

••• ГЕНЕТИКА ••• GENETICS •••

УДК: 575.17

Взаємодія *Wolbachia pipientis* з мобільними елементами геному дрозофіли: короткий огляд можливих випадків і припущень
І.Д.Городнянський*Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна (Харків, Україна)*
horodnianskyi@karazin.ua

Wolbachia pipientis – ендосимбіотична бактерія, широко поширена у популяціях багатьох видів артропод. Одна з її найбільш цікавих особливостей – те, що вона є так званим репродуктивним паразитом – мікроорганізмом, здатним впливати на розмноження організму-господаря. Вольбахія широко поширена всередині популяцій різних видів плодових мушок роду *Drosophila*. За оцінками вчених, на сьогодні інфікованими є близько 80% природних популяцій. Серед ліній *Drosophila melanogaster*, що утримуються у лабораторіях, інфіковані понад 60%, внаслідок чого вчені, які проводять досліди на дрозофіли, мимоволі експериментують і з вольбахією. Незважаючи на хорошу вивченість *Wolbachia pipientis* як репродуктивного паразита, інші аспекти її впливу на організм господаря ще не повністю зрозумілі і становлять значний інтерес. Доведено, що вольбахія може бути симбіонтом організму-господаря, підвищуючи його стійкість до впливу деяких стресуючих факторів, вірусних та бактеріальних інфекцій. Незрозумілими залишаються механізми взаємодії вольбахії з геномом організму-господаря. Основною метою даної роботи був огляд можливої взаємодії вольбахії з мобільними елементами геному дрозофіли та ймовірних її механізмів. Розглядається припущення про взаємозв'язок вольбахії і мобільних елементів геному організму-господаря в якості компонентів єдиної регуляторної системи.

Ключові слова: *Wolbachia pipientis*, *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*, репродуктивний паразитизм, цитоплазматична несумісність, мобільні елементи геному, гібридний дисгенез.

Interaction of *Wolbachia pipientis* with mobile elements of the *Drosophila* genome: a brief overview of possible cases and assumptions
I.D.Gorodnyansky

Wolbachia pipientis is an endosymbiotic bacterium widely distributed within populations of many arthropod species. One of its most interesting features is its being so-called reproductive parasite – a microorganism, which influences reproduction of the host organism. *Wolbachia* is widely distributed within populations of different species of fruit flies of the genus *Drosophila*. According to scientists' estimates, about 80% of natural populations are infected. Among laboratory *Drosophila melanogaster* stocks, more than 60% are infected, so that scientists who conduct experiments with the fruit fly are unwittingly experimenting with *Wolbachia*. Despite the good knowledge of *Wolbachia pipientis* as a reproductive parasite, other aspects of its effect on the host organism are not fully understood yet. It is proved that *Wolbachia* can be a symbiont of the host organism, increasing its resistance to the influence of certain stressors, viral and bacterial infections. The mechanisms of interaction of *Wolbachia* with the genome of the host organism remains unclear. The main purpose of this work is to review the possible interaction of *Wolbachia* with mobile elements of the *Drosophila* genome and its proposed mechanisms. The assumption about interrelation of *Wolbachia* and mobile elements of the genome of the host organism as components of a single regulatory system is considered.

Key words: *Wolbachia pipientis*, *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*, reproductive parasitism, cytoplasmic incompatibility, mobile genetic elements, hybrid dysgenesis.

Взаимодействие *Wolbachia pipientis* с мобильными элементами генома дрозофилы: краткий обзор возможных случаев и предположений
И.Д.Городнянский

Wolbachia pipientis – ендосимбиотическая бактерия, широко распространённая внутри популяций многих видов артропод. Одной из её наиболее интересных особенностей считается то, что она является так называемым репродуктивным паразитом – микроорганизмом, способным влиять на размножение организма-хозяина. Вольбахия широко распространена внутри популяций различных видов плодовых мушек рода *Drosophila*. По оценкам учёных, на сегодня инфицированными являются около 80% природных популяций. Среди содержащихся в лабораториях линий *Drosophila melanogaster*

инфицированы более 60%, вследствие чего учёные, проводящие опыты на дрозофиле, невольно экспериментируют и с вольбахией. Несмотря на хорошую изученность *Wolbachia pipientis* в качестве репродуктивного паразита, другие аспекты её воздействия на организм хозяина еще не полностью ясны и представляют значительный интерес. Доказано, что вольбахия может являться симбионтом организма-хозяина, повышая его устойчивость к воздействию некоторых стрессирующих факторов, вирусным и бактериальным инфекциям. Неясными остаются механизмы взаимодействия вольбахии с геномом организма-хозяина. Основной целью данной работы являлся обзор возможного взаимодействия вольбахии с мобильными элементами генома дрозофилы и предполагаемых его механизмов. Рассматривается предположение о взаимосвязи вольбахии и мобильных элементов генома организма-хозяина в качестве компонентов единой регуляторной системы.

Ключевые слова: *Wolbachia pipientis*, *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*, репродуктивный паразитизм, цитоплазматическая несовместимость, мобильные элементы генома, гибридный дисгенез.

Wolbachia pipientis относится к группе альфа-протеобактерий и наиболее близка риккетсия-подобным бактериям *Cowdria* и *Anaplasma* – патогенам млекопитающих, переносимым членистоногими. Об этой внутриклеточной бактерии впервые сообщили в 1924 г. Хертиг и Вольбах как о новой риккетсии, найденной в яичниках комаров *Culex pipiens*. В 1936 г. Хертиг назвал риккетсию *Wolbachia* в честь своего коллеги Вольбаха. Цитоплазматическая несовместимость была впервые описана в 1951 г. Лавеном у комаров *Culex pipiens*. Лавен, изучая межпопуляционные скрещивания комаров из южной и северной Германии, показал, что при скрещивании самок линии *Ogglehausen* с самцами линии *Hamburg* личинки выходят лишь из 0,17% отложенных самками оплодотворённых яиц. Развившиеся из таких личинок взрослые особи являются самками (вследствие редкого партеногенеза), тогда как при реципрокных скрещиваниях этих же линий вылупляется до 87% личинок, а соотношение полов потомства оказывается близким 1 : 1. Во внутрилинейных скрещиваниях из оплодотворённых яиц вылупляется до 90% личинок, а соотношение полов потомства, как и в предыдущем случае, также оказывается близким 1 : 1 (Werren, 1997).

Для выяснения генетической природы односторонней несовместимости Лавен на протяжении более 50 поколений проводил возвратные скрещивания, результаты которых доказали цитоплазматический, а не хромосомный механизм этого явления. Соответственно, явление односторонней несовместимости было названо «цитоплазматической несовместимостью». В 1971 г. Йенсен и Барр обнаружили, что вольбахия вызывает несовместимость в скрещиваниях между инфицированными самцами и неинфицированными самками *Culex pipiens*. Ими же было предложено современное видовое название микроорганизма – *Wolbachia pipientis*. Интерес к бактерии возрос, когда стало понятно, что её эффекты не ограничены несовместимостью, как единственной модификацией репродукции, и комарами, как единственными хозяевами. Вольбахия была найдена у членистоногих и паразитических нематод (Werren, 1997; Clark et al., 2005).

Вольбахия – грамтрицательная неподвижная бактерия. Клетки вольбахии диморфны: либо очень мелкие (0,25–0,5 мкм), либо крупные (1–1,8 мкм) коккоидные, либо неправильной палочковидной формы (длина 0,5–1,3 мкм). В клетке она находится в цитоплазматических пузырьках и, подобно митохондриям, окружена двойной мембраной, внутренний слой которой представляет собой цитоплазматическую мембрану бактерии с остатками редуцированной клеточной оболочки, а внешний синтезируется клеткой хозяина. Способность синтезировать характерную для большинства свободноживущих грамтрицательных бактерий полноценную трёхслойную клеточную оболочку вольбахия утратила в процессе эволюции, став облигатным внутриклеточным паразитом. Вольбахия в основном присутствует в цитоплазме клеток репродуктивных органов, мальпигиевых сосудов, мышечных, нервных тканей и гемоцитов артропод (Stouthamer et al., 1999). Особенно велика численность бактерий в яичниках и семенниках. В яичниках наиболее инфицированными оказываются питающие клетки, в которых происходит размножение вольбахии. Содержимое питающих клеток используется для развития яиц, в которые бактерия попадает через цитоплазматические мостики (Clark, Karr, 2002). В яйце *Wolbachia pipientis* связана с микротрубочками. Предположительно, механизм цитоплазматической несовместимости, равно как и другие эффекты присутствия вольбахии, могут являться следствием изменений именно в этих структурах клетки (Pressgraves, 2000; Poinot et al., 2003; Werren et al., 2008).

На сьогоднішній день встановлено, що проявлення цитоплазматическої несовместимости является следствием частичного нарушения образования веретена деления в первом митотическом делении оплодотворённой зиготы (Tram, Sullivan, 2002). Отцовский набор хромосом не участвует в образовании метафазной пластинки и впоследствии элиминируется, в дальнейших делениях участвует только материнский набор хромосом. Образовавшийся зародыш оказывается гаплоидным либо анеуплоидным и чаще всего погибает (Werren et al., 2008).

Геном вольбахии невелик по размеру (у штамма *wMel* 1,267,782 пар оснований), что вообще характерно для бактерий – облигатных внутриклеточных паразитов, переложивших значительную часть задач собственного жизнеобеспечения на хозяина. Однако, в нём обнаружено необычайно большое количество мобильных генетических элементов (МГЭ) и повторяющихся последовательностей, что отличает вольбахию от всех остальных внутриклеточных бактерий. Это представляет собой парадокс, потому как в ходе упрощения генома мобильные генетические элементы, предположительно, должны элиминироваться в первую очередь, как вовсе не обязательные для выживания в столь стабильной среде, как цитоплазма клеток хозяина (Wu et al., 2004). Однако в литературе встречаются упоминания о возможном обмене участками генома вольбахии с X-хромосомой хозяина в процессе образования половых клеток (хотя многие авторы утверждают, что не нашли практического подтверждения таким данным). На основании этого можно сделать предположение о возможности периодического инфицирования вольбахии некоторыми мобильными элементами хозяев и, как следствие, совместного их распространения. Значительное количество повторяющихся последовательностей в геноме, в таком случае, может рассматриваться как защитное приспособление для компенсации действия таких занесённых извне МГЭ (Wu et al., 2004). Информация о возможности родства некоторых МГЭ вольбахии с мобильными элементами генома различных видов артропод, являющихся её хозяевами, в литературе на сегодняшний день почти отсутствует – доказанных упоминаний об исследованиях данного вопроса обнаружено не было. Кроме того, некоторые авторы (Wu et al., 2004) считают, что большое количество активных мобильных элементов в геноме вольбахии позволяет поддерживать генетическое разнообразие популяции бактерии и темп эволюции, сравнимый с таковым для организма-хозяина, в стабильной внутриклеточной среде. Предположение о том, что вольбахия могла обмениваться мобильными генетическими элементами с организмом-хозяином и осуществлять таким образом их горизонтальный перенос между различными популяциями внутри вида, уже появлялось в литературе (Марков, Захаров, 2004). Однако авторы, сомневаясь в возможности прямого обмена участками генома между вольбахией и организмом-хозяином, уделили этому вопросу мало внимания. Стоит отметить, что все работы по данной тематике посвящались изучению возможности подобного переноса отдельных конкретных участков генома хозяина. Примером может служить статья С.В.Серги с соавторами (Серга и др., 2010). Данная работа посвящалась исследованию влияния инфицирования *Drosophila melanogaster* вольбахией на частоту кроссинговера на определённом участке X-хромосомы. Исследовался участок хромосомы между генами *white* (*w*: 1–1,5) и *cut* (*ct*: 1–20,0). Результаты не показали статистически значимой связи между инфицированием вольбахией и частотой кроссинговера на данном участке. Однако самими авторами отмечено, что информация о сайт-специфичности встраивания генома вольбахии в геном организма-хозяина на данный момент отсутствует. Возможно, это происходит на каких-то определённых участках генома организма-хозяина. С другой стороны, в статье Natsuko Kondo и др. "Genome fragment of *Wolbachia* endosymbiont transferred to X chromosome of host insect" доказан факт обмена участками генома между вольбахией и хозяином на примере штамма *wBruAus Callosbruchus chinensis* (Kondo et al., 2002). Более того, в этой работе рассматривается генетическое сходство найденного в геноме хозяина участка генома штамма *wBruAus* с участками генома штамма *wMel*, инфицирующего *D. melanogaster*, а также идентичность некоторых мобильных элементов их генома. Дополнительно упоминается сходство одного из мобильных элементов генома исследуемого штамма вольбахии с мобильным генетическим элементом *I* генома *D. melanogaster*, что, однако, пока не может считаться доказательством их родства. Также встраивание участков генома *Wolbachia pipientis*, а в некоторых случаях и практически полноразмерного генома вольбахии, было доказано в более поздней статье "Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes" (Hotopp et al., 2007). Авторы экспериментально показали встраивание участка генома вольбахии штамма *wAna* в генотип *Drosophila ananassae* штамма *Hawaii* и участка генома штамма вольбахии *wBm* в геном *Dirofilaria*

immitis. Вдобавок використовуваний в дослідженні участок генома вольбахії, обнаружений в генотипі *D. ananassae*, містив в собі два ретротранспозони, що показує можливість передачі мобільних генетических елементів вольбахії організму-хазяїну. Також на основі матеріала генетических банків було показано наявність «слідів» генома вольбахії в геномах багатьох інших організмів-хазяїв: *Brugia malayi*, *Culex pipiens*, *Ixodes scapularis*, багатьох видів ос і плодових мушкет (включаючи досліджувану ними *D. ananassae*).

Таким чином, припущення про ролі *Wolbachia pipiens* в внутривидовому і міжвидовому розповсюдженні мобільних елементів генома як носія має під собою визначені основи і потребує в подальшому розгляді і дослідженні. Більше того: варто розглянути можливість більш тісної функціональної взаємодії вольбахії з мобільними елементами генома організму-хазяїна.

Історически і вольбахія, і мобільні генетическі елементи спочатку вважалися паразитами, не несущими ніякої користі для організму-хазяїна. В випадку мобільних елементів генома наука давно відійшла від концепції «еґоїстичної ДНК» (Pimpinelli et al., 1995). Було доведено, що мобільні генетическі елементи є важливим компонентом відповіді організму-хазяїна на вплив стресуючих факторів (наприклад, на тепловий або холодний шок) і інструментом довготривалого пристосування до несприятливим умовам оточуючої середовища (Ратнер, Васильєва, 1993, 2000; Васильєва і др., 2011). Вольбахія на даний момент також перестає вважатися тільки паразитом (Weeks et al., 2002; Borhershtein et al., 2006; Charlat et al., 2006). Крім негативного впливу на хазяїна (проявлення цитоплазматическої несумісності, фемінізація самців, андродид, формування партеногенетических популяцій виду-хазяїна) їй приписують і корисні для хазяїна властивості. Такі, наприклад, як підвищення стійкості хазяїна до вірусних (Hedges, Brownlie, 2008) і бактеріальним інфекціям, підвищення його життєспроможності і плодовитості (Fry et al., 2004). Однак подібні аспекти інфікування вольбахією до сих пор залишаються маловивченими і недостатньо дослідженими, незважаючи на інтерес до даної теми (Weeks et al., 2007). В частині можливих взаємодій вольбахії з мобільними елементами організму-хазяїна абсолютно не вивчені, хоча деякі автори передбачають подібне (Белоусов, Козерецька, 2011). Наприклад, як можливого аспекта взаємодії можна згадати явище гібридного дисгенезу у *Drosophila melanogaster*. Важливою властивістю деяких мобільних генетических елементів є їх здатність індукувати гібридний дисгенез. Гібридним дисгенезом прийнято називати комплекс генетических аномалій, виникаючих внаслідок транспозицій МГЕ в статевих клітинах, таких як хромосомні аберації, нерасходження хромосом, діяльність різних MR-факторів (male recombination factors), до яких відносяться деякі МГЕ (Іванников, 1995), суттєве підвищення частоти деяких мутацій і тому подібне. Крім усього перерахованого, одним з проявів гібридного дисгенезу є повна або частинна редукція гонад дисгенних особин (Юрченко і др., 2011).

Не всі з множини мобільних елементів геному *Drosophila melanogaster* спроможні викликати гібридний дисгенез. На даний момент таке властивість доведено тільки для *P*, *hobo*, *I* і *Stalker* елементів. Найбільш повно вивчені системи дисгенних схрещувань для перших трьох МГЕ. В лінійках з стабільним паттерном якого-небудь з наведених мобільних елементів завжди відзначається близько 5% дисгенних особин, однак суттєве підвищення гібридного дисгенезу проявляється тільки в потомстві визначених схрещувань. Для *P* елемента таким буде схрещування самки цитотипу *M* (maternal, т. є. не маючої в геномі копій *P* елемента) з самцем цитотипу *P* (paternal, несущого в геномі повнорозмірні і функціонально активні копії елемента *P*). При взаємному ж схрещуванні значимого рівня гібридного дисгенезу в потомстві не спостерігається. Дане явище було названо *P-M* системою гібридного дисгенезу (Bingham et al., 1982). *I-R* система гібридного дисгенезу в цілому ідентична *P-M* системі *P* елемента. *H-E* система МГЕ *hobo*, навпаки, характеризується появою значимої частини дисгенних особин в потомстві кожного з взаємних схрещувань особи цитотипу *H* (маючої в геномі функціонально активні копії МГЕ *hobo*) з особою цитотипу *E* (даного мобільного елемента в геномі не маючої). Крім того, гібридний дисгенез може проявлятися і в потомстві від схрещування особин різних ліній *H* цитотипу (Юрченко і др., 2011). Механізм регуляції транспозицій мобільних елементів геному в системі дисгенних схрещувань до сих пор не з'ясовано, і існують декілька припущень про його сутність, ні одне з яких повністю не описує

наблюдаемое явление (Мариловцева, Омелянчук, 2011). Основная сложность заключается в том, что в регуляции системы гибридного дисгенеза участвуют, очевидно, не только внутригеномные факторы. Взаимодействие мобильных элементов генома и *Wolbachia pipientis* вполне может быть одним из «недостающих звеньев» для понимания системы регуляции проявления гибридного дисгенеза (Белоусов, Козерецкая, 2011). К примеру, есть данные о взаимосвязи определённых штаммов вольбахии с цитотипом *Drosophila melanogaster* в P-M системе гибридного дисгенеза.

В статье М.Тюрелли и А.Хоффмана (1999) рассматривается предположение, что одной из функций вызываемой вольбахией цитоплазматической несовместимости может служить распространение в популяции организма-хозяина определённого специфического паттерна мобильных генетических элементов, связанного с данным штаммом вольбахии. Авторы описывают разработанную ими математическую модель распространения мобильного элемента генома в инфицированной вольбахией популяции организма-хозяина с учетом поддержания стабильного внутривидового уровня цитоплазматической несовместимости (Turelli, Hoffman, 1999). Экспериментальным примером служит популяция *Drosophila simulans*, поражённая вольбахией штамма *wRi*. В статье высказывается предположение, что паттерн мобильных генетических элементов *D. simulans*, ассоциированный со штаммом вольбахии *wRi*, может защищать организм-хозяин от проявления цитоплазматической несовместимости. В таком случае вольбахия и ассоциированные с ней мобильные элементы генома *Drosophila simulans* будут распространяться внутри популяции комплексно, как единая система. Также подобная система может служить для распространения и поддержания в популяции и определённого генотипа *D. simulans*, устойчивого к проявлениям цитоплазматической несовместимости, вызываемой данным штаммом вольбахии.

Как описание одного из возможных случаев взаимодействия вольбахии с мобильными элементами генома организма-хозяина можно привести и статью Ф.А.Урусова, Л.Н.Нефедовой и А.И.Ким, посвященную анализу ткане- и стадийспецифичности транскрипции ретротранспозонов *Drosophila melanogaster* группы *gypsy*. В результате исследования выяснили, что один из исследуемых мобильных генетических элементов – *Tirant* – транскрибируется крайне тканеспецифично: исключительно в яичниках взрослых самок дрозофилы (Урусов и др., 2011). Авторы выдвинули предположение о существовании каких-либо особых механизмов регуляции транспозиций данного мобильного генетического элемента. Учитывая тканевую локализацию транспозиций, исследование взаимосвязи мобильных элементов генома организма-хозяина с вольбахией на примере мобильного генетического элемента *Tirant* может оказаться весьма перспективным.

Можно сделать еще несколько предположений о том, в каких случаях вольбахия может взаимодействовать с мобильными элементами генома организма-хозяина как часть единой системы ответа организма на действие каких-либо внешних факторов. Стоит рассмотреть влияние вольбахии на организм хозяина в некоторых из них. Примерами таковых может служить, в первую очередь, влияние на организм теплового шока. В статье “Offsetting effects of *Wolbachia* infection and heat shock on sperm production in *Drosophila simulans*...” было описано отличие плодовитости инфицированных вольбахией самцов *D. simulans* в сравнении с неинфицированными (Snook et al., 2000). Авторы, исследуя влияния теплового шока на инфицированные вольбахией линии дрозофилы, пришли к интересным выводам. При тепловом шоке общая плодовитость инфицированной линии *D. simulans* и выработка самцами спермы значительно повышается вдобавок к снижению уровня цитоплазматической несовместимости, однако жизнеспособность самцов в некоторых случаях значительно снижалась. Кроме того, интенсивность выработки спермы у инфицированных самцов отличалась: в первые пять-десять дней жизни они продуцировали значительно меньше спермы, чем неинфицированные.

Следует отметить, что в литературе встречались также упоминания о возможном преимуществе сперматозоидов инфицированных вольбахией самцов над сперматозоидами самцов из неинфицированных популяций, однако механизм возникновения такого явления остается неясным (Серга, Козерецкая, 2013). В более ранних исследованиях также отмечалось повышение плодовитости в инфицированных вольбахией популяциях *Drosophila simulans* в качестве одного из компонентов ответа организма на воздействие теплового шока. В 1999 г. M.E.Feder с соавторами опубликовали результаты исследования зависимости плодовитости *Drosophila simulans*, инфицированной вольбахией, от температуры обитания личинок. Полученные

данные также свидетельствовали о способности вольбахии значительно повышать плодовитость особей *Drosophila simulans*, снижая при этом их жизнеспособность (Feder et al., 1999).

Выводы

Доказано, что взаимодействие паразита и хозяина в процессе эволюции очень часто переходит в мутуализм или симбиоз. Чем сильнее влияния паразита на организм хозяина, тем быстрее должен проходить подобный эволюционный процесс. И *Wolbachia pipientis*, и мобильные генетические элементы представляют собой наглядный пример подобного перехода от паразитизма к мутуализму и симбиозу, становясь важными компонентами регуляторных систем хозяина. Однако вопрос их взаимодействия при влиянии обоих на организм хозяина на клеточном и геномном уровнях до сих пор остаётся практически неизученным, хотя представляет немалый интерес и потенциал для исследования.

Список литературы

- Белоусов А.О., Козерецкая И.А. Симбиотические бактерии, модифицирующие процессы репродукции у *Drosophila melanogaster* // Мікробіологічний журнал. – 2011. – Т.73, №2. – С. 43–52. /Belousov A.O., Kozeretskaya I.A. Simbioticheskiye bakterii, modifitsiruyushchiye protsessy reproduksii u *Drosophila melanogaster* // Mikrobiologichnyy zhurnal. – 2011. – T.73, no. 2. – S. 43–52./
- Васильева Л.А., Антоненко О.В., Захаров И.К. Роль мобильных генетических элементов в геноме *Drosophila melanogaster* // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011. – Т.15, №2. – С. 225–260. /Vasil'yeva L.A., Antonenko O.V., Zakharov I.K. Rol' mobil'nykh geneticheskikh elementov v genome *Drosophila melanogaster* // Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii. – 2011. – T.15, no. 2. – S. 225–260./
- Иванников А.В. Мутаторы класса MR и динамика аллелофонда природных популяций *Drosophila melanogaster*. Дисс... канд. биол. наук. – Институт генетики и цитологии СО РАН, 1995. – 96с. /Ivannikov A.V. Mutatory klassa MR i dinamika allelofonda prirodnykh populyatsiy *Drosophila melanogaster*. Diss... kand. biol. nauk. – Institut genetiki i tsitologii SO RAN, 1995. – 96s./
- Мариловцева Е.В., Омелянчук Л.В. P-элемент как инструмент анализа генома и протеома *Drosophila melanogaster* // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011. – Т.15, №2. – С. 412–422. /Marilovtseva Ye.V., Omel'yanchuk L.V. P-element kak instrument analiza genoma i proteoma *Drosophila melanogaster* // Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii. – 2011. – T.15, no. 2. – S. 412–422./
- Марков А.В., Захаров-Гезехус И.А. Геном вольбахии и молекулярные механизмы ее воздействия на хозяев. Специальное дополнение №1 к обзору «Бактерия вольбахия – повелитель мух». (<http://macroevolution.narod.ru/wolbachia.htm>, 2004) /Markov A.V., Zakharov-Gezekhus I.A. Genom vol'bakhii i molekulyarnye mekhanizmy yeye vozdeystviya na khozyayev. Spetsial'noye dopolneniye №1 k obzoru «Bakteriya vol'bakhiiya – povelitel' mukh»./
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Индукция транспозиций мобильных генетических элементов стрессовыми воздействиями // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – Т.6, №6. – С. 14–20. /Ratner V.A., Vasil'yeva L.A. Induktsiya transpozitsiy mobil'nykh geneticheskikh elementov stressovymi vozdeystviyami // Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal. – 2000. – T.6, no. 6. – S. 14–20./
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Мобильные генетические элементы (МГЭ) и эволюция геномов // Современные проблемы теории эволюции. – М.: Наука, 1993. – С. 43–59. /Ratner V.A., Vasil'yeva L.A. Mobil'nyye geneticheskiye elementy (MGE) i evolyutsiya genomov // Sovremennyye problemy teorii evolyutsii. – M.: Nauka, 1993. – S. 43–59./
- Серга С.В., Демидов С.В., Козерецкая И.А. Инфицирование *Wolbachia* не влияет на частоту кроссинговера у *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика. – 2010. – №42. – С. 55–60. /Serga S.V., Demidov S.V., Kozeretskaya I.A. Infitsirovaniye *Wolbachia* ne vliyayet na chastotu krossingovera u *Drosophila melanogaster* // Tsitologiya i genetika. – 2010. – No. 42. – S. 55–60./
- Серга С.В., Козерецкая И.А. Загадка распространения *Wolbachia* в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Журнал общей биологии. – 2013. – Т.74, №2. – С. 99–111. /Serga S.V., Kozeretskaya I.A. Zagadka rasprostraneniya *Wolbachia* v prirodnykh populyatsiyakh *Drosophila melanogaster* // Zhurnal obshhey biologii. – 2013. – T.74, no. 2. – S. 99–111./
- Урусов Ф.А., Нefeldова Л.Н., Ким А.И. Анализ ткане- и стадийспецифичности транскрипции ретротранспозонов *Drosophila melanogaster* группы *gypsy* // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011. – Т.15, №2. – С. 283–288. /Urusov F.A., Nefedova L.N., Kim A.I. Analiz tkane- i stadiyespetsifichnosti transkripsii retrotranspozonov *Drosophila melanogaster* gruppy *gypsy* // Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii. – 2011. – T.15, no. 2. – S. 283–288./
- Юрченко Н.Н., Коваленко Л.В., Захаров И.К. Мобильные генетические элементы: нестабильность генов и геномов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011. – Т.15, №2. – С. 261–270.

- /Yurchenko N.N., Kovalenko L.V., Zakharov I.K. Mobil'nyye geneticheskiye elementy: nestabil'nost' genov i genomov // Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. – 2011. – Т.15, no. 2. – S. 261–270./
- Bingham P.M., Kidwell M.G., Rubin G.M. The molecular basis of P-M hybrid dysgenesis: the role of P element, a P-strain-specific transposon family // *Cell*. – 1982. – Vol.29. – P. 995–1004.
- Borhershstein S.R., Marshall M.R., Fry A.J. et al. The tripartite association between bacteriophage, *Wolbachia* and Arthropods // *PLoS Pathogens*. – 2006. – Vol.2, iss.5. – P. 384–393.
- Charlat S., Hirst G.D.D., Mercot H. Evolutionary consequences of *Wolbachia* infections // *TRENDS in Genetics*. – 2006. – Vol.19, no. 4. – P. 217–223.
- Clark M.E., Karr T.L. Distribution of *Wolbachia* within *Drosophila* reproductive tissue: implications for the expression of cytoplasmic incompatibility // *Integrative and Comparative Biology*. – 2002. – Vol.42. – P. 332–339.
- Clark M.E., Anderson C.L., Cande J. Karr T.L. Widespread prevalence of *Wolbachia* in laboratory stocks and implications for *Drosophila* research // *Genetics*. – 2005. – Vol.170. – P. 1667–1775.
- Feder M.E., Karr T.L., Yang W. et al. Interaction of *Drosophila* and its endosymbiont *Wolbachia*: natural heat shock and the overcoming of sexual incompatibility // *American Zoology*. – 1999. – Vol.39. – P. 363–373.
- Fry A.J., Palmer M.R., Rand D.M. Variable fitness effects of *Wolbachia* infection in *Drosophila melanogaster* // *Heredity*. – 2004. – P. 1–11.
- Hedges L.M., Brownlie J.C., O'Neil S.L., Johnson K.N. *Wolbachia* and virus protection in insects // *Science*. – 2008. – Vol.322. – P.702.
- Hotopp J.C.D., Clark M.E., Oliveira D.C.S.G. et al. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes // *Science*. – 2007. – Vol.317. – P. 1753–1756.
- Kondo N., Nikoh N., Ijichi N. et al. Genome fragment of *Wolbachia* endosymbiont transferred to X chromosome of host insect // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. – 2002. – Vol.99, no. 22. – P. 14280–14285.
- Pimpinelli S., Berloco M., Fanti L. et al. Transposable elements are stable structural components of *Drosophila melanogaster* heterochromatin // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. – 1995. – Vol.92. – P. 3804–3808.
- Poinsot D., Charlat S., Mercot H. On the mechanism of *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility: confronting the models with the facts // *BioEssays*. – 2003. – Vol.25. – P. 259–265.
- Pressgraves D.C. A genetic test of the mechanism of *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility in *Drosophila* // *Genetics*. – 2000. – Vol.154. – P. 771–776.
- Snook R.R., Cleland S.Y., Wolfner M.F., Karr T.L. Offsetting effects of *Wolbachia* infection and heat shock on sperm production in *Drosophila simulans*: analyses of fecundity, fertility and accessory gland proteins // *Genetics*. – 2000. – Vol.155. – P. 167–178.
- Stouthamer R., Breeuwer J.A.J., Hurst J.D.D. *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction // *Annual Reviews Microbiology*. – 1999. – Vol.296. – P. 1124–1126.
- Tram U., Sullivan Y. Role of delayed nuclear envelope breakdown and mitosis in *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility // *Science*. – 2002. – Vol.53. – P. 71–102.
- Turelli M., Hoffmann A.A. Microbe-induced cytoplasmic incompatibility as a mechanism for introducing transgenes into arthropod populations // *Insect Molecular Biology*. – 1999. – Vol.8 (2). – P. 243–255.
- Weeks A.R., Turelli M., Harcombe W.R. et al. From parasite to mutualist: rapid evolution of *Wolbachia* in natural populations of *Drosophila* // *PLoS Biology*. – 2007. – Vol.5, iss.7. – P. 997–1005.
- Weeks A.R., Reynolds K.T., Hoffmann A.A. *Wolbachia* dynamics and host effects: what has (and has not) been demonstrated? // *TRENDS in Ecology&Evolution*. – 2002. – Vol.17, no. 6. – P. 257–262.
- Werren J.H. Biology of *Wolbachia* // *Annual Reviews Entomology*. – 1997. – Vol.42. – P. 587–609.
- Werren J.H., Baldo L., Clark M.E. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology // *Nature reviews Microbiology*. – 2008. – Vol.6. – P. 741–751.
- Wu M., Sun L.V., Vamathevan J. et al. Phylogenomics of the reproductive parasite *Wolbachia pipientis* wMel: a streamlined genome overrun by mobile genetic elements // *PLoS Biology*. – 2004. – Vol.2, iss.3. – P. 0327-0341.

Представлено: О.В.Філіпцова / Presented by: O.V.Filipitsova

Рецензент: Л.О.Атраментова / Reviewer: L.A.Atramentova

Подано до редакції / Received: 10.10.2017