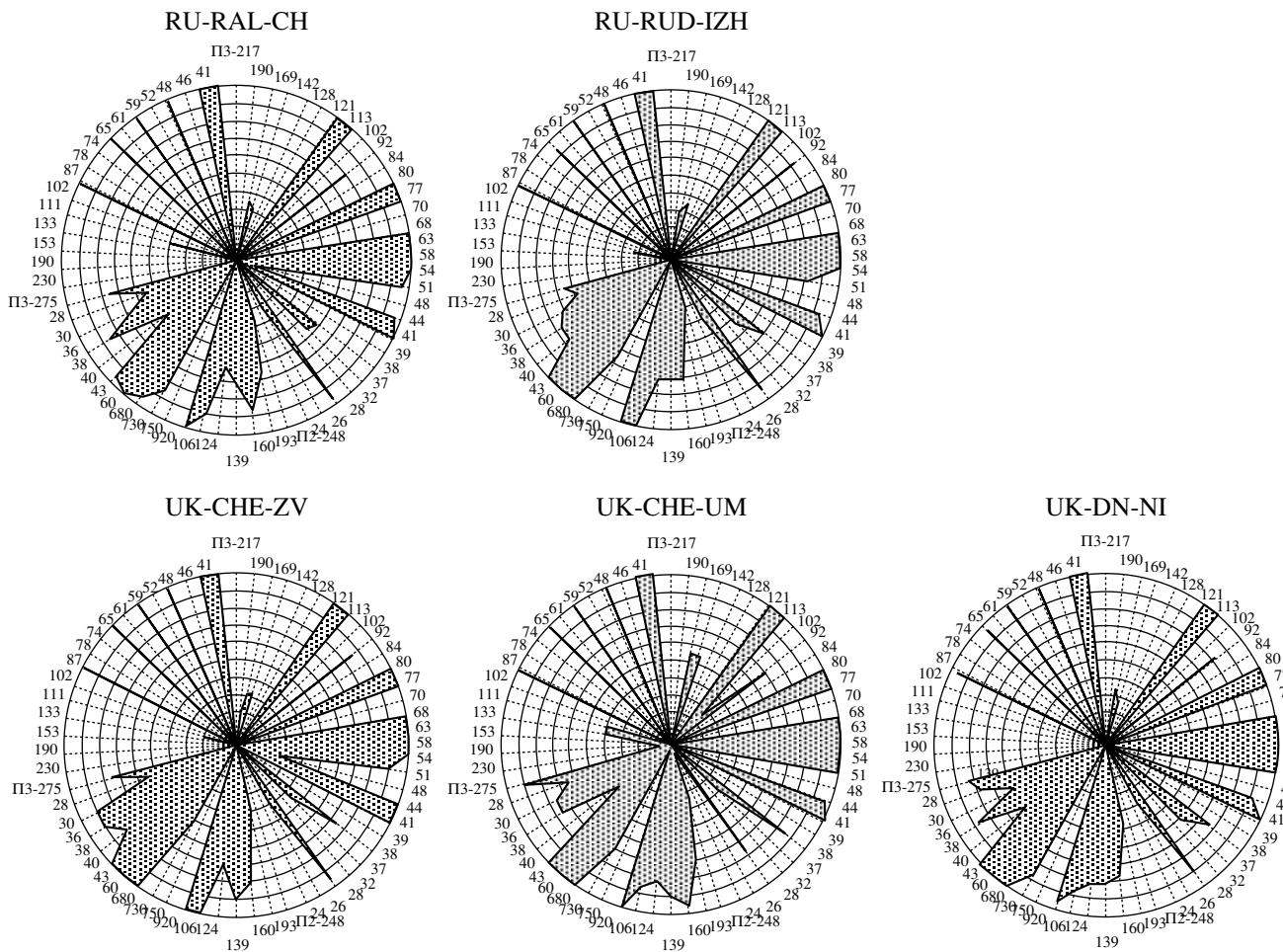
морфны спектры ДНК, полученные при использовании праймера П2. Уровень их изменчивости (*P*) достоверно выше такового при использовании праймеров П1 и П3 (табл. 2). Этот факт позволяет объединить данные, полученные при использовании разных праймеров для амплификации ДНК, и тем самым увеличить и усреднить по уровню изменчивости набор маркеров для изучения полиморфизма и дифференциации геномной ДНК в природных популяциях *D. melanogaster*.

В общей сложности при амплификации ДНК *D. melanogaster* с использованием трех праймеров было получено 62 фрагмента ДНК. Однако в природных популяциях их число варьировало от 49 – в популяциях RU-RUD-IZH и UK-CHE-ZV до 52 – в популяциях UK-CHE-UM и UK-DN-NI. Так же низко вариабельным оказалось и среднее число фрагментов ДНК в популяциях – от 32.8 (RU-RUD-IZH) до 34.4 (UK-CHE-UM). Значения доли

полиморфных фрагментов ДНК в популяциях варьировали в диапазоне от 0.592 в популяции UK-CHE-ZV до 0.692 в популяции UK-DN-NI. Межпопуляционные различия по уровню гетерозиготности были невелики – от 0.179 до 0.219 (табл. 4).

Несмотря на сходство по числу фрагментов ДНК, популяции *D. melanogaster* различаются по их набору. Это хорошо видно при сравнении наборов фрагментов ДНК в парах популяций. Так, в популяции RU-RAL-CH насчитывается 50 фрагментов ДНК, а в популяции RU-RUD-IZH – 49. В их объединенном генофонде содержатся 52 фрагмента ДНК, пять из них были встречены только в одной из двух популяций: два – в популяции RU-RAL-CH и три – в популяции RU-RUD-IZH.

Популяции UK-CHE-ZV и UK-CHE-UM дифференцированы в большей степени. По сравнению с парой российских популяций у украинской пары, во-первых, больше фрагментов ДНК в



**Рис. 2.** Полигоны частот фрагментов ДНК, амплифицированных в ПЦР с участием праймеров П1, П2 и П3, полученные для природных популяций *Drosophila melanogaster*. Число радиусов в круге соответствует суммарному числу фрагментов ДНК. Каждый из радиусов обозначен в соответствии с длиной фрагмента ДНК в ппн (длина фрагмента – число ппн  $\times 10^{-1}$ ). Частоты встречаемости фрагментов ДНК в популяциях отмечены на соответствующих радиусах.

объединенной выборке – 56, и во-вторых, большее число фрагментов ДНК, которые дифференцируют эти популяции, – 11 (табл. 5).

Изученные популяции *D. melanogaster* различаются не только по наборам фрагментов ДНК, но и по частотам их встречаемости. Это наглядно демонстрируют полигоны частот встречаемости фрагментов ДНК в популяциях (рис. 2). При значительном сходстве общей формы полигонов, отражающей спектр и частотное представительство определенных фрагментов ДНК в генофонде вида, в каждой из популяций имеются индивидуальные особенности. Например, хорошо видно, что в популяции UK-CHE-UM частота фрагмента, размером 1420 ппн, полученного с помощью праймера П1, существенно выше, чем в других популяциях. Так же достоверно различаются частоты фрагмента 1-260 в популяциях UK-CHE-UM и RU-RUD-IZH, фрагментов 2-400 и 3-1530 в популяциях UK-CHE-ZV и UK-CHE-UM,

фрагмента 2-2480 в популяциях RU-RAL-CH и UK-CHE-UM от его частоты в популяции UK-CHE-ZV, частоты фрагмента 2-730 в популяциях RU-RAL-CH и UK-DN-NI от его частоты в популяции UK-CHE-ZV (рис. 2).

Сравнивая частоты фрагментов ДНК в изученных популяциях *D. melanogaster*, можно отметить, что 13 фрагментов были мономорфными с частотой 1.000 во всех популяциях, частоты семи фрагментов были не ниже 0.900. Десять фрагментов можно отнести в разряд уникальных: каждый из фрагментов был выявлен только в одной из популяций с низкой частотой – не более 0.118 (рис. 2). Число уникальных фрагментов ДНК в изученных популяциях было различным. В популяциях RU-RUD-IZH и UK-CHE-ZV было по одному такому фрагменту, в популяциях RU-RAL-CH и UK-DN-NI – по два и в популяции UK-CHE-UM – четыре. Частоты остальных фрагментов ДНК ва-

**Таблица 4.** Полиморфизм ДНК, амплифицированных с участием трех праймеров, в природных популяциях *D. melanogaster*

Популяция	$N$	$\Sigma N$	$N_{av}$	$P$	$H$
RU-RAL-CH	20	50	33.0	0.660	0.219
RU-RUD-IZH	17	49	32.8	0.633	0.206
UK-CHE-ZV	20	49	33.1	0.592	0.176
UK-CHE-UM	20	52	34.4	0.635	0.202
UK-DN-NI	21	52	33.2	0.692	0.214

Примечание.  $N$  – число изученных линий;  $\Sigma N$  – общее число фрагментов ДНК в популяции;  $N_{av}$  – среднее число фрагментов ДНК на особь;  $P$  – доля полиморфных фрагментов ДНК;  $H$  – гетерозиготность.

**Таблица 5.** Число фрагментов ДНК, амплифицированных с участием трех праймеров, в объединенных генофондах пар популяций *D. melanogaster* (выше диагонали) и число фрагментов ДНК, дифференцирующих популяции (ниже диагонали)

Популяции	RU-RAL-CH	RU-RUD-IZH	UK-CHE-ZV	UK-CHE-UM	UK-DN-NI
RU-RAL-CH		52	53	56	56
RU-RUD-IZH	5		52	56	54
UK-CHE-ZV	7	6		56	54
UK-CHE-UM	10	9	11		56
UK-DN-NI	10	7	7	8	

**Таблица 6.** Генетические расстояния ( $GD$ ) (выше диагонали) и  $D_{Nei}$  (ниже диагонали) между природными популяциями *D. melanogaster*

Популяции	RU-RAL-CH	RU-RUD-IZH	UK-CHE-ZV	UK-CHE-UM	UK-DN-NI
RU-RAL-CH		0.096	0.132	0.179	0.179
RU-RUD-IZH	0.011		0.115	0.164	0.130
UK-CHE-ZV	0.013	0.007		0.232	0.185
UK-CHE-UM	0.012	0.021	0.018		0.143
UK-DN-NI	0.010	0.013	0.017	0.012	

ривировали в популяциях в широких пределах, без какой-либо географической закономерности.

Проведенный анализ позволил оценить степень дифференциации геномной ДНК в изученных популяциях *D. melanogaster*, применяя две меры для ее характеристики –  $D_{Nei}$  и  $GD$ . Параметр  $D_{Nei}$ , используя для сравнения популяций один и тот же набор локусов (фрагментов ДНК), оценивает различие популяций по набору и частотам аллелей в этих локусах. Значения  $D_{Nei}$  изменяются в диапазоне от 0 до  $\infty$  [26]. Мера  $GD$ , в свою очередь, характеризует различие популяций по набору локусов (фрагментов ДНК) и изменяется в диапазоне от 0 до 1 [25]. Можно видеть (табл. 6), что значения  $GD$  между популяциями варьируют от 0.096 до 0.232, составляя в среднем 0.155. Наиболее близки по этой характеристике российские популяции – RU-RAL-CH и RU-RUD-IZH и наиболее удалены украинские – UK-CHE-ZV и UK-CHE-

UM. Значения  $D_{Nei}$  между популяциями значительно ниже, чем  $GD$ , и диапазон их варьирования находится в пределах 0.007–0.021. Среднее значение  $D_{Nei}$  между популяциями составляет 0.013.  $D_{Nei}$  между российскими популяциями составляет 0.011, а между украинскими – 0.016, и эти различия незначимы.

Оценки генетических расстояний между популяциями *D. melanogaster* свидетельствуют о значительном сходстве их генетической структуры. Это может быть результатом существования потока генов между популяциями. Определение числа мигрантов на поколение ( $N_m$ ) показывает, что межпопуляционный обмен действительно существует:  $N_m$  между изученными популяциями *D. melanogaster* составляет 5.9. Причем миграция между украинскими популяциями выше, чем между российскими ( $N_m = 7.5$  и 3.7 соответственно).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенной работы показали, что природные популяции *D. melanogaster* характеризуются высоким уровнем изменчивости RAPD-маркеров геномной ДНК. Доля полиморфных локусов составляет в среднем 0.642. Природные популяции *D. melanogaster* России и Украины, изученные в работе, сходны по уровню полиморфизма геномной ДНК. Уровень изменчивости геномной ДНК *D. melanogaster* сходен с тем, который наблюдается у *D. buzzatii* [29] и других насекомых – *Aedes aegypti* [30], *Solenopsis invicta* [31], *Leptinotarsa decemlineata* [32], *Anticarsia gemmatalis* [33], *Rhynchophorus ferrugineus* [34] и у видов рода *Chironomus* [35–37].

Высокий уровень изменчивости *D. melanogaster* наблюдался и при использовании аллозимных локусов в качестве маркеров генома. При анализе 15 природных популяций *D. melanogaster* из Африки, Европы и Азии с использованием 117 таких маркеров доля полиморфных локусов ( $P$ ) составила 0.430 [4]. Сходная оценка была получена и для семи популяций *D. melanogaster* из Молдавии, проанализированных по девяти ферментным локусам:  $P = 0.444$  [19].

Вместе с тем при высоком уровне генетического полиморфизма для популяций *D. melanogaster* характерна не слишком высокая степень генетической дифференциации. Генетическое расстояние ( $GD$ ) между природными популяциями *D. melanogaster* составило в среднем 0.155. Это несколько ниже, чем характерно для межпопуляционных расстояний между *Leptinotarsa decemlineata* (0.252) [32, 38], *Chironomus riparius* (0.228) и *Camptochironomus tentans* (0.248) [35, 37].

Использование дистанций Нея ( $D_{Nei}$ ) [26] позволяет сравнить генетические расстояния между популяциями *D. melanogaster*, изученными в настоящей работе, с данными, имеющимися в литературе. Среднее значение  $D_{Nei}$  между 15 популяциями *D. melanogaster* разных континентов, при использовании в качестве маркеров генома 114 аллозимных локусов, составляет 0.031 [39], между популяциями Молдавии по девяти таким локусам – 0.004 [19]. Вместе с тем при сравнении генетической структуры семи европейских и шести африканских популяций *D. melanogaster* по пяти аллозимным локусам было установлено, что генетическое расстояние между популяциями внутри каждого из географических районов было невелико –  $D_{Nei} = 0.027$ . Однако между европейскими и африканскими популяциями  $D_{Nei}$  возросло на порядок величин – до  $D_{Nei} = 0.389$  [40]. Это означает, что по ареалу *D. melanogaster* существует генетическая подразделенность. Таким образом, полученная в настоящей работе оценка степени генетической дифференциации популяций *D. melanogaster* Украины и России ( $D_{Nei}$ ) соответствует

имеющимся в литературе значениям  $D_{Nei}$  между популяциями этого вида из одного географического района.

Наблюдаемая степень генетической дифференциации популяций *D. melanogaster* обусловлена существованием потока генов между ними. Поток генов был установлен между всеми изученными популяциями *D. melanogaster*, хотя его величина была разной и зависела от многих факторов. Для 15 популяций *D. melanogaster* из Европы, Африки, Восточного Побережья Северной Америки и Восточной Азии поток генов ( $N_m$ ) составил 2.29 особи на поколение, а между популяциями Восточной Азии (Тайвань, Вьетнам и, включенная в эту группу авторами, Австралия) – 1.09. Причем если при анализе не использовали уникальные аллели с частотой больше 0.100, то оценки  $N_m$  возрастали до 2.74 и 4.16 соответственно. Наибольший поток генов наблюдался между популяциями *D. melanogaster* с Восточного Побережья Северной Америки – 2.66 или, после оценки этого параметра без учета уникальных аллелей с высокой частотой, – 5.83 [3]. Результаты определения потока генов в популяциях *D. melanogaster* Украины и России соответствуют этим оценкам и свидетельствуют о возможности миграции этого вида на достаточно большие расстояния. На Украине расстояние между популяциями UK-SHE-ZV и UK-SHE-UM – 70 км, а между ними и популяцией UK-DN-NI – около 320 км. Поток генов между украинскими популяциями ( $N_m$ ) составил 7.5 особей на поколение. Географическое расстояние между российскими популяциями *D. melanogaster* намного больше – более 2000 км, и поток генов ( $N_m$ ) между ними меньше, чем между украинскими популяциями, – 3.7.

Несмотря на высокую способность к миграции, свойственную *D. melanogaster*, этот же вид демонстрирует существование дифференциации генетической структуры популяции в разных географических районах. Значительную дифференциацию восточно-азиатских популяций *D. melanogaster* по сравнению с популяциями из других частей ареала отмечали не только при анализе аллозимных генов [3, 4, 39], но и при использовании в качестве маркера генома микросателлитов [11]. Популяции *D. melanogaster* России и Украины, изученные в настоящей работе, дифференцированы в меньшей степени, чем популяции Восточной Азии, однако уровень их дифференциации хорошо соответствует тому, который характерен для популяций Европы [11, 39, 41].

Работа выполнена при частичном финансировании РФФИ (проект № 05-04-48838) и Программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. David J.R., Capy P. Genetic variation of *Drosophila melanogaster* natural populations // Trends in Genet. 1988. V. 4. P. 106–111.
2. Lemeunier F., Aulard S. Inversion polymorphism in *Drosophila melanogaster* // *Drosophila Inversion Polymorphism* / Eds Krimbas C.B., Powell J.R. Boca Raton, Fla: CRC Press, 1992. P. 339–405.
3. Singh R.S., Rhomberg L.R. A comprehensive study of genic variation in natural populations of *Drosophila melanogaster*. I. Estimates of gene flow from rare alleles // Genetics. 1987. V. 115. P. 313–322.
4. Singh R.S., Rhomberg L.R. A comprehensive study of genic variation in natural populations of *Drosophila melanogaster*. II. Estimates of heterozygosity and patterns of geographic differentiation // Genetics. 1987. V. 117. P. 255–271.
5. Hale L.R., Singh R.S. A comprehensive study of genic variation in natural populations of *Drosophila melanogaster*. IV. Mitochondrial DNA variation and the role of history vs. selection in the genetic structure of geographic populations // Genetics. 1991. V. 129. P. 103–117.
6. Berry A., Kreitman M. Molecular analysis of an allozyme cline: Alcohol dehydrogenase in *Drosophila melanogaster* on the east coast of North America // Genetics. 1993. V. 134. P. 869–893.
7. Begun D.J., Aquadro C.F. African and North American populations of *Drosophila melanogaster* are very different at the DNA level // Nature. 1993. V. 356. P. 519–520.
8. Begun D.J., Aquadro C.F. Evolutionary inferences from DNA variation at the 6-phosphogluconate dehydrogenase locus in natural populations of *Drosophila*: selection and geographic differentiation // Genetics. 1994. V. 136. P. 155–171.
9. Kauer M., Zangerl B., Dieringer D., Schlotterer C. Chromosomal patterns of microsatellite variability contrast sharply in African and Non-African populations of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 2002. V. 160. P. 247–256.
10. Schlotterer C., Vogl C., Tautz D. Polymorphism and locus-specific effects on polymorphism at microsatellite loci in natural *Drosophila melanogaster* populations // Genetics. 1997. V. 146. P. 309–320.
11. Schlotterer C., Neumeier N., Sousa C., Nolte V. Highly structured Asian *Drosophila melanogaster* populations: A new tool for hitchhiking mapping? // Genetics. 2006. V. 172. P. 287–292.
12. Hickey D.A. The geographical pattern of the enzyme polymorphism in *Drosophila melanogaster* // Genetica. 1979. V. 51. P. 1–4.
13. Hasson E., Eanes W.F. Contrasting histories of three gene regions associated with In(3L)Payne of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1996. V. 144. P. 1565–1575.
14. Veuille M., Benassi V., Aulard S., Depaulis F. Allele-specific population structure of *Drosophila melanogaster* alcohol dehydrogenase at the molecular level // Genetics. 1998. V. 149. P. 971–981.
15. Eanes W.F., Kirchner M., Taub D.R. et al. Amino acid polymorphism and rare electrophoretic variants of G6PD from natural populations of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1996. V. 143. P. 401–406.
16. Baudry E., Viginier B., Veuille M. Non-African populations of *Drosophila melanogaster* have a unique origin // Mol. Biol. Evol. 2004. V. 21. P. 1482–1491.
17. Голубовский М.Д., Иванов Ю.Н., Захаров И.К., Берг Р.Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1974. Т. 10. № 4. С. 72–83.
18. Захаров И.К., Баласов М.П., Беляева Е.С. и др. Мутации и мутагенез в популяциях *Drosophila melanogaster* Алтая. Оценка мутагенности продуктов питания // Генетические эффекты антропогенных факторов среды. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1993. С. 44–61.
19. Ковтюх Л.П., Корочкин Л.И. Изучение биохимического полиморфизма в природных популяциях *Drosophila melanogaster* Центральной Молдавии // Генетика. 1994. Т. 30. № 7. С. 922–926. (Kovtyukh L.P., Korochkin L.I. Investigation of biochemical polymorphism in natural population of *Drosophila melanogaster* of Central Moldova // Rus. J. Genetics. 1994. V. 30. № 7. P. 805–809.
20. Захаренко Л.П., Иванов Ю.Н., Иванников А.В. и др. Мутационный процесс у *Drosophila melanogaster* в природных популяциях Алтая и при действии радиации в эксперименте // Сиб. экологич. журн. 2003. Т. 10. № 3. С. 321–326.
21. Гундерина Л.И. Полиморфизм ДНК генов *Drosophila* и определяющие его факторы // Генетика. 2003. Т. 39. № 7. С. 888–899. (Gunderina L.I. DNA polymorphism of *Drosophila* genes and factors determining it // Rus. J. Genetics. 2003. V. 39. № 7. P. 737–747.)
22. Williams J.G.K., Kubelek A.R., Livak K.J. et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucl. Acids Res. 1990. V. 18. P. 6531–6535.
23. Bender W., Pierre S., Hognes D.S. et al. 1983. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from Ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. Mol. Biol. 1983. V. 168. P. 17–33.
24. Stephens J.C., Gilbert D.A., Yuhki N. et al. Estimation of heterozygosity for single-probe multilocus DNA fingerprints // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. P. 729–743.
25. Link W., Dixkens C., Singh M. et al. Genetic diversity in European and Mediterranean faba bean germ plasm revealed by RAPD markers // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 90. P. 27–32.
26. Nei M. The genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. V. 106. P. 283–291.
27. Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE. Version 1.31. Univ. Alberta and Centre for Intern. Forestry Research, 1999.
28. Slatkin M., Barton N.H. A comparison of three indirect methods for estimating the average level of gene flow // Evolution. 1989. V. 43. P. 1349–1368.
29. Laayouni H., Santos M., Fontdevila A. Toward a physical map of *Drosophila buzzatii*: Use of randomly amplified polymorphic DNA polymorphisms and sequence-tagged site landmarks // Genetics. 2000. V. 165. P. 1797–1816.



30. *Apostol B.L., Black IV W.C., Reiter P. et al.* Population genetics with RAPD-PCR markers: The breeding structure of *Aedes aegypti* in Puerto Rico // *Heredity*. 1996. V. 76. P. 325–334.
31. *Ross K.G., Shoemaker D.D., Krieger M.J.B. et al.* Assessing genetic structure with multiple classes of molecular markers: A case study involving the introduced fire ant *Solenopsis invicta* // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 525–543.
32. *Сидоренко А.П., Березовская О.П., Созинов А.А.* Оценка генетического полиморфизма в популяциях колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say) по RAPD-маркерам // *Генетика*. 2000. Т. 36. № 5. С. 651–656. (*Sidorenko A.P., Berezovskaya O.P., Sozinov A.A.* The assessment of genetic polymorphism in populations of colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Say) using RAPD markers // *Rus. J. Genetics*. 2000. V. 36. № 5. P. 526–531.)
33. *Sosa-Gomez D.R.* Intraspecific variation and population structure of the velvetbean caterpillar *Anticarsia gemmatalis* Hubner, 1818 (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae) // *Genet. Mol. Biol.* 2004. V. 27. № 3. P. 378–384.
34. *Gadelhak G.G., Enan M.R.* Genetic diversity among populations of red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus* Olovier (Coleoptera: Curculionidae) determined by random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction (RAPD-PCR) // *Int. J. Agri. Biol.* 2005. V. 7. № 3. P. 395–399.
35. *Гундерина Л.И., Салина Е.А.* Полиморфизм и дивергенция мультилокусных маркеров ДНК у видов-двойников *Chironomus riparius* Meigen и *Chironomus piger* Strenzke (Diptera, Chironomidae) // *Генетика*. 2003. Т. 39. № 8. С. 1059–1065. (*Gunderina L.I., Salina E.A.* Polymorphism and divergence of multilocus DNA markers of sibling species *Chironomus riparius* Meigen and *Chironomus piger* Strenzke (Diptera, Chironomidae) // *Rus. J. Genetics*. 2003. V. 39. № 8. P. 890–895.)
36. *Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гальгина В.В.* Изменчивость и дивергенция мультилокусных маркеров генома у видов рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // *Генетика*. 2005. Т. 41. № 12. С. 1634–1643. (*Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Istomina A.G., Golygina V.V.* Variation and divergence of multilocus genome markers in the species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // *Rus. J. Genetics*. 2005. V. 41. № 12. P. 1352–1360.)
37. *Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Батлер М.* Дивергенция геномной ДНК у видов подрода *Camptochironomus* (Diptera, Chironomidae), различающихся по степени цитогенетического сходства // *Зоол. журн.* 2007. В печати.
38. *Сидоренко А.П., Березовская О.П.* Индивидуальный полиморфизм по RAPD-маркерам в весенней генерации колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say) // *Генетика*. 2001. Т. 37. № 10. С. 1348–1352. (*Sidorenko A.P., Berezovskaya O.P.* Individual polymorphism for RAPD markers in spring generation of colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Say) // *Rus. J. Genetics*. 2001. V. 37. № 10. P. 1130–1133.)
39. *Choudhary M., Singh R.S.* A comprehensive study of genic variation in natural populations of *Drosophila melanogaster*. III. Variation in genetic structure and their causes between *Drosophila melanogaster* and its sibling species *Drosophila simulans* // *Genetics*. 1987. V. 117. P. 697–710.
40. *David J.R.* Latitudinal variability of *Drosophila melanogaster*: Allozyme frequencies divergence between European and Afrotropical populations // *Biochem. Genet.* 1982. V. 20. P. 742–761.
41. *Caracristi G., Schlotterer C.* Genetic differentiation between American and European *Drosophila melanogaster* populations could be attributed to admixture of African alleles // *Mol. Biol. Evol.* 2005. V. 20. P. 792–799.