

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ
МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА *cox1* И МАРКЕРНОГО ГЕНА
Y-ХРОМОСОМЫ *kl-2 1-beta dynein heavy chain*
У ДРОЗОФИЛ ГРУППЫ *virilis* (Diptera: Drosophilidae)

© 2019 г. Б. В. Андрианов^{1, *}, Д. А. Романов¹, С. Ю. Сорокина², Т. В. Горелова¹

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, Москва, 117334 Россия

*e-mail: andrianovb@mail.ru

Поступила в редакцию 04.06.2018 г.

После доработки 30.07.2018 г.

Принята к публикации 07.08.2018 г.

Виды дрозофил группы *virilis* – одна из хорошо изученных моделей видообразования и микроэволюции. Мы провели сравнительный анализ изменчивости маркерных генов двух нерекombинирующих областей генома: BOLD-фрагмента митохондриального гена *cox1* и фрагмента гена *dynein* с целью выявления событий межвидовой гибридизации у 11 видов дрозофил. Мы выявили события переноса митохондриальной ДНК из *Drosophila montana* в *Drosophila lacicola* и перенос Y-хромосомы из *Drosophila ezoana* в *Drosophila montana*. Обсуждается вероятная связь современного процесса видообразования у *Drosophila montana* с геномной нестабильностью и межвидовой гибридизацией в природе.

Ключевые слова: митохондриальная интрогрессия, мтДНК, межвидовая гибридизация, природные популяции.

DOI: 10.1134/S0016675819050035

Группа *virilis* относится к подроду *Drosophila* и имеет монофилетическое происхождение [1]. Предварительная оценка времени дивергенции предковых форм *D. virilis* и *D. melanogaster* из подрода *Sophophora*, сделанная на основе анализа выборки ядерных генов, оказалась равна 62.9 млн лет [2]. Уточненный анализ, включающий данные секвенирования полных геномов 12 видов дрозофилы, позволил сдвинуть оценку времени дивергенции подродов *Drosophila* и *Sophophora* к позднему эоцену – 40 млн лет назад [3]. Анализ митохондриальной изменчивости в роде *Drosophila* подтверждает эти оценки [4]. Общий предок группы *virilis* существовал от 7.5 до 8.9 млн лет назад. Принятая в настоящее время система группы *virilis* основана на мультилокусном анализе изменчивости шести ядерных генов (*Adh*, *fused*, *Gpgh*, *NonA*, *CG9631* и *CG7219*) и двух митохондриальных, *12S* и *16S*, рРНК генов [5]. В группе выделяют несколько филад. Филада *virilis* включает синантропный тропический вид *D. virilis*, *D. lummei*, обитающий в умеренной зоне Европы, и два близкородственных вида из умеренной и субтропической зон Северной Америки: *D. americana americana*, *D. americana texana*, *D. novamexicana*. Филада *montana* включает циркумбореальный вид

D. montana и три вида дрозофил из умеренной зоны Северной Америки: *D. lacicola*, *D. borealis*, *D. flavomontana*. В умеренной зоне Европы обитает *D. littoralis*, которую замещает в Сибири *D. ezoana*, а на Дальнем Востоке *D. ezoana* замещает *D. kanekoi*. Ареалы видов широко перекрываются, что создает условия для межвидовой гибридизации [6].

В данной работе проанализирована согласованность филогений группы *virilis*, построенных на основе анализа изменчивости BOLD-фрагмента гена *cox1* и фрагмента гена *kl-2 1-beta dynein heavy chain*, локализованного на Y-хромосоме. Благодаря отсутствию рекомбинации единичные события межвидовой гибридизации оставляют след в генофонде вида и могут быть обнаружены при анализе индивидуальной изменчивости. Ген динеина был приобретен Y-хромосомой предка рода *Drosophila* перед разделением его на подроды *Drosophila* и *Sophophora*, произошедшего между 260 и 63 млн лет назад [7]. У всех секвенированных видов *Drosophila* ген *kl-2* остался связанным с Y-хромосомой, за исключением *D. pseudoobscura* [7]. В случае *D. pseudoobscura* предковая Y-хромосома стала частью аутосомы [8]. Сравнительное исследование выборки линий дрозофил по обоим

маркерам позволяет выявить события межвидовой гибридизации в филогенетической истории вида и оценить значение этого фактора эволюции в группе дрозофил *virilis*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Линии дрозофил группы virilis. Линии мух *D. virilis*, использованные в работе, получены из Генетической коллекции линий насекомых и клеточных культур насекомых ИОГен РАН (<http://vigg.ru/index.php?id=337>) и Коллекции генетических линий дрозофил ИБР РАН им. Н.К. Кольцова (<http://id-bras.comcor.ru/collection/Drosophila.pdf>). Линии мух, использованные в работе, являются изосамочными. Исключением являются синтетические лабораторные линии *D. virilis* L160 и *D. americana texana* 422. Список линий дрозофил группы *virilis*, использованных в работе, и данные регистрации нуклеотидных последовательностей маркерных генов приведены в табл. 1.

Выделение ДНК и условия ПЦР. ДНК из индивидуальных самцов имаго дрозофил выделяли методом фенол-хлороформной экстракции по стандартной методике [9]. Выделенная тотальная ДНК была растворена в 50 мкл деионизованной воды. Концентрация ДНК определялась спектрофотометрическим методом с использованием Implen NanoPhotometer NP80. После тестирования чистоты препарата по соотношению поглощения ультрафиолета при 260/280 нм концентрация ДНК в препаратах выравнивали до 10 нг/мкл.

Реакцию амплификации проводили в конечном объеме 25 мкл с использованием наборов для амплификации EncycloPlus PCR kit (Евроген, Россия) в соответствии с инструкцией фирмы-производителя.

BOLD-фрагмент митохондриального гена *cox1* получали с помощью стандартных фолмеровских праймеров: LCO1490 (5'-GGTCAA-CAAATCATAAAGATATTGG-3') и HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3') [10]. Условия ПЦР: первичная денатурация — 5 мин при 94°C; 5 циклов: денатурация при 94°C — 20 с, отжиг при 45°C — 20 с, синтез при 72°C — 40 с; затем еще 35 циклов: денатурация при 94°C — 20 с, отжиг при 55°C — 20 с, синтез при 72°C — 40 с и завершающий синтез при 72°C — 7 мин.

Для амплификации последовательностей гена динеина были использованы следующие праймеры: прямой праймер Dv-dy-f 5'-GCTGCAGGCG-GTAATAGAAG-3' и обратный праймер Dv-dy-r 5'-TTGCATTTGCGGATCAATAA-3'. Длина амплифицированного фрагмента составляет 429 пн.

Условия ПЦР: первичная денатурация — 5 мин при 94°C; 38 циклов с использованием Encyclo-полимеразы: денатурация при 94°C — 30 с, отжиг

при 58°C — 30 с, синтез при 72°C — 60 с; завершающий синтез при 72°C — 10 мин.

Элюция продуктов амплификации. Фрагменты, полученные в результате амплификации, очищали в 1.5%-ном агарозном геле. Элюция фрагментов из геля проводилась с использованием набора для элюции ZymoClean™ Gel DNA Recovery Kit (Zymo Research, USA) в соответствии с инструкцией фирмы-производителя.

Секвенирование. Нуклеотидную последовательность ПЦР-фрагментов определяли с прямого и обратного праймеров на приборе ABI PRISM 3500 с использованием реагентов BigDye® Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США) согласно рекомендациям фирмы-производителя.

Биоинформационный анализ. Анализ хроматограмм проводили с помощью программы ChromasPro 13.3 (Technelysium, Australia). Выравнивание последовательностей, полученных в результате секвенирования, с последовательностями, размещенными в базах данных, было выполнено с использованием ресурсов NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) и программы MEGA 7.0. [11]. Для построения медианной сети гаплотипов использовалась программа POPART [12] с использованием алгоритма TCS [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для выявления событий межвидовой гибридизации в группе дрозофил *virilis* мы сравнили две реконструкции филогенетической истории с использованием выборки изосамочных линий 11 видов дрозофил по маркерным генам Y-хромосомы и митохондриальной ДНК. На рис. 1 представлен полученный результат. Изменчивость BOLD-фрагмента митохондриального гена *cox1* в 2 раза больше, чем изменчивость гена динеина. По митохондриальной ДНК наблюдается внутривидовая изменчивость, тогда как для большинства видов группы найден только один гаплотип динеина. Кластеризация линий по обоим маркерам совпадает для всех линий дрозофил, кроме двух. Эти две линии представляют особый интерес. Митохондриальный гаплотип линии *D. montana* KR1309, отловленной на Камчатке, как и ожидалось, кластеризуется с митохондриальными гаплотипами других линий *D. montana* и *D. lacicola*. Наибольшее сходство наблюдается с митохондриальным гаплотипом линии *D. montana* 20_OL8 из Финляндии, но гаплотип по динеину линии KR1309 отличается от гаплотипов других линий *D. montana* и кластеризуется с четырьмя линиями *D. ezoana*. Эти данные указывают на гибридное происхождение линии *D. montana* KR1309, происходящей от скрещивания самки *D. montana* с самцом *D. ezoana*. *D. ezoana* имеет два гаплотипа по гену

Таблица 1. Линии дрозофил группы *virilis* и нуклеотидные последовательности маркерных генов

Вид дрозофилы	Шифр линии	Место и год сбора линии	GenBank ID: <i>kl-2 1-beta</i> <i>dynein heavy chain</i>	GenBank ID: <i>cox I</i>
<i>D. virilis</i> (Sturtevant, 1916)	Vi-B9	Батуми, Грузия, 1965 г.	KF600716	MH423344
	Vi-1	Ереван, Армения, 1969 г.	MH423363	JN019869
	Vi-L160	Синтетическая лабораторная линия, 1975 г.	MH423366	MH423345
	Vi-101	Япония, 1966 г.	MH423364	MH423342
	Vi-119	Китай, 1993 г.	MH423365	MH423343
<i>D. lummei</i> (Hackman, 1972)	Lu-200	Москва, Россия, 1969 г.	KF600723	JN019868
	Lu-1109	Каресйоки, Финляндия, 1972 г.	MH423357	MH423336
<i>D. novamexicana</i> (Patterson, 1941)	No-424	Нью-Мексико, США, 1947 г.	KF600725	JN019867
	No-402	Аризона, США, 1953 г.	MH423361	MH423340
<i>D. americana americana</i> (Spencer, 1938)	Am-405	Южная Каролина, США, 1961 г.	KF600714	JN019919
	Am-403	Южная Каролина, США, 1961 г.	MH423346	MH423326
<i>D. americana texana</i> (Patterson, 1940)	Tx-423	Новый Орлеан, США, 1947 г.	KF600726	JN019928
	Tx-422	Синтетическая лабораторная линия	MH423362	MH423341
<i>D. kanekoi</i> (Watabe, Higuchi, 1979)	Ka-1061.00	Саппоро, Япония, 1980 г.	MH423351	JN019866
<i>D. ezoana</i> (Takada, Okada, 1958)	Ez-572	Кедровая Падь, Россия, 1987 г.	KF600717	MH423329
	Ez-0971.00	Хоккайдо, Япония, 1958 г.	MH423348	JN019864
	Ez-67 OJ8	Оуланка, Финляндия, 2008 г.	MH423350	MH423330
	Ez-170 OJ8	Оуланка, Финляндия, 2008 г.	MH423349	MH423328
<i>D. littoralis</i> (Meigen, 1830) Северная	Lt-06-17a	Рыбинский, Россия, 2006 г.	KF600721	JN019874
	Lt-Zv13	Завидово, Россия, 2013 г.	MH423356	MH423335
	Lt-202 OJ8	Оуланка, Финляндия, 2008 г.	MH423354	MH423333
<i>D. littoralis</i> (Meigen, 1830) Южная	Lt-Ab10-58	Пицунда, Абхазия, 2010 г.	MH423355	MH423334
<i>D. borealis</i> (Patterson, 1952)	Bo-0961.00	Миннесота, США, 1950 г.	KF600715	JN019865
	Bo-520	Миннесота, США, 1950 г.	MH423347	MH423327
<i>D. laticola</i> (Patterson, 1944)	La-0991.00	Нью-Йорк, США, 1973 г.	MH423352	JN019871
	La-0991.13	Манитоба, Канада, 1949 г.	KF600720	MH423331
	La-0991.17	Юта, США, 1985 г.	MH423353	MH423332
<i>D. montana montana</i> (Stone, Griffen, Patter- son, 1941)	Mo-1021.13	Кавасаки, Япония, 1965 г.	KF600724	MH423337
	Mo-1021.19	Орегон, США, 1949 г.	MH423358	JN019870
<i>D. montana ovivororum</i> (Lakovaara, Hackman, 1973)	Mo-20_OL8	Оуланка, Финляндия, 2008 г.	MH423359	MH423338
	Mo-KR1309	Камчатка, Россия, 2013 г.	MH423360	MH423339

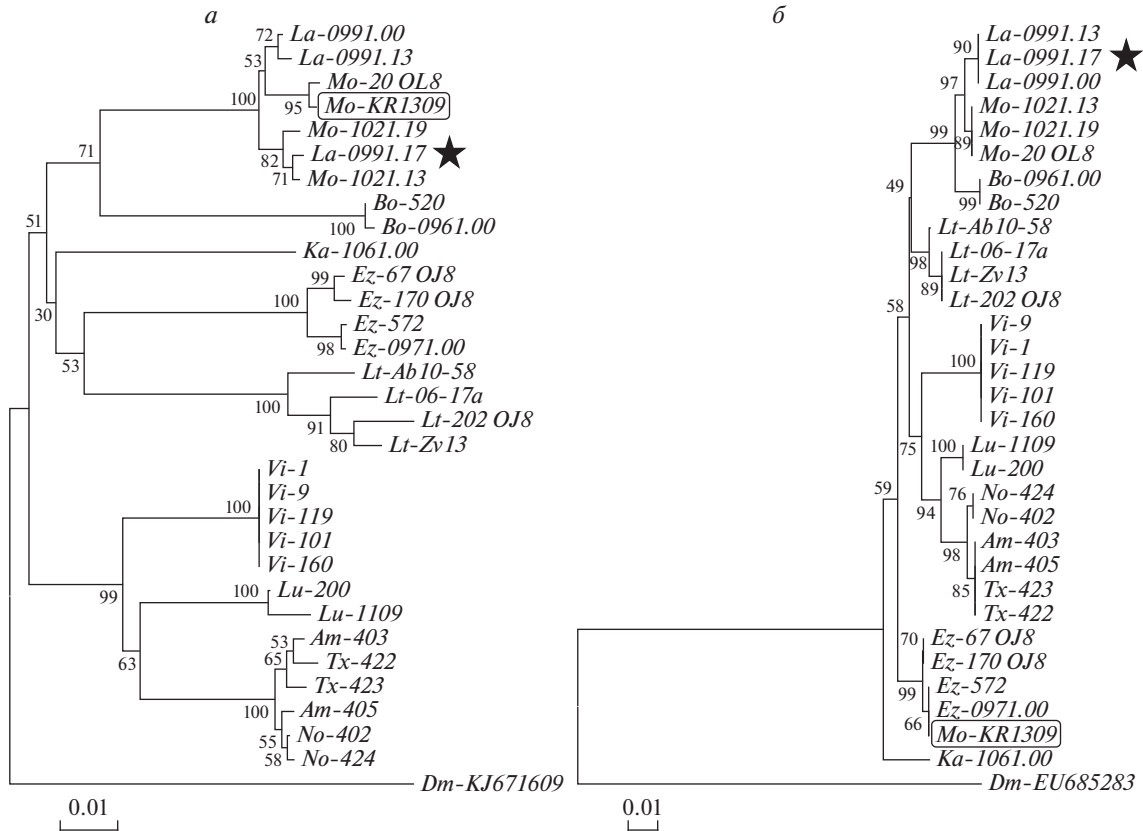


Рис. 1. Сравнение кластеризации видов дрозофил группы *virilis* по данным изменчивости митохондриального *cox1* гена и маркерного гена Y-хромосомы *kl-2 1-beta dynein heavy chain*. *a* – кладограмма группы *virilis* по данным изменчивости BOLD-фрагмента митохондриального гена *cox1* длиной 658 пн. Кладограмма Neighbor-Joining, модель нуклеотидных замещений (*p*-distance) с bootstrap-поддержкой – 1000 реприк построена в программе MEGA 7. Величина bootstrap-поддержки кластеризации таксонов в процентах приведена рядом с узлами кладограммы. Кладограмма построена в масштабе числа нуклеотидных замен на сайт. В качестве внешней группы взята *D. melanogaster* GenBank ID: EU685283. Буквы в начале названий линий обозначают вид дрозофилы (*Am* – *D. americana americana*, *No* – *D. novae-mexicana*, *Tx* – *D. americana texana*, *Mo* – *D. montana*, *La* – *D. lacicola*, *Ez* – *D. ezoana*, *Bo* – *D. borealis*, *Lt* – *D. littoralis*, *Ka* – *D. kanekoi*, *Lu* – *D. lummei*, *Vi* – *D. virilis*), цифры – шифр линии. Характеристика линий дрозофил и GenBank ID нуклеотидных последовательностей приведены в табл. 1. Линии мух, имеющие гибридное происхождение, отмечены на филограммах рамкой и звездочкой; *b* – кладограмма группы *virilis* по данным изменчивости фрагмента гена *kl-2 1-beta dynein heavy chain* длиной 429 пн. Обозначение названий линий дрозофил и их характеристика – как в позиции *a*.

динеина. Один найден в линиях, отловленных на территории Финляндии, другой – в линиях из Сибири и Японии. Совпадение гаплотипов динеина линий *D. montana* KR1309 и *D. ezoana* 0971.00 из Японии, географически близко расположенной к Камчатке, дополнительно подтверждает возможность межвидовой гибридизации самок *D. montana* с самцами *D. ezoana* в природе. Второй линией, имеющей гибридное происхождение, является *D. lacicola* 0991.17 из Северной Америки. На рис. 1 эта линия выделена звездочкой. Сравнение двух филогений, представленных на рис. 1, *a*, *b*, позволяет сделать вывод о происхождении этой линии от скрещивания самки *D. montana* с самцом *D. lacicola*. Вид *D. montana* разделяется на два подвида: *D. montana montana*, обитающий в Северной Америке, и *D. montana ovivororum*, распространенный в Северной Евразии. Эти два подвида на-

дежно различаются по нуклеотидной последовательности BOLD-фрагмента. Как и ожидалось, митохондриальная интрогрессия у *D. lacicola* происходит от симпатрически обитающей *D. montana montana*.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данном исследовании были получены новые результаты по изменчивости BOLD-фрагмента митохондриального гена *cox1* и маркерного гена Y-хромосомы *kl-2 1-beta dynein heavy chain* у дрозофил группы *virilis*. Современная филогения группы *virilis*, полученная на основе данных мультилокусного анализа, не позволяет однозначно определить положение *D. kanekoi* [5]. Консенсусная модель дерева для анализа мультилокусных данных показывает, что *D. kanekoi* и *D. ezoana* об-

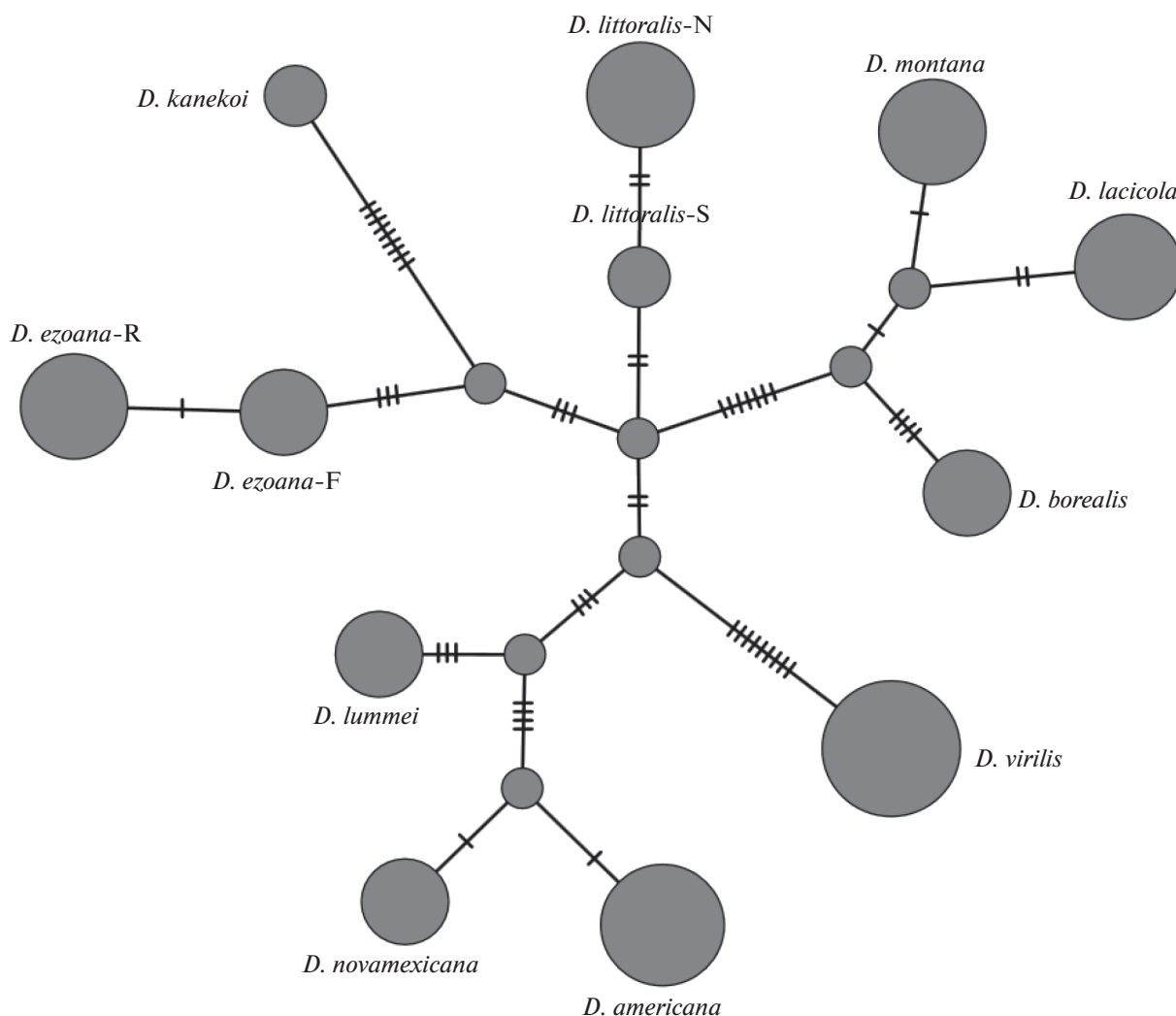


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов Y-хромосомы дрозофил группы *virilis*. Медианная сеть построена на основании нуклеотидного полиморфизма фрагмента гена *kl-2 1-beta dynein heavy chain* длиной 429 пн. Штрихи обозначают минимальное число нуклеотидных замен, являющееся необходимым для трансформации одного гаплотипа в другой. Размер кружков пропорционален числу синонимичных гаплотипов. В том случае, если вид дрозофил имеет более одного гаплотипа, после видового имени добавлена буква, указывающая на географическую локальность, где этот гаплотип был найден. F – Финляндия; R – Сибирь и Дальний Восток; S – Закавказье, N – Европейская равнина (см. табл. 1).

разуют один кластер, а *D. littoralis* имеет более древнее происхождение. Применение другой модели для анализа мультилокусных данных с помощью алгоритма (BEST) определяет, что *D. kanekoi* – это первый вид, отделившийся от общего предка. В нашем исследовании были получены новые данные по изменчивости двух маркерных генов нереккомбиногенных областей генома 11 видов группы *virilis*. Данные по изменчивости гена динеина, который у дрозофил служит маркером Y-хромосомы, получены нами для дрозофил группы *virilis* впервые. На основе этих результатов мы провели уточнение неясных вопросов филогении группы. Филогенетический анализ изменчивости динеина указывает на монофилию Y-хромосомы в группе. На рис. 2 представлена медианная

сеть взаимопревращений гаплотипов динеина, построенная с помощью алгоритма TCS. Выявлены четыре кластера, происходящих от общего предка, соответствующие филадам группы *virilis*. В филаде *D. virilis* корневым видом является *D. virilis*. От нее происходят адаптированные к более холодному климату *D. lummei* в Европе и североамериканские виды *D. americana americana*, *D. novamexicana*. В филаде *D. montana* также первым оформляется более теплолюбивый вид *D. borealis*, а затем более холодоустойчивые *D. montana* и *D. lacicola*. Филада *D. littoralis* представлена двумя подвидами. Первым оформляется южный подвида *D. littoralis*, от него происходит северный подвида. Эти данные поддерживают сделанное ранее предположение о том, что южная популяция *D. littoralis*

lis представляет собой отдельный вид — *D. imeretensis* [14]. Четвертый кластер включает два вида, распространенных в Азии: *D. kanekoi* и *D. ezoana*. Сравнение филогений, полученных с помощью алгоритмов TCS и NJ (рис. 1 и 2), показывает неустойчивое положение *D. kanekoi*. Согласно реконструкции филогенетической истории Y-хромосомы, *D. kanekoi* является наиболее древним видом группы, тогда как филогения, построенная на данных митохондриальной изменчивости, показывает, что первым событием видообразования в группе было оформление филлады *D. virilis*.

Сравнительный анализ 31 линии дрозофил, относящихся к 11 видам, позволил нам выявить одно событие митохондриальной интрогрессии, возникшее при межвидовой гибридизации самок *D. montana* с самцами *D. lacicola* в Северной Америке, и одно событие замены Y-хромосомы при межвидовой гибридизации самок *D. montana* с самцами *D. ezoana* на Камчатке. В обоих случаях межвидовая гибридизация произошла с участием *D. montana*, что вероятно не случайно. Межвидовую гибридизацию можно рассматривать как одно из проявлений геномной нестабильности у видов, находящихся в процессе видообразования. Межвидовая гибридизация не только признак, но и причина геномной нестабильности. Существование периода геномной нестабильности в период видообразования предсказывается теорией видообразования путем прерывистого равновесия [15]. Перемещения мобильных элементов в геноме — еще один признак геномной нестабильности и процесса видообразования [16]. В случае *D. montana oviwororum* выполняются оба условия, необходимые для процесса видообразования. Ранее мы получили данные о недавних перемещениях ретротранспозона *Tv1* в геноме евроазиатского подвида *D. montana* [17]. Эти данные позволяют предполагать наличие геномной нестабильности у *D. montana oviwororum* и идущем у этого вида процессе видообразования.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта (АААА-А16-116111610180-3) “Изучение изменчивости автономных генетических элементов насекомых и разработка маркеров нестабильности генома” (Договор: 0112-2016-0001) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразии природных систем”, раздел “Генофонды живой природы и их сохранение”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *van der Linde K., Houle D.* A supertree analysis and literature review of the genus *Drosophila* and closely related genera (Diptera, Drosophilidae) // *Insect System. Evol.* 2008. V. 39. P. 241–267. doi 10.1163/187631208788784237
2. *Tamura K., Subramanian S., Kumar S.* Temporal patterns of fruit fly (*Drosophila*) evolution revealed by mutation clocks // *Mol. Biol. Evol.* 2004. V. 21. P. 36–44. doi 10.1093/molbev/msg236
3. *Bhutkar A., Russo S.M., Smith T.F., Gelbart W.M.* Genome-scale analysis of positionally relocated genes // *Genome Res.* 2007. V. 17. P. 1880–1887. doi 10.1101/gr.7062307
4. *Wang B.C., Park J., Watabe H.A. et al.* Molecular phylogeny of the *Drosophila virilis* section (Diptera: Drosophilidae) based on mitochondrial and nuclear sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2006. V. 40. P. 484–500. doi 10.1016/j.ympev.2006.03.026
5. *Morales-Hojas R., Reis M., Vieira C.P., Vieira J.* Resolving the phylogenetic relationships and evolutionary history of the *Drosophila virilis* group using multilocus data // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2011. V. 60. P. 249–258. doi 10.1016/j.ympev.2011.04.022
6. *Caletka B., McAllister B.* A genealogical view of chromosomal evolution and species delimitation in the *Drosophila virilis* species subgroup // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2004. V. 33. P. 664–670. doi 10.1016/j.ympev.2004.08.007
7. *Koerich L.B., Wang X., Clark A.G., Carvalho A.B.* Low conservation of gene content in the *Drosophila* Y chromosome // *Nature.* 2008. V. 456. P. 949–951. doi 10.1038/nature07463
8. *Carvalho A.B., Clark A.G.* Y Chromosome of *D. pseudoobscura* is not homologous to the ancestral *Drosophila* Y // *Science.* 2005. V. 307. P. 108–110. doi 10.1126/science.1101675
9. *Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж.* Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 479 с.
10. *Folmer O., Black M., Hoeh W. et al.* DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 1994. V. 3. P. 294–299.
11. *Kumar S., Stecher G., Tamura K.* MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets // *Mol. Biol. Evol.* 2016. V. 33. P. 1870–1874. doi 10.1093/molbev/msw054
12. *Leigh J.W., Bryant D.* POPART: full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* 2015. V. 6. P. 1110–1116. doi 10.1111/2041-210X.12410
13. *Clement M., Posada D., Crandall K.A.* TCS: A computer program to estimate gene genealogies // *Mol. Ecol.* 2000. V. 9. P. 1657–1659. doi 10.1046/j.1365-294x.2000.01020.x
14. *Соколов Н.Н.* Новый вид дрозофил — *Drosophila imeretensis* // Докл. Акад. наук СССР. 1948. Т. 59. № 5. С. 1007–1008.
15. *Eldredge N., Gould S.J.* Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in Paleobiology* / Ed. Schopf T.J.M. San Francisco: Freeman Co, 1972. P. 82–115.
16. *Sverdlov E.D.* Retroviruses and primate evolution // *BioEssays.* 2000. V. 22. P. 161–171. doi 10.1002/(SICI)1521-1878(200002)22:2<161::AID-BIES7>3.0.CO;2-X
17. *Андрианов Б.В., Романов Д.А.* Транспозиции сайт-специфичного ретротранспозона *Tv1* маркируют события видообразования у дрозофил из группы *virilis* // Актуальные проблемы биологической и химической экологии. М.: Изд-во МГОУ, 2016. С. 89–93.

Comparative Analysis of the Variation of the BOLD Fragment of the Mitochondrial Gene *cox1* and the Y Chromosome Gene *kl-2 1-beta dynein heavy chain* in *Drosophila virilis* Species Group (Diptera: Drosophilidae)

B. V. Andrianov^{a,*}, D. A. Romanov^a, S. Yu. Sorokina^b, and T. V. Gorelova^a

^aVavilov Institute of General Genetics Russian Academy of Sciences, Moscow, 119333 Russia

^bKol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117334 Russia

*e-mail: andrianovb@mail.ru

The species of *Drosophila* of the *virilis* group are one of the well-studied models of speciation and microevolution. We conducted a comparative analysis of the variation of the marker genes of two nonrecombining regions of the genome: the BOLD fragment of the mitochondrial gene *cox1* and the fragment of *dynein* in order to identify events of interspecific hybridization in 11 *Drosophila* species of the *virilis* group. We identified single events of mitochondrial DNA transfer from *Drosophila montana* to *Drosophila lacicola* and Y chromosome transfer from *Drosophila ezoana* to *Drosophila montana*. The probable connection of the modern speciation process in *Drosophila montana* with genomic instability and interspecific hybridization in nature is discussed.

Keywords: mitochondrial introgression, interspecific hybridization, natural populations, mitochondrial DNA.