

**СКОРОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ В БЕЛОК-КОДИРУЮЩИХ УЧАСТКАХ
МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ГЕНОМОВ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ ИЗ ОТРЯДА
ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (ЛАТ. HEMIPTERA)**

С.С. Левыкина, Е.А. Спасюк

Белорусский государственный университет, Минск, s.lewykina@yandex.by

Полужесткокрылые (лат. Hemiptera) – один из наиболее крупных и разнообразных отрядов насекомых. Многие виды полужесткокрылых являются серьезными вредителями сельскохозяйственных культур и садов. Некоторые из них, например, тли, наносят прямой ущерб культурам-хозяевам посредством использования их в качестве кормовых и часто тем самым вызывают гибель растений, в том числе из-за способности этих насекомых передавать широкий спектр вирусных заболеваний растений [1], поэтому изучение вопросов идентификации этих вредителей, а также молекулярной эволюции полужесткокрылых насекомых является актуальной тематикой, направленной, прежде всего, на разработку в дальнейшем экологичного комплекса мер, направленного на борьбу с фитофагами.

Митохондриальный геном насекомых представляют собой небольшие двуцепочечные кольцевые молекулы ДНК. Он состоит из 37 генов, включая 13 генов, кодирующих белок, 22 гена транспортной РНК и 2 гена рибосомальной РНК [2]. Белок-кодирующие гены митохондриальной ДНК часто используются при проведении исследований из области молекулярной эволюции, например ген *cox1* во всем мире активно используется для видовой идентификации животных и растений, а структурная организация геномов и их нуклеотидная вариабельность часто используются в исследованиях из области молекулярной эволюции таксонов. При изучении эволюционных признаков таксона можно выделить, что митохондриальные геномы тлей крайне консервативны, в то время как близкородственные к ним таксоны, например белокрылки, демонстрируют высокую степень вариабельности как в структуре генома, так и в нуклеотидном составе. Именно поэтому весьма интересным представляется изучение эволюционной скорости филогенетически близких таксонов фитофагов, входящих в состав отряда полужесткокрылые насекомые.

Важным параметром молекулярно-эволюционного анализа является оценка соотношения синонимичных (dS) и несинонимичных (dN) нуклеотидных замен. Скорость нуклеотидных замещений в последовательности ДНК – одна из важнейших статистик в молекулярной филогенетике и популяционной генетике, которая позволяет определить наличие или отсутствие действующего отбора на ген [3].

На момент лета 2023 года таксономическая выборка была сформирована из 258 митохондриальных геномов 253 видов насекомых (*Aphis craccivora*, *Nurudea yanoniella*, *Paracolopha morrisoni* представлены в двух экземплярах и *Myzus persicae* представлена в трёх экземплярах) из разных таксонов, депонированных в открытом доступе в генетической базе данных GenBank, а именно, были включены виды из семейства Aphididae (58 геномов), семейства Aleyrodidae (10 геномов) и Cicadellidae (57 геномов), надсемейства Psylloidea (36 геномов) и подотряда Heteroptera (97 геномов), внутри отряда Полужесткокрылые (таблица).

Таблица – Таксономическая выборка митохондриальных геномов некоторых таксонов из отряда полужесткокрылые взятых из генетической базы данных GenBank

Таксон	Вид	Номер в Genbank
Aphididae	<i>Sitobion avenae</i>	NC_024683.1
	<i>Indomegoura indica</i>	NC_045897
	<i>Myzus persicae</i>	NC_029727.1
	<i>Myzus persicae</i>	KU877171
	<i>Diuraphis noxia</i>	NC_022727.1
	<i>Cavariella salicicola</i>	NC_022682.1
	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	NC_011594.1
	<i>Aphis citricidus</i>	NC_043903
	<i>Aphis aurantii</i>	MN397939
	<i>Rhopalosiphum nymphaeae</i>	MN943499
	<i>Hyalopterus pruni</i>	MT898422
	<i>Aphis gossypii</i>	NC_024581.1
	<i>Schizaphis graminum</i>	NC_006158.1
	<i>Aphis craccivora</i> Old	NC_031387.1
	<i>Aphis craccivora</i> New	KX447142.1
	<i>Aphis spiraecola</i>	MN316642
	<i>Aphis glycines</i>	MK111111
	<i>Schlechtendalia peitan</i>	MF043979.1
	<i>Schlechtendalia chinensis</i>	NC_032386.1
	<i>Nurudea yanoniella</i>	MF043983.1
	<i>Nurudea yanoniella</i>	MK435595
	<i>Nurudea shiraii</i>	NC_035301.1
	<i>Nurudea ibofushi</i>	NC_035311.1
	<i>Melaphis rhois</i>	KY624581.1
	<i>Meitanaphis flavogallis</i>	MF043982.1
	<i>Meitanaphis elongallis</i>	MF043989.1
	<i>Kaburagia rhusicola rhusicola</i>	MF043987.1
	<i>Kaburagia rhusicola ovogallis</i>	MF043986.1
	<i>Kaburagia rhusicola ovatirhusicola</i>	MF043985.1
	<i>Kaburagia rhusicola ensigallis</i>	MF043984.1
	<i>Floraphis meitanensis</i>	MF043990.1
	<i>Meitanaphis microgallis</i>	MK948431
	<i>Floraphis choui</i>	MF043980.1
	<i>Baizongia pistaciae</i>	MF043988.1
<i>Paracolopha morrisoni</i>	NC_045103	
<i>Paracolopha morrisoni</i>	MN167467	
<i>Eriosoma lanigerum</i>	KP722582.1	
<i>Cervaphis quercus</i>	NC_024926.1	

	<i>Schoutedenia ralumensis</i>	MT381994
	<i>Mollitrichosiphum tenuicorpus</i>	MW123009
	<i>Eutrichosiphum pasaniae</i>	MT883997
	<i>Greenidea psidii</i>	NC_041198.1
	<i>Greenidea ficicola</i>	MN704283
	<i>Hamamelistes spinosus</i>	MT010853
	<i>Hormaphis betulae</i>	NC_029495.1
	<i>Pseudoregma bambucicola</i>	NC_044640
	<i>Mindarus keteleerifoliae</i>	KP722576.1
	<i>Therioaphis trifolii</i>	MK766411
	<i>Stomaphis sinisalicis</i>	MW006542
	<i>Adelphocoris fasciaticollis</i>	NC_023796.1
	<i>Brevicoryne brassicae</i>	MW267824
	<i>Macrosiphum albifrons</i>	MW659868
	<i>Macrosiphum rosae</i>	MW724716
	<i>Myzus persicae</i>	MN232006
	<i>Aphis fabae mordvilkoii</i>	MG897128
	<i>Aphis craccivora</i>	MT095075
	<i>Therioaphis tenera</i>	MH643885
	<i>Appendiseta robiniae</i>	MH643884
Aleyrodidae	<i>Aleurocanthus camelliae</i>	KU761949
	<i>Aleurocanthus spiniferus</i>	NC_029155
	<i>Aleurochiton aceris</i>	AY572538
	<i>Aleurodicus dispersus</i>	KR063274
	<i>Aleurodicus dugesii</i>	NC_005939
	<i>Bemisia afer</i>	KR819174
	<i>Bemisia tabaci</i>	MK386668
	<i>Neomaskellia andropogonis</i>	NC_006159
	<i>Tetraleurodes acaciae</i>	NC_006292
	<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	NC_006280
Cicadellidae	<i>Abrus expansivus</i>	MK033020
	<i>Batracomorphus lateprocessus</i>	MG813489
	<i>Bolanusoides shaanxiensis</i>	MN661136
	<i>Bothrogonia ferruginea</i>	KU167550
	<i>Bothrogonia qiongana</i>	MT500855
	<i>Bothrogonia tongmaiana</i>	MT500857
	<i>Bothrogonia yunana</i>	MT500858
	<i>Cicadella viridis</i>	MK335936
	<i>Cofana yasumatsui</i>	MN793964
	<i>Drabescoides nuchalis</i>	KR349344
	<i>Durgades nigropicta</i>	KY123686
	<i>Empoasca flavescens</i>	MK211224
	<i>Empoasca onukii</i>	MG190360
	<i>Empoasca vitis</i>	KJ815009
	<i>Empoascanara dwalata</i>	MT350235
	<i>Empoascanara sipra</i>	MN604278
	<i>Eupteryx minuscula</i>	MN910279
<i>Evacanthus acuminatus</i>	MK948205	

	<i>Evacanthus heimianus</i>	MG813486
	<i>Ghauriana sinensis</i>	MN699874
	<i>Homalodisca coagulata</i>	AY875213
	<i>Iassus dorsalis</i>	MN577634
	<i>Idiocerus herrichii</i>	MN935487
	<i>Idiocerus laurifoliae</i>	MH433622
	<i>Idiocerus salicis</i>	MG813490
	<i>Idioscopus clypealis</i>	MF784430
	<i>Idioscopus nitidulus</i>	KR024406
	<i>Japanagallia spinosa</i>	KY123687
	<i>Japananus hyalinus</i>	KY129954
	<i>Krisna concava</i>	MN577635
	<i>Krisna rufimarginata</i>	MN577636
	<i>Ledra auditura</i>	MK387845
	<i>Limassolla lingchuanensis</i>	MN605256
	<i>Macropsis notata</i>	NC_042723
	<i>Macrosteles quadrilineatus</i>	KY645960
	<i>Macrosteles quadrimaculatus</i>	MG727894
	<i>Maiestas dorsalis</i>	KX786285
	<i>Mileewa albovittata</i>	MK138358
	<i>Mileewa margheritae</i>	MT483998
	<i>Mileewa ponta</i>	MT497465
	<i>Mitjaevia protuberanta</i>	MN627216
	<i>Nephotettix cincticeps</i>	KP749836
	<i>Olidiana ritcheriina</i>	MK738125
	<i>Oncopsis nigrofasciata</i>	MG813492
	<i>Paraahimia luodianensis</i>	MN901449
	<i>Paralaevicephalus gracilipenis</i>	MK450366
	<i>Paramacrosteles nigromaculatus</i>	MK234840
	<i>Parathailocyba orla</i>	MN894531
	<i>Populicerus populi</i>	MH492318
	<i>Rhytidodus viridiflavus</i>	MN935488
	<i>Scaphoideus maai</i>	KY817243
	<i>Scaphoideus nigrivalveus</i>	KY817244
	<i>Scaphoideus varius</i>	KY817245
	<i>Taharana fasciana</i>	KY886913
	<i>Tituria pyramidata</i>	MN920440
	<i>Trocnadella arisana</i>	KU748516
	<i>Yanocephalus yanonis</i>	KY039113
Psylloidea	<i>Anoeconeossa unicornuta</i>	MG989219
	<i>Blastopsylla occidentalis</i>	MG989221
	<i>Lanthanaphalara mira</i>	MG989228
	<i>Pachyopsylla venusta</i>	AY278317
	<i>Rhinocola aceris</i>	MF176157
	<i>Calophya californica</i>	MF431590
	<i>Calophya schini</i>	MF431591
	<i>Allocarsidara bakeri</i>	MG989218
	<i>Mesohomotoma hibisci</i>	MG989231

	<i>Paracarsidara gigantea</i>	MG989232
	<i>Homotoma ficus</i>	MG989227
	<i>Mycopsylla fici</i>	MG216926
	<i>Mycopsylla gardenensis</i>	MF443235
	<i>Mycopsylla proxima</i>	MG216927
	<i>Diaphorina citri</i>	MF426268
	<i>Diaphorina lycii</i>	MF426267
	<i>Diclidophlebia paucipunctata</i>	MG989223
	<i>Euphyllura phillyreae</i>	MG989224
	<i>Livia junci</i>	MG989230
	<i>Acizzia uncatoides</i>	MG989217
	<i>Freysuila caesalpiniae</i>	MG989225
	<i>Russelliana solanicola</i>	MG989236
	<i>Heteropsylla cubana</i>	MG989226
	<i>Cacopsylla coccinea</i>	KP245955
	<i>Arytainilla spartiophila</i>	MG989220
	<i>Cacopsylla pyri</i>	MG989222
	<i>Psylla alni</i>	MG989235
	<i>Aacanthocnema dobsoni</i>	MG989216
	<i>Bactericera cockerelli</i>	KU501214
	<i>Leptynoptera sulfurea</i>	MG989229
	<i>Paratrioza sinica</i>	KJ650081
	<i>Pariaconus pele</i>	MG989233
	<i>Trioza anthrisci</i>	MG989237
	<i>Trioza erytraeae</i>	MG989238
	<i>Trioza remota</i>	MG989239
	<i>Trioza urticae</i>	MG989240
Heteroptera	<i>Acanthosoma labiduroides</i>	JQ743670
	<i>Adelphocoris fasciaticollis</i>	KJ001714
	<i>Euscopus rufipes</i>	KX345786
	<i>Eusthenes cupreus</i>	JQ910983
	<i>Eysarcoris aeneus</i>	MK841489
	<i>Eysarcoris guttigerus</i>	MN831205
	<i>Geocoris pallidipennis</i>	EU427336
	<i>Gonopsis affinis</i>	MG182695
	<i>Graphosoma rubrolineatum</i>	KX267740
	<i>Halyomorpha halys</i>	FJ685650
	<i>Hoplistodera incisa</i>	MF620037
	<i>Hydaropsis longirostris</i>	EU427337
	<i>Kleidocerys resedae</i>	KJ584365
	<i>Leptoglossus membranaceus</i>	MF497724
	<i>Lycorma delicatula</i>	FJ456942
	<i>Lygus hesperus</i>	KF679984
	<i>Lygus lineolaris</i>	EU401991
	<i>Lygus pratensis</i>	MF188255
	<i>Macroscytus gibbulus</i>	EU427338
	<i>Malcus inconspicuus</i>	EU427339
<i>Megymenum gracilicorne</i>	MF497727	

<i>Melamphaus faber</i>	KX345785
<i>Melamphaus rubrocinctus</i>	KX345784
<i>Menida violacea</i>	MF497728
<i>Metasalis populi</i>	MF351857
<i>Metatropis longirostris</i>	KX505854
<i>Micronecta sahlbergii</i>	MH382835
<i>Mictis tenebrosa</i>	MF497729
<i>Molipteryx lunata</i>	MF497721
<i>Neolethaeus assamensis</i>	KX505856
<i>Neoplerochila paliatseasi</i>	MN794065
<i>Nesidiocoris tenuis</i>	JQ806057
<i>Nezara viridula</i>	EF208087
<i>Notopteryx soror</i>	KX505857
<i>Panaorus albomaculatus</i>	KX216853
<i>Perissonemia borneensis</i>	KU896785
<i>Phatnoma laciniatum</i>	KU896786
<i>Physopelta cincticollis</i>	KX345783
<i>Physopelta gutta</i>	EU427343
<i>Physopelta slanbuschii</i>	KX345781
<i>Placosternum urus</i>	MF497730
<i>Plautia fimbriata</i>	MF497731
<i>Pseudacysta perseae</i>	KM278221
<i>Pseudomictis brevicornis</i>	MF497732
<i>Pyrrhopeplus carduelis</i>	KX345780
<i>Pyrrhopeplus posthumus</i>	KX345779
<i>Riptortus pedestris</i>	EU427344
<i>Sastragala edessoides</i>	JQ743676
<i>Scoparipes salvazai</i>	MF614955
<i>Scotinophara lurida</i>	MF497733
<i>Stephanitis chinensis</i>	MF498769
<i>Stictopleurus subviridis</i>	EU826088
<i>Tessaratoma papillosa</i>	KY069965
<i>Tingis cardui</i>	MF351858
<i>Trachypeplus jacobsoni</i>	MF351859
<i>Urochela quadrinotata</i>	JQ743678
<i>Urostylis flavoannulata</i>	KY069970
<i>Yemmalysus parallelus</i>	EU427346

Расчет попарных дистанций для небольшого количества видов обычно не представляет трудности, однако при попытке сравнить большое количество видов из нескольких таксонов такие множественные данные неудобны и трудны для интерпретации. Поэтому для каждого вида были составлены композитные последовательности, состоящие из всех белок-кодирующих генов в программе MEGA 7, в том числе стоп-кодоны для каждого гена были удалены из анализа. Белок-кодирующие гены были объединены поочередно в следующей последовательности: *ATP6-ATP8-COX1-COX2-COX3-CYTB-NAD1-NAD2-NAD3-NAD4-NAD4L-NAD5-NAD6*. Готовые композитные последовательности были выровнены с использованием алгоритма ClustalW в программе MEGA 7 [4]. Для расчета скорости эволюции белок-кодирующих областей митохондриального генома разных таксонов была использована программа JCoDA. В качестве внешней группы использовали для каждого таксона вид *Adelges tsugae* из семейства Adelgidae (хермесы). Был рассчитан попарный dN/dS между композитными последовательностями 253 видов полужесткокрылых насекомых

в сравнении с внешней группой – *Adelges tsugae*. Для вычислений использовался региональный парный расчет с помощью метода скользящего окна.

В результате были рассчитаны средние значения скорости эволюции для каждого таксона отдельно (рисунок).

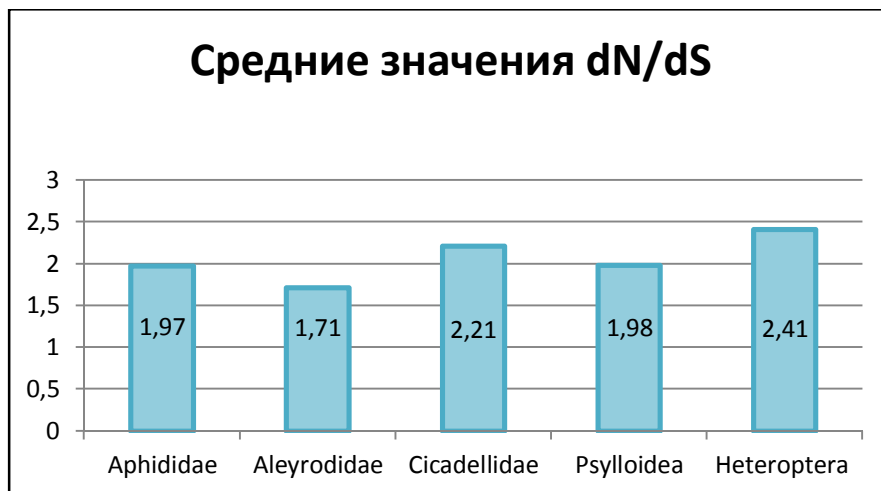


Рисунок – Средние значения dN/dS для некоторых таксонов из отряда Полужесткокрылые (лат. Hemiptera)

Самая высокая скорость эволюции оказалась у представителей семейства Heteroptera (среднее значение для таксона составило 2,41), в то время как самый низкий результат получен для семейства Aleyrodidae (среднее значение для таксона составило 1,71). В свою очередь для семейства Aphididae среднее значение составило 1,97, что свидетельствует о том, что скорость эволюции по сравнению с другими таксонами из отряда полужесткокрылые имеет среднее значение. Исходя из результатов, однозначного вывода, объясняющего консервативный порядок генов у тлей, сделать не представляется возможным и требуются дополнительные анализы, которые позволят более глобально рассмотреть данный вопрос. Однако в целом результаты показали, что значения dN/dS получились значительно больше 1 для всех таксонов, что свидетельствует о наличии положительного отбора во всех рассматриваемых таксонах.

Подготовлено при финансовой поддержке БРФФИ и МИРРУ

Список использованных источников

1. Hemipteran Mitochondrial Genomes: Features, Structures and Implications for Phylogeny / Y. Wang [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2015. – Vol. 16, n. 6. – P. 12382–12404.
2. Wang, Y. Comparative Analysis of Mitochondrial Genomes of Five Aphid Species (Hemiptera: Aphididae) and Phylogenetic Implications / Y. Wang, X. Huang, G. Qiao // PLoS One, 2013. – Vol. 8, n. 10. – P. e77511.
3. How Do Variable Substitution Rates Influence Ka and Ks Calculations? / D. Wang [et al.] // Genomics Proteomics Bioinformatics. – 2009. – Vol. 7, n. 3. – P. 116–117.
4. Kumar, S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets / Sudhir Kumar, Glen Stecher, Koichiro Tamura // Molecular Biology and Evolution. – 2016. – Vol. 33, n. 7. – P. 1870–1874.