

**ДИНАМИКА ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ
ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЕЛ У БАБОЧЕК-ГОЛУБЯНОК
ГРУППЫ *AGRODIAETUS PHYLLIS* (INSECTA: LEPIDOPTERA)**

© A. O. Вершинина,^{1,2} В. А. Лухтанов^{1,2}

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,
и ²С.-Петербургский государственный университет,
электронный адрес: vershinina.alice@gmail.com

С использованием сравнительного филогенетического метода проанализированы закономерности эволюционных преобразований кариотипов бабочек-голубянок комплекса *Agrodiaetus phyllis* — группы организмов, характеризующейся исключительно высоким разнообразием хромосомных чисел (от 10 до 134 в гаплоидном наборе). Выявлены резко выраженные различия в скорости преобразования хромосомных чисел в разных филогенетических линиях этой группы. Показано, что хромосомные числа в комплексе несут явный филогенетический сигнал, и их эволюционные преобразования трудно объяснить с позиции как пунктуальной, так и абсолютно градуальной эволюции.

Ключевые слова: *Agrodiaetus*, хромосомы, эволюция, филогения.

Многие живые организмы характеризуются стабильностью кариотипов, в частности отсутствием или невысоким уровнем межвидовой изменчивости хромосомных чисел. Примером может служить отряд чешуекрылых насекомых (Lepidoptera), большинство представителей которого имеет одно и то же гаплоидное число хромосом n , равное 31 (Robinson, 1971). В то же время существуют комплексы близких видов, которые демонстрируют высокую межвидовую изменчивость хромосомных чисел (Yang et al., 1997; Cook, 2003; Lukhtanov et al., 2011). Среди многоклеточных животных наибольший размах изменчивости хромосомных чисел, не связанный с полипloidией (от 10 до 134), обнаружен у чешуекрылых рода *Agrodiaetus* (Lukhtanov et al., 2005). Интересно, что весь этот размах сосредоточен в пределах одного надвидового комплекса *A. phyllis* (Kandul et al., 2007), который и явился объектом нашего исследования.

Явление хромосомного консерватизма, с одной стороны, и высокой изменчивости хромосомных чисел, с другой, говорит о неравномерности темпов изменений хромосомных чисел и существовании феномена быстрой хромосомной эволюции. Однако механизмы и динамика этого процесса изучены крайне слабо (см.: King, 1993; Lukhtanov et al., 2011). Контрастные различия в кариотипах между близкими видами могут возникать скачкообразно за счет фиксации множественных хромосомных перестроек (King, 1993). Эта идея логически совместима с моделью хромосомной мегаэволюции (Baker, Bickham, 1980), которая описывает столь быструю реорганизацию кариотипов, независимо происходящую в разных филогенетических линиях, что гомологизация перестроек, характерных для разных видов, становится невозможной. Последнее также приводит к принципиальной невозможности реконструкции филогении на базе хромосомных признаков. Поэтому, используя терминологию современ-

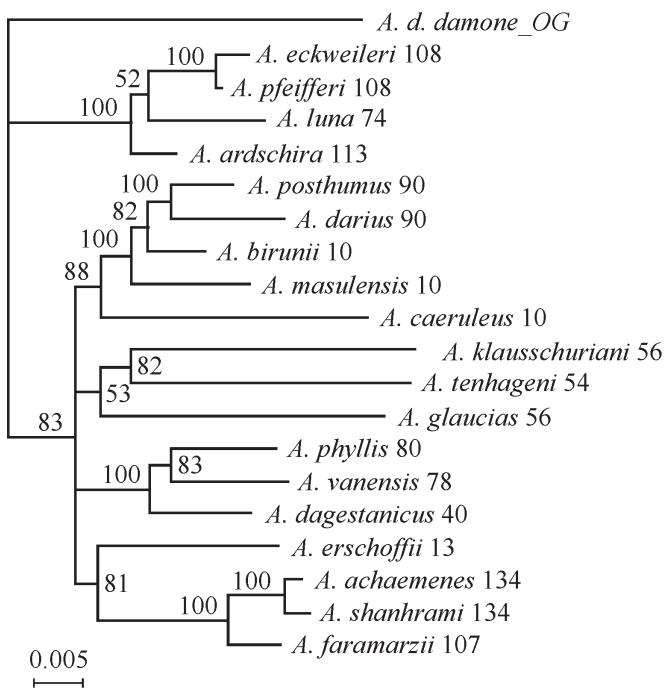
менной филогенетики, можно сказать, что хромосомные изменения, возникающие в ходе хромосомной мегаэволюции, не несут филогенетического сигнала.

Альтернативой является модель постепенного накопления хромосомных перестроек в филогенетических линиях. Такое накопление может происходить либо равномерно (градуализм), либо неравномерно по времени (пунктуализм) (Lukhtanov et al., 2011). Состоительность моделей быстрой эволюции кариотипов насекомых не тестировалась ранее с применением современных молекуллярно-филогенетических подходов и стала предметом нашего исследования.

Материал и методика

Анализ проводили с использованием сравнительного филогенетического подхода Пэйгеля (Pagel, 1999, 2002; Freckleton et al., 2002). На основании анализа данных о филогении изучаемых организмов и распределении признаков на филогенетическом дереве этот подход позволяет протестировать гипотезы о наличии филогенетического сигнала и характере эволюции исследуемых признаков.

Были использованы оригинальные, а также полученные нами ранее данные о гаплоидном числе хромосом всех 19 видов группы *A. phyllis* (Lukhtanov et al., 2005; Kandul et al., 2007) (см. рисунок). Для реконструкции филогении из Генетического банка были взяты последовательности ядерных и митохондриальных генов, полученные ранее нами, а также Вимерсон и соавторами (Wiemers et al., 2010). Филогению реконструировали с помощью метода Байеса (программа MrBayes 3.1.2) (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Метод Байеса позволяет получить не одну, а множество возможных филогенетических рекон-



Филограмма таксонов, входящих в состав надвидового комплекса *Agrodietus phyllis*.

Реконструкция проведена на основании митохондриальных (*COI*, *trnL*, *COII*) и ядерных (5.8S rRNA, *ITS2*, 28S rRNA) генов с помощью метода Байеса (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). *Anостериорные вероятности*, >50 %, показаны цифрами в основаниях ветвей (слева). Гаплоидное число хромосом показано справа, рядом с названием вида. OG — внешняя группа.

структур, анализ которых позволяет учитывать неопределенность и гипотетический характер филогении.

Основываясь на топологиях и длинах ветвей 100 полученных филогенетических деревьев, мы проводили вычисление параметров лямбда (λ) и кappa (κ), используя пакет Continuous программы BayesTraits (<http://www.evolution.reading.ac.uk/BayesTraits.html>). Значение параметра λ отражает наличие и силу филогенетического сигнала изучаемого признака и может меняться от 0 до 1. $\lambda = 0$ в том случае, если признаки не несут филогенетического сигнала, т. е. распределены по филогенетическому дереву абсолютно случайно и независимо друг от друга; $\lambda = 1$, если признаки несут достоверный филогенетический сигнал, а филогению можно полностью предсказать исходя из паттерна распределения признаков.

Значение параметра κ отражает степень градуальности и пунктуальности (прерывистости) изменений признака в филогенезе. Этот параметр может принимать значения от 0 до 3; $\kappa = 0$ в случае абсолютного пунктуализма, когда признаки возникают спонтанно и вероятность появления нового признака в той или иной ветви не является функцией времени; $\kappa = 1$ («идеальный» градуализм), когда темпы эволюции признака прямо пропорциональны длине отдельных ветвей. Значения $\kappa > 1$ свидетельствуют об ускорении эволюции признака в длинных ветвях. Значения $\kappa < 1$ свидетельствуют о том, что больше изменений происходит в коротких ветвях, а длинные ветви характеризуются эволюционным стазисом.

Для полученной выборки деревьев были вычислены экспериментальные значения λ и κ и ассоциированные с ними значения результирующей гармонической средней для величин максимального правдоподобия. С использо-

ванием заданных фиксированных значений λ (0, 1) и κ (0, 1, 3) произведено моделирование эволюции признака и рассчитаны значения гармонической средней, ассоциированные с этими фиксированными значениями.

Достоверность различий между экспериментальными данными и полученными в ходе моделирования определяли, используя фактор Байеса (BF). В отличие от классического статистического тестирования гипотез, основанного на сравнении тестируемой гипотезы с нулевой гипотезой, в рамках байесовского подхода осуществляется прямое сравнение двух конкурирующих гипотез. Считается, что гипотеза, ассоциированная с большим значением правдоподобия, имеет достоверное предпочтение перед гипотезой, ассоциированной с меньшим значением правдоподобия, если фактор $BF \geq 2$. Подробнее этот критерий обсуждается в других работах (Kass, Raftery, 1995; Pagel, 1999).

Результаты и обсуждение

Консенсусное дерево, представляющее результаты проведенной филогенетической реконструкции, показано на рисунке. Данные о хромосомных числах видов комплекса *A. phyllis* были картированы на множество полученных деревьев. Результаты вычисления BF представлены в таблице.

Установлено, что параметр λ значимо отличается от нуля и стремится к 1. Таким образом, хромосомные числа в комплексе *A. phyllis* несут явный филогенетический сигнал, и их преобразования в ходе филогенеза нельзя объяснить с позиций теории хромосомной мегаэволюции (Baker, Bickham, 1980).

Для разных топологий тесты показали разные значения параметра κ , характеризующего динамику хромосомных перестроек на ветвях разной длины. Для некоторых топологий значение κ свидетельствовали в пользу градуальности, а для других, наоборот, в пользу пунктуальности эволюционных преобразований хромосомных чисел. Таким образом, результаты моделирования градуальной и прерывистой эволюции оказались противоречивыми, и их пока нельзя интерпретировать однозначно. Этот резуль-

Анализ эволюционных преобразований кариотипов голубянок комплекса *Agrodietus phyllis*, проведенный с помощью сравнительно-филогенетического подхода

Параметр	BF	Вывод
$\lambda = 1.03 \pm 0.06$	2.6 (против $\lambda = 0$)	Отвергнута модель хромосомной мегаэволюции
	2.4 (в пользу $\lambda = 1$)	Выявлен филогенетический сигнал
$\kappa = 0.40 \pm 0.39$	2.2 (в пользу $\kappa = 0$)	Принята гипотеза пунктуализма
	1.1 (в пользу $\kappa = 1$)	Не отвергнута гипотеза о градуальном изменении хромосомных чисел
	3.5 (против $\kappa = 3$)	Отвергнута гипотеза об ускорении эволюции в длинных ветвях

Примечание. Результаты вычисления экспериментальных параметров λ и κ представлены как средние и их стандартные отклонения. BF — фактор Байеса (Kass, Raftery, 1995; Pagel, 1999).

тат не является неожиданным. Из реконструированных нами топологий видно, что в группе *A. phyllis* есть клады, у представителей которых хромосомные различия удивительно контрастны (см. рисунок). Наиболее ярким примером этому является клада [*A. caeruleus* ($n = 10$) + *A. masulensis* ($n = 10$) + *A. birunii* ($n = 10$) + *A. posthumus* ($n = 90$) + *A. darius* ($n = 90$)]. В группе есть и такие клады, в которых наблюдаются сравнительно небольшие изменения хромосомных чисел. Такой кладой, например, является [*A. glauca* ($n = 56$) + *A. tenhageni* ($n = 54$) + *A. krausschurianae* ($n = 56$)].

Кроме того, использованный подход позволил опровергнуть предположение о том, что в длинных ветвях дерева эволюция изучаемого признака ускоряется, становясь непропорционально быстрой по отношению к другим ветвям. В целом полученные результаты говорят о наличии резко выраженных различий в скорости преобразований хромосомных чисел в разных филогенетических линиях группы *A. phyllis*, но динамику преобразований трудно объяснить как с позиций чистого пунктуализма, так и с позиций абсолютно грудуальной эволюции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 11-04-00076, 11-04-00076, 11-04-00734 и 12-04-00490) и программ РАН «Динамика и сохранение генофондов» и «Происхождение биосфера и эволюция геобиологических систем» и Министерства образования и науки России (контракт № 16.518.11.7070).

Список литературы

Baker R. J., Bickham J. W. 1980. Karyotypic evolution in bats: evidence of extensive and conservative chromosomal evolution in closely related taxa. *Syst. Zool.* 29 : 239—253.

Cook L. G. 2003. *Apiomorpha gullanae* sp. n., an unusual new species of gall-inducing scale insect (Hemiptera: Eriococcidae). *Austr. J. Entomol.* 42 : 327—333.

Freckleton R. P., Harvey P. H., Pagel M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *Amer. Nat.* 160 : 712—726.

Huelsnbeck J. P., Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*. 17 : 754—755.

Kandul N. P., Lukhtanov V. A., Pierce N. E. 2007. Karyotypic diversity and speciation in *Agrodiaetus* butterflies. *Evolution*. 61 : 546—559.

Kass R. E., Raftery A. E. 1995. Bayes Factors. *J. Amer. Stat. Ass.* 90 (430) : 773—795.

King M. 1993. Species evolution: the role of chromosome change. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 336 p.

Lukhtanov V. A., Dincă V., Talavera G., Vila R. 2011. Unprecedented within-species chromosome number cline in the Wood White butterfly *Leptidea sinapis* and its significance for karyotype evolution and speciation. *BMC Evol. Biol.* 11 : 1—11.

Lukhtanov V. A., Kandul N. P., Plotkin J. B., Dantchenko A. V., Haig D., Pierce N. E. 2005. Reinforcement of pre-zygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies. *Nature*. 436 : 385—389.

Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*. 401 : 877—884.

Pagel M. 2002. Modelling the evolution of continuously varying characters on phylogenetic trees: the case of hominid cranial capacity. In: Morphology, shape and phylogenetics. London: Taylor and Francis. 269—286.

Robinson R. 1971. Lepidoptera genetics. Oxford: Pergamon Press. 687 p.

Wiemers M., Stradomsky B. V., Vodolazhsky D. I. 2010. A molecular phylogeny of *Polyommatus* s. str. and *Plebicula* based on mitochondrial COI and nuclear ITS2 sequences (Lepidoptera: Lycaenidae). *Eur. J. Entomol.* 107 : 325—336.

Yang F., O'Brien P. C., Wienberg J., Ferguson-Smith M. A. 1997. Evolution of the black muntjac (*Muntiacus crinifrons*) karyotype revealed by comparative chromosome painting. *Cytogenet. Cell Genet.* 76 : 159—163.

Поступила 26 XI 2012

DYNAMICS OF CHROMOSOME NUMBER EVOLUTION IN THE *AGRODIAETUS PHYLLIS* SPECIES COMPLEX (INSECTA: LEPIDOPTERA)

A. O. Vershinina,^{1,2} V. A. Lukhtanov^{1,2}

¹ Zoological Institute RAS, St. Petersburg, and ² St. Petersburg State University; e-mail: vershinina.alice@gmail.com

We employed phylogenetic comparative method to study karyotype evolution in the *Agrodiaetus phyllis* species complex in which haploid chromosome numbers vary greatly ranging from 10 to 134. We have found that different phylogenetic lineages of the group have different rates of chromosome number changes. Chromosome numbers in the complex posses phylogenetic signal, and their evolutionary transformation is difficult to explain in terms of punctual and gradual evolution.

Key words: *Agrodiaetus*, chromosomes, evolution, phylogeny.