

ХРОМОСОМЫ И КОНТИНЕНТЫ

И.И. Кикнадзе¹, Л.И. Гундерина¹, М.Дж. Батлер², В.Г. Вюлкер³, Дж. Мартин⁴

¹ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: kiknadze@bionet.nsc.ru;

² Университет Северной Дакоты, Фарго 58 105-55-17, США; ³ Университет Фрайбурга, Фрайбург Д-79 104, Германия; ⁴ Университет Мельбурна, Мельбурн, Виктория, 3010, Австралия

Высокий уровень инверсионного полиморфизма и соответственно наличие большого числа инверсионных последовательностей дисков политенных хромосом в кариофондах видов рода *Chironomus* позволяет проводить реконструкцию цитогенетической эволюции рода и оценивать роль структурных реорганизаций генома в дивергенции популяций и видов. Нами была количественно оценена важная роль инверсионного полиморфизма в дифференциации природных популяций и показано адаптивное значение разных порядков генов в одном и том же геноме в разных частях ареала. Впервые было четко продемонстрировано, что кариофонды популяций одного и того же вида на разных континентах сильно различаются по спектрам и частотам инверсионных порядков генов. Для каждого континента в кариофондах популяций обнаруживаются континентспецифические последовательности дисков наряду с последовательностями, общими для нескольких континентов. Подобное внутривидовое разнообразие изменчивости линейной организации генома является одним из главных факторов поддержания эволюционной стабильности видов, обитающих в резко различающихся экологических условиях.

В кариофонде рода *Chironomus* помимо эндемичных видоспецифических последовательностей дисков были выявлены последовательности, общие для разных видов, цитокмплесков и континентов (базовые последовательности). Базовые последовательности позволяют реконструировать дивергенцию геномов в ходе эволюции. Предполагается, что они близки к исходным примитивным последовательностям, существовавшим на древних суперконтинентах, а континентспецифические последовательности формировались уже после разделения континентов.

Сравнение всех известных к настоящему времени последовательностей дисков в кариофонде рода *Chironomus* позволило установить, что геномы наиболее дивергировавших видов различаются более чем 90 инверсионных разрывов, приводящих к изменению их линейной структуры. Размеры консервативных участков генома в таких случаях составляют порядка 10 дисков.

Введение

Цитогенетический анализ хромосомной эволюции показал, что дивергенция кариотипов животных происходит в основном за счет пара- и перичентрических инверсий, изменяющих порядок генов в группах сцепления (Dobzhansky, 1970; White, 1977; King, 1993; Eichler, Sankoff, 2003; Navarro, Barton, 2003; Severson *et al.*, 2004). Итоги сравнительной геномики, основывающиеся на молекулярном анализе геномов и протеомов, полностью подтверждают этот вывод. Оказалось, что геномы таких далеких видов, как человек, мышь, дрозофила, малярийный комар, различаются прежде всего изменением порядка генов в группах сцепления, а не

числом и спектром генов (Kumar *et al.*, 2001; Zdobnov *et al.*, 2002; Marques-Bonet *et al.*, 2004; Severson *et al.*, 2004; Ayala, Coluzzi, 2005).

Визуально изменение порядка генов в хромосомах при видообразовании можно проследить у видов Diptera, обладающих политенными хромосомами с четкими последовательностями дисков (Painter, 1934; Bridges, 1935; Muller, 1936; Judd *et al.*, 1972; Beermann, 1972; Lefevre, 1976; Zdobnov *et al.*, 2002). В частности в этом отношении удобны виды рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae), обитающие на всех континентах (исключая Антарктиду) с резко контрастной экологией и имеющие большое число групп видов-близнецов, члены которых находятся на разных этапах видообразователь-

ного процесса. Глобальный анализ последовательностей дисков (BS) в роде *Chironomus* на разных континентах позволил нам проследить за изменением порядка генов при дивергенции видов и их расселении. Мы изучили BS у 46 эндемиков Северной Евразии (Палеарктическая зоогеографическая зона), 14 видов-эндемиков Северной Америки (Неарктическая зоогеографическая зона), 5 голарктических видов, популяции которых обитают на двух континентах в двух зоогеографических зонах (Голарктическая зона) и 24 вида-эндемика из Австралии и Новой Зеландии (Австралийская зоогеографическая зона). Кроме того, мы использовали данные по BS, изученных у 4 видов из Центральной Африки (Эфиопская зоогеографическая зона). Изученные виды принадлежали к двум под родам: *Chironomus* и *Camptochironomus*.

Прежде чем рассматривать закономерности дивергенции BS на разных континентах, полученные в результате глобального анализа, необходимо охарактеризовать основные параметры структуры кариотипа и BS у видов рода *Chironomus*.

Структура кариотипа в роде *Chironomus*

Виды рода *Chironomus* имеют 7 групп сцепления генов, соответствующих 7 хромосомным плечам (A, B, C, D, E, F, G). Хромосомные плечи формируют 4 хромосомы в кариотипе *Chironomus* ($n = 4$) в разных сочетаниях у разных видов: хромосомы AB CD EF G в цитокмплексе *thummi*, AE CD BF G в цитокмплексе *pseudothummi*, AB CF ED G в цитокмплексе *camptochironomus* и др. Для небольшого числа видов в этом роде обнаружено уменьшение числа хромосом ($n = 3$, $n = 2$) за счет слияния короткого плеча G с одним из других плеч (Keyl, 1962; Martin, 1979; Wuelker, 1980; Кикнадзе и др., 1989, 1991, 1996; Michailova, 1989).

Соответственно 7 группам сцепления генов в кариотипе каждого вида обнаруживаются 7 основных BS. Эти BS имеют наиболее высокую частоту встречаемости в природных популяциях. Поскольку кариотипы подавляющего большинства видов в роде *Chironomus* высоко полиморфны за счет присутствия в популяциях

одного и того же вида различных инверсионных BS, то помимо 7 основных BS у каждого вида обнаруживаются еще альтернативные BS, которые могут встречаться с довольно высокой частотой, но не во всех популяциях, а также редкие и уникальные BS, выявляемые в гетерозиготах лишь у отдельных личинок и в отдельных популяциях. Каждой BS присваивается свой символ, включающий сокращенное название вида и номер BS: например, в плече A у *C. plumosus* имеется 12 BS: pluA1, pluA2, ..., pluA12; в плече B 8 BS – pluB1, ..., pluB8 и т. д. Набор разных BS, найденных у каждого вида, составляет его кариофонд. Объем кариофонда зависит от уровня хромосомного полиморфизма, характерного для вида, и у разных видов рода *Chironomus* он может меняться от 7 до 60 BS (Кикнадзе и др., 2004a).

При видообразовании происходит дивергенция кариотипов за счет фиксации различных инверсионных BS. Наиболее четко роль хромосомной изменчивости в процессе видообразования выявляется в группах видов-близнецов. Так, в группе *plumosus*, включающей около дюжины видов, кариотипы практически всех членов группы имеют между собой общие BS в тех или иных плечах, но в остальных плечах кариотипы различаются видоспецифическими фиксированными инверсионными последовательностями. Число плеч с гомологичными BS может меняться от 1 до 6. Соответственно, чем больше гомологичных плеч сохраняется между кариотипами видов, тем они ближе и наоборот. Цитогенетические расстояния, рассчитанные по Нею, подтверждают это заключение. Дивергенция видов может усиливаться также за счет изменчивости частот гомологичных BS (Гундерина и др., 1999а, б, в; Гундерина, Кикнадзе, 2000).

Общие BS встречаются в роде *Chironomus* не только у видов-близнецов, но отдельные из них удается выявить и между более далекими видами, принадлежащими к разным цитокмплексам (Keyl, 1962; Wuelker, 1980). Подобные BS, обнаруженные в разных цитокмплексах, были названы базовыми и рассматривались как наиболее примитивные, существовавшие еще до возникновения цитокмплесов. Кроме того, оказалось, что отдельные базовые BS могут быть найдены не только у европейских

видов, с которых началось изучение BS, но и у видов с других континентов: в Северной Америке (Wuelker *et al.*, 1968; Wuelker, Martin, 1971, 1974; Wuelker, 1980), в Австралии (Martin, 1971, 1979), в Южной Америке (Wuelker, Morath, 1989; Wuelker *et al.*, 1989), в Индии (Saxena, 1995). Однако до последнего времени общее число и географическое распространение базовых BS были неизвестны. Мы попытались выделить среди известных сейчас BS в кариофонде *Chironomus* те BS, которые можно отнести к базовым, проследить за их распространением на разных континентах и оценить их вклад в хромосомную эволюцию рода. К сожалению, мы должны были ограничиться анализом BS только для трех плеч (A, E, F), так как для австралийских видов к настоящему времени известны BS лишь для этих плеч.

Дивергенция последовательностей дисков в роде *Chironomus* на разных континентах

Как указывалось выше, род *Chironomus* является практически космополитным. Но на каждом континенте этот род представлен в основном эндемичными видами (Saether, 2000; Шобанов и др., 1996). Помимо эндемичных видов в роде имеется небольшое число видов с очень широкими ареалами, занимающими несколько континентов и несколько зоогеографических зон. В частности голарктические виды распространены на двух континентах, входящих в одну голарктическую зоогеографическую зону: Северной Евразии (Палеарктика) и Северной Америке (Неарктика). В соответствии с этим для идентификации географического распространения разных базовых BS мы добавляли перед символом BS соответствующий символ зоогеографической зоны. Например, BS, найденные только в Палеарктике, имеют символ p' (p'pluA1), найденные только в Неарктике – символ n' (n'pluA9), обнаруженные сразу на двух континентах в Голарктике – символ h' (h'pluA2). Для BS видов из Австралии (Австралийская зоогеографическая зона) использовался символ a' (a'orpA1), из Центральной Африки (Эфиопская зоогеографическая зона) символ e' (e'allA1).

Рассмотрим характеристики BS у видов с разными ареалами и на разных континентах.

Голарктические виды. Среди этих видов нами была изучена дивергенция BS у *C. plumosus*, *C. entis*, *C. pallidivittatus*, *C. anthracinus*, *C. annularius*, популяции которых обитают как в Северной Евразии, так и в Северной Америке (Кикнадзе и др., 1996; Kiknadze *et al.*, 1998, 2000; Андреева, 1999; Голыгина, 1999; Гундерина и др., 1999а, б, в; Butler *et al.*, 1999; Голыгина, Кикнадзе, 2001; Kiknadze *et al.*, 2005). Как правило, голарктические виды хирономид имеют высокий уровень хромосомного полиморфизма и соответственно обладают большими объемами кариофондов (табл. 1). Сравнительный анализ BS в популяциях каждого из этих видов на разных континентах неожиданно показал очень большие различия в спектре BS между евроазиатскими и североамериканскими популяциями. Эти различия были связаны прежде всего с тем, что на каждом континенте были обнаружены различные эндемичные для континентов BS. В евразийских популяциях каждого вида выявлялась своя группа p'BS, а в североамериканских популяциях – группа n'BS (табл. 1). Кроме этих BS в кариофонде каждого вида, естественно, встречались общие для данного вида голарктические h'BS. Число разных категорий BS в кариофондах голарктических видов представлено в табл. 1. Оказалось, что в кариофондах всех голарктических видов доминируют p'BS (более 50 %), n'BS составляют около 35 %, а h'BS встречаются значительно реже (около 15 %). Таким образом, наличие эндемичных для континентов p'- и n'-BS указывает на сильную цитогенетическую межконтинентальную дивергенцию популяций, а присутствие общих h'-BS свидетельствует об общности их происхождения. Следует отметить, что межконтинентальная дивергенция популяций может усиливаться за счет различия частот встречаемости той или иной категории BS: во-первых, если какая-либо эндемичная BS встречается в гомозиготе (т. е. близка к фиксации), то степень дивергенции увеличивается; во-вторых, сильно влияют на дивергенцию популяций частоты h'BS, так как если какая-либо из них встречается с низкой частотой в Палеарктике, но с большой в Неарктике и наоборот, то дивергенция популяций возрастает. Необходимо отметить также, что неарктические популяции имеют более низкий уровень хромосомного полиморфизма

Таблица 1

Цитогенетическая дивергенция видов рода *Chironomus*

Виды	Число популяций	Число последовательностей на вид (кариофонд)	Цитогенетическая структура кариофонда
Голарктические виды			
<i>C. plumosus</i>	73	54	(28p+8h+18n)
<i>C. entis</i>	39	52	(26p+6h+20n)
<i>C. annularius</i>	10	25	(13p+6h+6n)
<i>C. pallidivittatus</i>	17	29	(19p+5h+5n)
<i>C. anthracinus</i>		17	(2p+12h+3n)
Палеарктические виды			
<i>C. acutiventris</i>	2	27	(27p - -)
<i>C. bernensis</i>	3	16	(16p - -)
<i>C. setivalva</i>		8	(8p - -)
<i>C. heterodentatus</i>	6	24	(24p - -)
<i>C. sokolovae</i>	4	17	(17p - -)
<i>C. agilis</i>	3	8	(6p+2h -)
<i>C. balatonicus</i>	17	60	(58p+2h -)
<i>C. borokensis</i>	7	11	(9p+2h -)
<i>C. muratensis</i>	4	17	(15p+2h -)
<i>C. nudiventris</i>	4	19	(15p+4h -)
<i>C. tentans</i>	25	45	(39p+6h -)
<i>C. sinicus</i>		10	(9p+2h -)
<i>C. suwai</i>		10	(8p+2h -)
<i>C. nuditarsis</i>		16	(15p+1h -)
Неарктические виды			
<i>C. crassicaudatus</i>	1	11	(- - 11n)
<i>C. utahensis</i>	7	15	(- - 15n)
<i>C. sp.B2</i>	2	9	(- - 9n)
<i>C. sp.B3</i>	1	15	(- - 15n)
<i>C. sp.B1</i>	3	17	(- - 17n)
<i>C. maturus</i>		13	(- - 13n)
<i>C. atrella</i>	2	16	(- 2h+14n)
<i>C. sp.Is</i>	3	9	(- 2h+7n)
<i>C. cucini</i>	2	9	(- 5h+2n)
<i>C. staegeri</i>		17	(- 2h+15n)

по сравнению с палеарктическими по общей гетерозиготности популяций и среднему числу гетерозиготных инверсий на особь.

Различия в спектре и частотах BS между популяциями позволяют количественно оце-

нить цитогенетические расстояния между ними в пределах каждого из континентов и между континентами. Дендрограмма цитогенетических расстояний (рис. 1) четко показывает, что межконтинентальная дивергенция популяций

оказывается на порядок выше, чем внутриконтинентальная.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у голарктических видов континентальная изоляция популяций привела к их сильной цитогенетической дифференциации за счет появления на каждом континенте специфических инверсионных BS. Но в то же время в популяциях каждого голарктического вида на разных континентах сохранились общие для вида h'BS, свидетельствующие об общности происхождения популяций. Эти h'BS можно отнести к категории базовых BS. Палеарктические BS доминируют на обоих континентах и соответственно палеарктические популяции можно рассматривать как более древние для голарктических видов. Последнее заключение поддерживается данными о более низком уровне хромосомного полиморфизма в неарктических популяциях.

Всего голарктических базовых BS – hb'BS – оказалось немного (табл. 2): 4 в плече А, 4 в плече Е и 3 в плече F. Часть из hb'BS была обнаружена не только в Евразии и Северной Америке, но и на других континентах. Так, в плече А (табл. 2) одна из четырех hb'BS оказалась общей для четырех континентов и соответственно трех зоо-географических зон: голарктической, эфиопской и австралийской. Мы обозначили эту BS как heab'A. Она наиболее часто встречалась у видов Евразии.

В плече Е (табл. 2) три hb'BS из четырех были выявлены на других континентах. Одна из них – hab'E – широко распространена среди видов Евразии, реже встречается у видов Северной Америки и редка в Австралии. Вторая heab'E – обнаружена на всех исследованных континентах. Она наиболее распространена в Северной Евразии и Австралии. Имеются сведения, что heab'E встречается также в Южной Америке (Бразилия) (Wuelker, Morath, 1989) и, возможно, при дальнейшем исследовании выяснится, что данная BS является космополитной, хотя до сих пор данных о существовании космополитных BS у хирономид не было. Третья heb'E оказалась общей для видов из Евразии, Северной Америки и Центральной Африки. Эта BS была обнаружена также в Индии (Saxena, 1995), хотя невысокое качество фотографий в данной работе не позволяет точно идентифицировать эту BS.

В плече F (табл. 2) одна из трех hb'F была найдена на всех изученных континентах и, соответственно, обозначена как heab'F, а другая – rab'F – обнаружилась на двух континентах – в Евразии и Австралии, причем в Австралии эта BS широко распространена. Последовательность heab'F была выявлена также в Южной Америке (Бразилия) (Wuelker, Morath, 1989; Wuelker *et al.*, 1989). Она так же, как и heb'E, может являться кандидатом на космополитную последовательность.

Североевразийские эндемики. Многие эндемичные виды Северной Евразии (Палеарктика) содержат в своих кариофондах только p'BS, встречающиеся только в Евразии (табл. 1). Но оказалось, что в кариофондах некоторых палеарктических эндемичных видов, помимо p'BS можно обнаружить также h'BS, общие для Северной Евразии и Северной Америки. Чаще всего число таких h'BS на кариофонд не превышает 2, но у отдельных видов могут встречаться 4 или 6 h'BS. В частности, в кариофонде *C. tentans* найдены 6 hb'BS. Эти последовательности были общими прежде всего с его неарктическим видом-близнецом *C. dilutus*, дивергировавшим сравнительно недавно (Martin *et al.*, 2002). Можно полагать, что виды с малым числом h'BS являются более дивергированными, а с большим числом – менее дивергированными по отношению к палеарктическим видам.

Всего у евроазиатских видов в плечах А, Е, F выявлено 12 hb'BS. Они идентичны тем, которые были описаны выше для европейских популяций голарктических видов, и имеют одинаковое распространение по континентам.

Североамериканские эндемики. В кариофондах большинства видов, исследованных в Северной Америке (Неарктика), обнаруживаются только n'BS, характерные только для Неарктики (табл. 1). Однако в кариофондах неарктических эндемичных видов удалось выявить hb'BS, обнаруживаемые также у палеарктических видов (табл. 1). Как правило, таких hb'BS немного (2 h'BS), но у отдельных неарктических эндемиков, например у *C. cucini*, число h'BS достигает 5. Это может свидетельствовать о большой близости данного вида к палеарктическим видам.

Голарктические базовые BS, обнаруженные в кариофондах североамериканских видов,

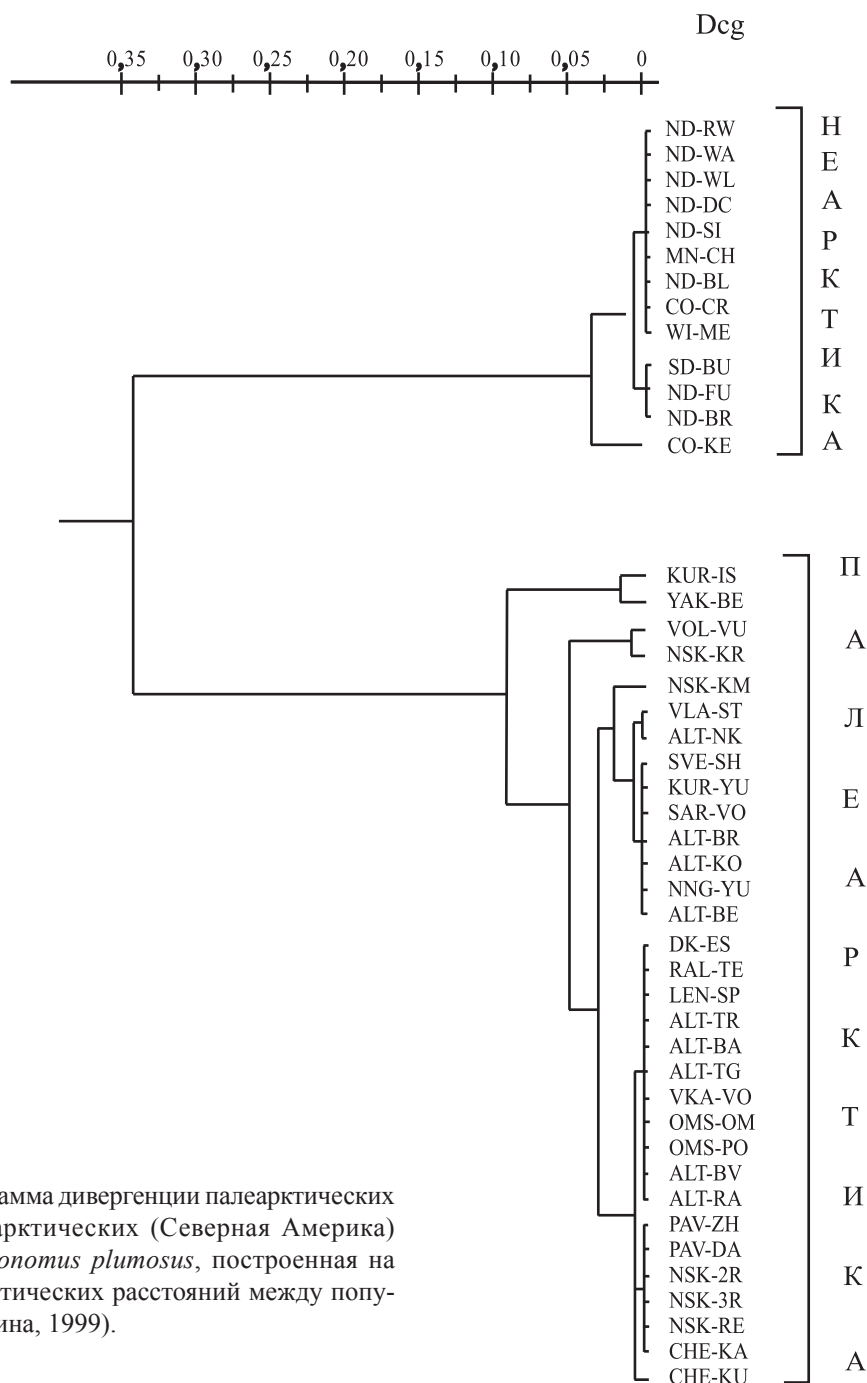


Рис. 1. Дендрограмма дивергенции палеарктических (Евразия) и неарктических (Северная Америка) популяций *Chironomus plumosus*, построенная на основе цитогенетических расстояний между популяциями (Голыгина, 1999).

идентичны тем, которые были найдены у евразийских видов (табл. 2).

Африканские эндемики. К настоящему времени определены BS в кариондах только у четырех видов из Центральной Африки (Эфиопская зоогеографическая зона): *C. alluaudi*, *C. transvaalensis*, *C. sp. 3*, *C. formisipennis*. Частично данные по BS у некоторых из этих

видов были опубликованы ранее (Martin, 1979; Wuelker, 1980). Анализ BS показал, что среди четырех изученных видов только в кариондах одного вида – *C. transvaalensis* – все BS были эндемичными для Центральной Африки. У остальных трех видов в кариондах были обнаружены базовые BS (heb'BS). Так, у *C. alluaudi* три плеча – А, Е, F – имели heb'BS

Таблица 2

Географическое распространение последовательностей дисков (BS) у видов рода *Chiropotomus*

Плечо	BS	Символ BS	BS у видов в разных зонах			
			Палеарктическая зона*	Неарктическая зона*	Эфиопская зона*	Австралийская зона*
			Евразия#	Северная Америка#	Центральная Африка#	Австралия#
A	01a-02c 10a-12c 03i-02d 09e-04a 13a-19f C	heb'A	p'hol, p'mls, p'pan, p'yos, p'sax, p'Al.1, p'rii, p'tnu, p'esa, h'lon	n'sta, n'cus, n'maj, n'tar, h'lon	e'all, e'sp.3	a'feb, a'clo, a'inc
	01a-02c 10a-12a 13b-13a 04a-04c 02g-02d 09e-04d 02h-03i 12c-12b 13c-19f C	hb1'A	h'plu, h'ann, h'ant, p'bor, p'suw, p'ber, p'bon, p'com, p'sp.J	h'plu, h'ann, h'ant		
	01-02c 10a-12a 03f-02h 04d-09e 02d-02g 04c-04a 13a-13b 03g-03i 12c-12b 13c-19f C	hb2'A	p'cin, h'ant	h'ant		
	01a-19f C	hb3'A	p'pig, h'rip	h'rip		
	01a-03e 05a-10b 04h-03f 10c-13g C	hab'E	p'abe, p'plu, p'agi, p'agi2, p'Al.1, p'bel, p'beh, p'bon, p'bor, p'cin, p'cur, p'fra, p'fre, p'sp J, p'jon, p'lac, p'mel, p'nud, p'ocu, p'res, p'rii, p'sor, p'spTu3, p'use, h'lon, p'tnu, h'ann	n'cus, n'sta, n'Ave, n'spls, n'neo, n'tar, n'dec, h'ant, h'lon		a'gro
E	01a-03e 10b-03f 10c-13g C	hab'E	h'plu, p'aci, p'apr, p'lur, p'uli, p'yos, p'spYa2, p'hpi, p'pil, p'wue	h'plu, n'atr		a'opp, a'tim, a'tep, a'sam, a'pse, a'mad, a'aus, a'aus, a'for, a'jac, a'sp5, a'sp6, a'sp8, a'sp9, a'sp7
	01a-13g C	heb'E	p'pig, h'rip, p'pst, p'hol, p'spYa4	h'rip	e'all	
	01a-02e 10g-10c 03f-04h 10b-03a 03e-03a 11a-13g C	hb3'E	p'mur, h'ent	h'ent		
	01a-10d 17d-11a 18a-23f C	hb1'F	p'abe, p'alb, p'bal, p'bor, p'bel, p'fra, p'jon, p'rii, p'sor, p'tnu	n'cus, n'maj, n'tar		
	01a-01d 06e-01e 07a-10d 17d-11a 18a-23f C	hb2'F	h'plu, h'ent, p'bon, p'spl, p'mur, p'nud, p'use, h'ant	h'plu, h'ant		
F	01a-23f C	heb'F	p'pig, h'rip, p'nig, p'res, h'lon, p'mel, p'spTul, h'ann, h'ant	n'Ave, h'rip, h'ant, h'ann, h'lon	e'all	a'gro

* Зоогеографическая зона. # Континент.

(табл. 2). В плечах А и F – heb'BS оказались общими для четырех континентов, в плече Е базовая последовательность встречалась на трех континентах. Остальные плечи имели эндемичные e'BS.

В кариотипе *C. sp. 3* в плече А найдена heb'BS, сходная с *C. alluaudi* и с видами из Евразии и Северной Америки, в остальных плечах были e'BS, эндемичные для Африки BS.

В кариотипе *C. formosipennis* обнаружена базовая heab'BS, характерная для четырех континентов, остальные плечи имели эндемичные e'BS (табл. 2).

Австралийские и новозеландские эндемики. При сравнении BS в кариофондах австралийских и новозеландских эндемичных видов (Австралийская зоогеографическая зона) бросается в глаза их значительно меньшая дивергенция между собой: из 24 изученных видов у 17 видов имелись общие BS, связывающие их с центральным видом *C. oppositus*. Кроме того, BS у австралийских эндемиков были более просты, чем у евразийских и североамериканских эндемиков, так как отличались от стандартных BS меньшим числом инверсий.

В Австралии, так же, как в Евразии, Северной Америке, Центральной Африке кариофонды всех видов имели в основном эндемичные австралийские BS (a'BS). Однако у многих видов были найдены также отдельные базовые BS, встречающиеся в Евразии, Северной Америке, Центральной Африке. Из табл. 2 видно, что такие общие BS имеются во всех трех изученных плечах – А, Е, F. Некоторые из них встречаются на всех континентах, некоторые на трех, а некоторые только на двух. Всего между Голарктической, Эфиопской и Австралийской зоогеографическими зонами обнаружено 5 базовых BS.

Базовые BS как маркеры эволюционной дивергенции кариотипов

Итак, среди 271 BS, исследованных нами в трех плечах (А, Е, F) у 87 видов *Chironomus*, было выявлено 11 BS, встречающихся на нескольких континентах и отнесенных нами к категории базовых. Среди них были обнаружены общие BS: 2 heab'BS – для четырех континентов (Евразия, Северная Америка, Центральная

Африка, Австралия), 2 hab'BS – для трех континентов (Северная Евразия, Северная Америка, Австралия) и 6 BS hb'- и rab'BS) – для двух континентов (Евразия и Северная Америка или Евразия и Австралия).

Можно полагать, что heab'BS, общие для 4 континентов, являются наиболее древними. Они могли принадлежать общему предку рода *Chironomus*, существовавшему еще на суперконтиненте Пангея (рис. 2). Появление хирономид отмечается на границе триасового и мелового периода перед началом распада Пангеи на Лавразию (Северное полушарие: Евразия, Северная Америка, Гренландия) и Гондвану (Южное полушарие: Австралия, Африка, Южная Америка, Антарктида).

К этому же времени можно отнести rab'BS, общие для Евразии и Австралии.

Позднее в Лавразии могли возникнуть hb', выявленные нами в Северной Евразии и Северной Америке.

Общие внутриконтинентальные p'-, n'-, e'-, a'-BS могут отражать дивергенцию BS в группах эндемиков. Эта группа BS может рассматриваться, по-видимому, как наиболее молодая.

Как указывалось выше, базовые BS – самые малочисленные BS в кариофондах видов. Все остальные многочисленные BS в кариофондах видов относятся к эндемичным и они, по-видимому, дивергировали на каждом континенте независимо. Можно полагать, что особенности экологии хирономид на каждом из континентов (вулканическая деятельность, оледенения), характер донных осадков в водоемах, где обитают личинки хирономид и т. д.) создавали разный фон мутагенных воздействий на хромосомы. Это четко демонстрируется тем, что инверсионные точки разрывов в эндемичных BS строго специфичны для каждого континента.

Изучая дивергенцию базовых и эндемичных BS можно проследить за изменениями порядков генов в процессе эволюции кариофонда рода *Chironomus*.

Сценарий дивергенции BS

К настоящему времени дивергенция BS в роде *Chironomus* изучена для 5 из 7 хромосомных плеч (Kiknadze *et al.*, 2003; Кикнадзе и др., 2004а, б; Гундерина и др., 2005а, б), но,

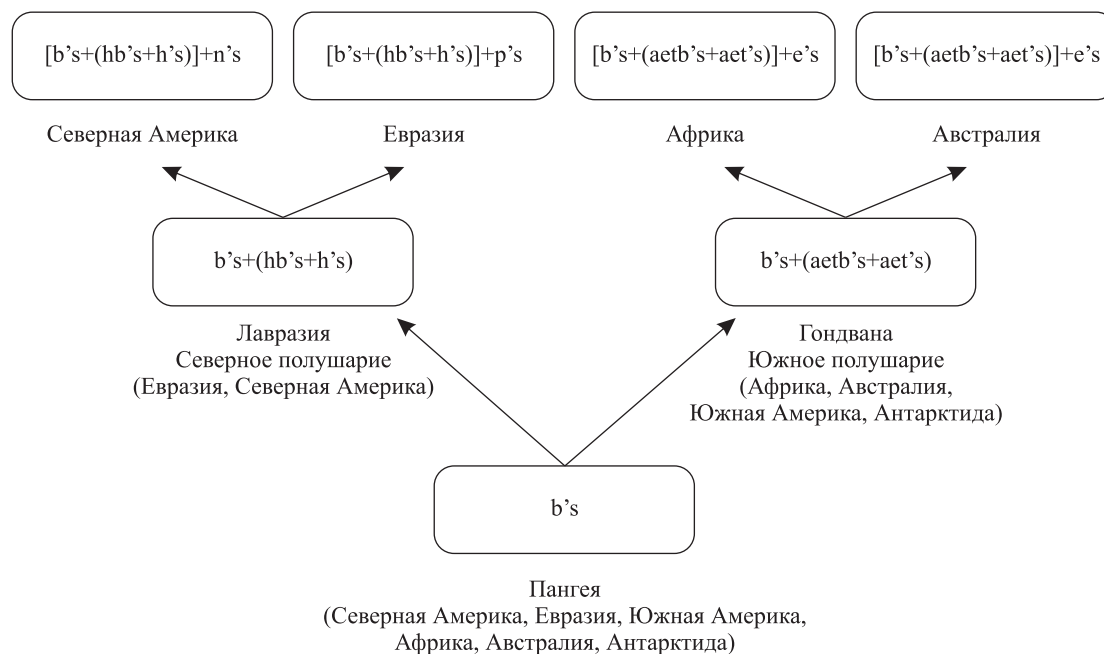


Рис. 2. Гипотетическая схема дивергенции последовательностей дисков (BS) в роде *Chironomus* в процессе формирования континентов.

Хирономиды обнаружены в конце Пермского (Палеозой) – начале Триасового (Мезозой) периодов, когда существовал суперконтинент Пангея, объединивший все континенты. Можно обозначить BS у этих хирономид как исходные (original – o's), среди которых присутствовали BS (базовые b's), которые не изменились в ходе эволюции и могли быть обнаружены далее в Лавразии, Гондване и отдельных континентах. После разделения Пангеи на Лавразию и Гондвану дивергенция BS шла на основе разных инверсий в Северном и Южном полушариях за счет разных экологических условий. Соответственно в Лавразии могли сохраниться частично базовые b's, появиться новые инверсионные последовательности, общие для Евразии и Северной Америки (голарктические – h's), некоторые из этих h's оказывались общими для нескольких видов, т. е. были базовыми (голарктическими – hb's). В Гондване формировались последовательности, общие для будущих континентов: Австралии (австралийская зона – a'), Африки (эфиопская зона – e') и Южной Америки (неотропическая – t') aet's, среди которых были базовые последовательности, общие для разных видов – aetb's; кроме того сохранялась часть b's, отражающая общность происхождения BS с Пангеей.

Затем при формировании каждого континента возникали континентспецифические эндемичные последовательности: палеарктические – p's, неарктические – n's, австралийские – a', эфиопские – e's. Кроме того, на континентах сохранялась часть BS, сформировавшихся в Пангее (b's), в Лавразии (h's, hb's), в Гондване (ae's, aetb's).

как указывалось выше, в данной работе мы вынуждены ограничиться BS из 3 плеч (A, E, F), так как лишь для этих плеч известны BS у австралийских хирономид.

На рис. 3а–в представлены филограммы дивергенции BS в плечах A, E, F в роде *Chironomus*.

Плецо A (рис. 3а) – одно из наиболее изменчивых плеч в кариотипе рода. Однако на филограмме видно, что имеется достаточно большая группа видов, в кариотипах которых присутствует общая базовая heab'BS. В эту группу входят как палеарктические, так и неарктические, и голарктические виды. Эта BS оказалась очень продуктивной в ходе эволю-

ции плеча A и дала начало BS у большинства палеарктических и неарктических видов. Так, в левой части филограммы указаны палеарктические виды рода, имеющие разные инверсионные BS плеча A. В частности, инверсия 4d-2g привела к формированию базовой палеарктической pb'BS, общей для 8 видов. Эта BS в свою очередь дала начало большой группе hb'BS и иных BS за счет разных инверсий. Другие BS в плече A у палеарктических видов оказались не столь продуктивными, хотя инверсии в них также вызвали формирование видоспецифических BS.

В правой части филограммы указаны BS, характерные для кариотипов неарктических

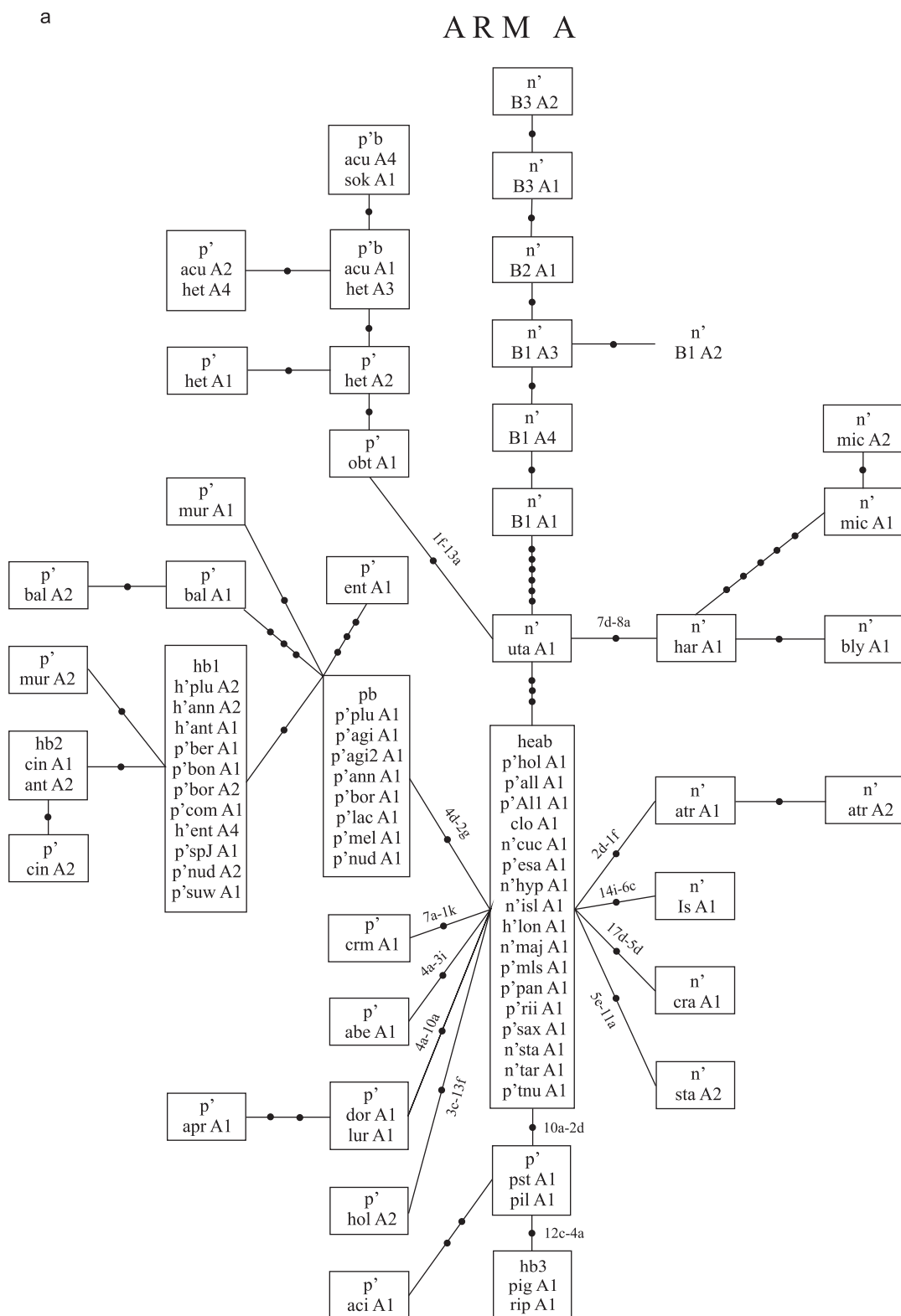


Рис. 3а. Филограмма дивергенции инверсионных последовательностей дисков в плече А у видов рода *Chironomus*.

Черные кружки на линиях обозначают число инверсий между последовательностями. Ключевые инверсии от базовых последовательностей к палеарктическим (слева) и неарктическим (справа) последовательностям указаны над стрелками. Гомологичные базовые последовательности, встречающиеся у разных видов, заключены в боксы. Дальнейшие объяснения в тексте.

6

ARM E

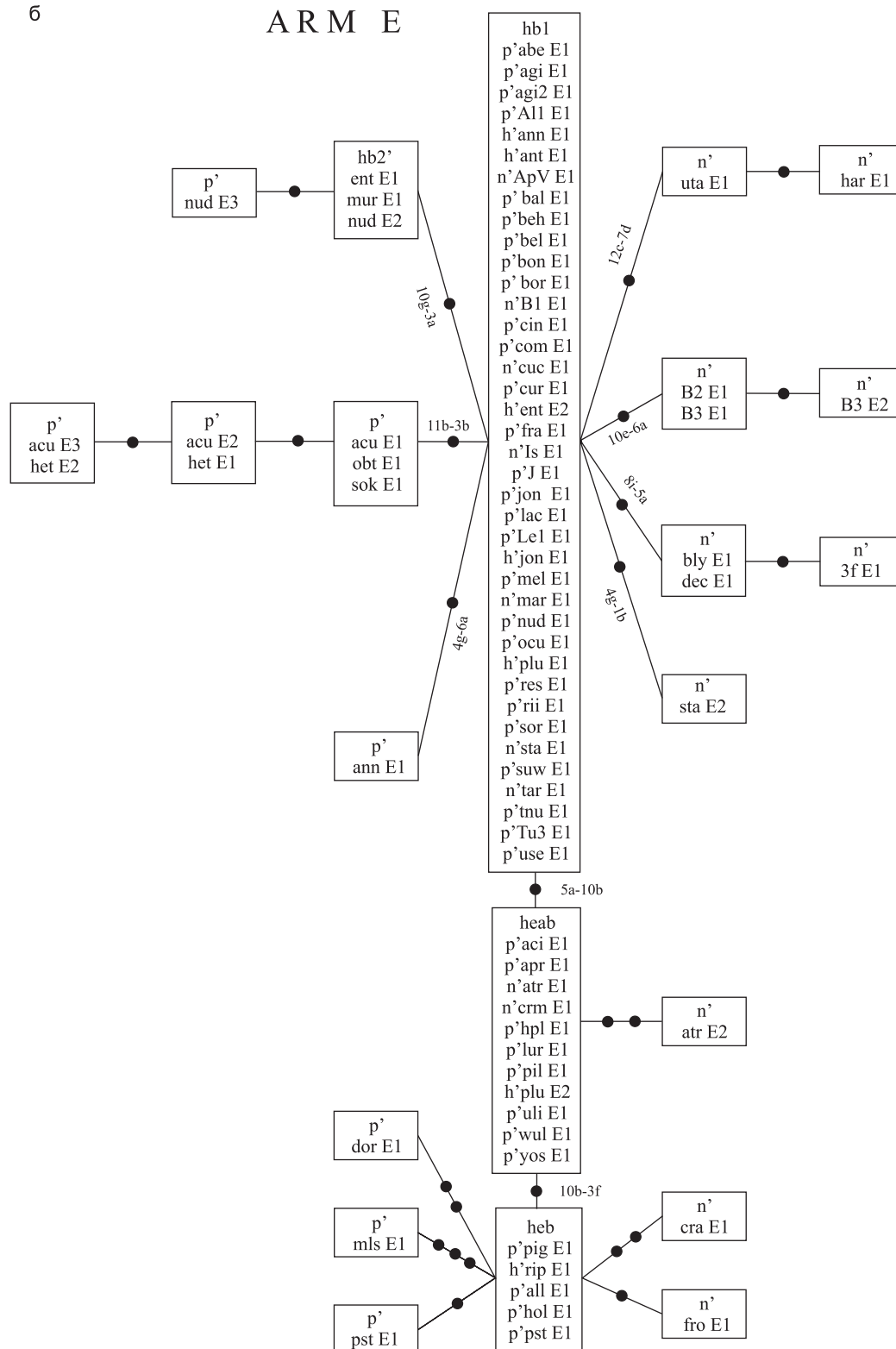


Рис. 36. Филограмма дивергенции инверсионных последовательностей дисков в плече E у видов рода *Chironomus*.

Обозначения как на рис. 3а.

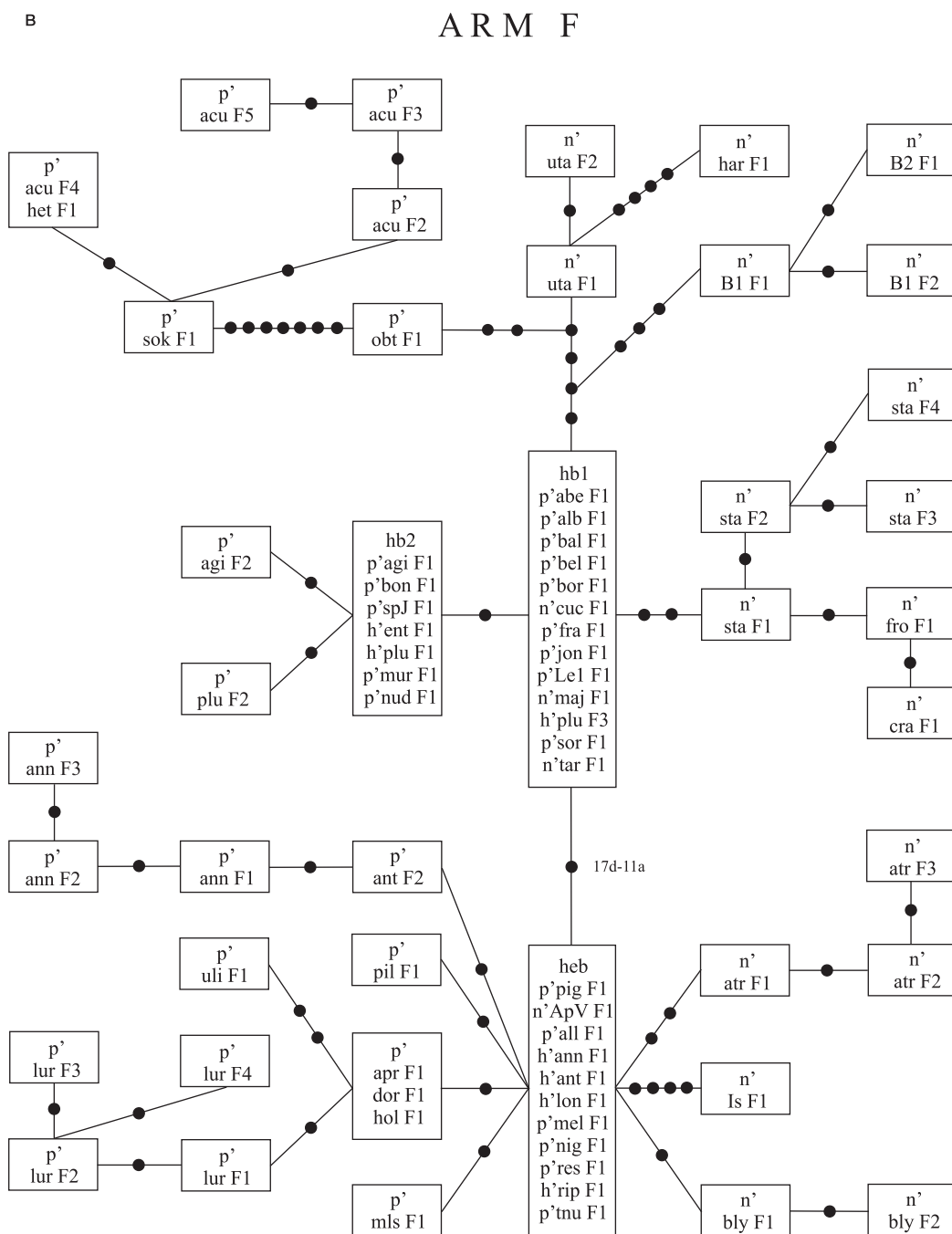


Рис. 3в. Филограмма дивергенции инверсионных последовательностей дисков в плече F у видов рода *Chironomus*.

Обозначения как на рис. 3а.

видов. Отчетливо видно, что в формировании неарктических BS участвовали совсем другие инверсии с точками разрывов, локализованными в других сайтах, чем в Палеарктике. Кроме того, в Неарктике не выявляется такого большого числа групп базовых BS.

Плецо Е (рис. 3б) – наименее изменчиво в роде *Chironomus*. На филограмме дивергенции BS в этом плече особенно бросается в глаза наличие базовых BS у очень большого числа видов. Наиболее широко распространена голарктическая базовая BS – hab'. Она найдена, по крайней мере, у 39 видов, среди которых имеются р-, п-, h-виды. Вторая базовая BS – heab' обнаружена у 11 видов, среди которых тоже имеются р-, п-, h-виды. И, наконец, третья базовая BS – hb3 встречается реже, чем предыдущие две.

В отличие от плеча А, дивергенция BS в плече Е была более простой и в Палеарктике и в Неарктике и в ней участвовало меньшее число инверсий. Но сходно с плечом А в дивергенции BS на разных континентах участвовали совершенно разные BS.

Плецо F (рис. 3в) занимает промежуточную позицию по инверсионному полиморфизму в сравнении с плечами А и Е. На филограмме четко выявляются несколько групп видов, каждая из которых обладает характерной базовой BS. Примерно сходное число видов имеется в группах hb1 и heab; несколько меньшее число видов имеют базовую BS – hb2. Наиболее продуктивными в эволюции оказались hb1 и heab. Обе BS дали начало как палеарктическим, так и неарктическим BS, но инверсии, формировавшие BS в Палеарктике и Неарктике, были совершенно разные. Это свидетельствует о том, что разные порядки генов оказываются предпочтительными на разных континентах. Но важно подчеркнуть, что наряду с континентспецифичными BS обнаруживаются группы общих базовых BS, указывающих на общее происхождение видов рода *Chironomus*.

Расселение видов и последовательности дисков

Исследуя дивергенцию BS, можно проследить не только за их эволюцией, но и за возможными путями расселения видов. Как уже говорилось выше, наличие базовых BS,

общих для 4 изученных континентов, указывает на то, что предки видов рода *Chironomus* существовали еще в Пангее, и затем первичные BS, дивергируя за счет инверсий, по всей вероятности, дали начало эндемичным видам Евразии, Северной Америки, Центральной Африки и Австралии. Однако в истории Земли происходили неоднократные соединения и разъединения континентов, при этом вполне возможными были перемещения отдельных видов с континента на континент. Наиболее удобно такие перемещения изучать на голарктических видах, популяции которых обитают на нескольких континентах.

Еще в 70-х годах прошлого века на основании изменчивости BS в хромосомах одного из видов рода *Chironomus* – *C. tentans* – было сделано предположение о том, что этот вид проник в Северную Америку из Европы через Сибирь и Берингов мост (Acton, Scudder, 1971), так как его популяции на Аляске имели набор BS, промежуточный между Европой и Северной Америкой. К тому времени сведения о кариофонде сибирских популяций *C. tentans* еще отсутствовали, но Эктон и Скаддер посчитали возможным предположить, что дивергенция европейских BS началась уже в Сибири. Мы впервые провели одновременное изучение изменчивости BS у *C. tentans* в сибирских, европейских и североамериканских популяциях (Кикнадзе и др., 1993; Kiknadze *et al.*, 1996, 1998; Гундерина и др., 1996). Оказалось, что сибирские популяции сходны с европейскими по спектру BS, отличаясь от них лишь наличием небольшого числа уникальных сибирских BS и частотами некоторых основных или альтернативных BS. По цитогенетическим расстояниям сибирские и европейские популяции попадали в один палеарктический кластер (рис. 4). Североамериканские популяции, напротив, сильно отличались от европейских и сибирских по наличию у них эндемичных неарктических BS и изменению частот некоторых голарктических BS. Так, редкие в сибирских популяциях h'tenF3 и h'tenA4 становятся доминирующими в Северной Америке. Столь сильное различие в спектре и частотах BS между палеарктическими и неарктическими популяциями *C. tentans* выразилось в том, что цитогенетические расстояния между ними достигли уровня различий

между видами-близнецами (рис. 4). Это позволило разделить ранее единый голарктический вид *C. tentans* на два вида – палеарктический *C. tentans* и неарктический *C. dilutus* (Kiknadze *et al.*, 1996; Гундерина и др., 1996; Shobanov *et al.*, 1999). Сходная картина дивергенции BS в палеарктических и неарктических популяциях была обнаружена и у других голарктических видов (*C. pallidivittatus*, *C. plumosus*, *C. entis*, *C. anthracinus*, *C. annularius*) с той только разницей, что дифференцированные популяции сохранили принадлежность к одному виду (Kiknadze *et al.*, 1998, 2000, 2005; Андреева, 1999; Голыгина, 1999; Butler *et al.*, 1999).

У всех исследованных голарктических видов сибирские популяции оказались более полиморфными по спектрам BS, гетерозиготности популяции, среднему числу гетерозиготных инверсий, чем неарктические; внутриконтинентальная дивергенция этих популяций была более глубокой. Все эти данные свидетельствуют о том, что сибирские популяции являются более старыми по отношению к неарктическим. К тому же в сибирских (якутских) популяциях были найдены редкие h'tenF3 и h'tenA4 BS, которые стали затем характерными для Северной Америки. Соответственно возникает предположение, что североамериканские по-



Рис. 4. Дендрограмма дивергенции популяций видов-близнецов – палеарктического *Chironomus tentans* и неарктического *C. dilutus*, – построенная на основе цитогенетических расстояний (Dcg) между популяциями (Андреева, 1999).

пуляции произошли от сибирских популяций после миграции последних через Берингов мост. Конечно, нельзя исключать полностью возможность миграции европейских популяций в Северную Америку через Гренландию, но этот путь значительно более сложный.

Чтобы объяснить причину миграции сибирских популяций голарктических видов в Северную Америку, важно подчеркнуть, что последнее четвертичное оледенение длительно захватывало большую часть Северной Америки и Европы, в то время как в Сибири сплошного оледенения не было никогда. Отдельные зоны оледенения наблюдались в Сибири в основном в горных районах. Соответственно после завершения оледенения хирономидная фауна Северной Америки была сильно обеднена и ее восполнение могло происходить за счет миграции сибирских хирономид в периоды существования Берингова моста.

Можно предположить, что сильные изменения BS после миграции видов в Северную Америку явились следствием колонизационного стресса. Своеобразная «хромосомная революция» при миграции имела предположительно следующий сценарий: интервенция сибирских популяций, возможно, происходила в начале плейстоцена вслед за окончанием последнего оледенения в Северной Америке (Martin, Porter, 1973; Kiknadze *et al.*, 1998, 2000) или в конце плиоцена (Martin *et al.*, 2002). Резкая смена условий среды могла привести к повышению частоты возникновения хромосомных перестроек, так как в стрессовых условиях возрастает изменчивость, генерируемая рекомбинационными и мутационными процессами (Беляев, Бородин, 1980). Низкая численность, связанная с массовой гибелью особей в экстремальных условиях, либо с заселением новых экологических ниш по принципу основателя, благоприятствовала достаточно быстрому изменению частот BS и их фиксации.

Эколого-географический анализ многих голарктических таксонов животных и растений показал, что степень таксономических различий между ними хорошо коррелирует с длительностью межконтинентальной изоляции, вызванной разрушением Берингова моста (Городков, 1976; Куренцов, 1976; Хоффман, 1976). Так, предполагается, что популяции животных,

изолированные в конце юрм-висконсинского периода (около 30 тыс. лет назад), принадлежат к одному виду; виды, изолированные в конце рисс-иллинойского периода (около 75 тыс. лет тому назад), являются полувидами или близкими видами; виды, изолированные в конце миндель-канзаского периода или раньше (300–1000 тыс. лет тому назад), оказываются хорошими аллопатрическими видами. Выявленная корреляция между таксономическим статусом и временем континентальной изоляции популяций голарктических видов дает возможность предполагать, что предки изученных нами видов, *C. dilutus* и *C. tentans*, проникли в Северную Америку из Евразии в начале плейстоцена или в конце плиоцена и эволюционировали до статуса видов-близнецов. Популяции других голарктических видов мигрировали позднее и дивергировали до уровня географических популяций.

Однако можно предположить и другой вариант объяснения различной степени дивергенции популяций разных голарктических видов при континентальной изоляции: основное значение в дивергенции имеет не продолжительность континентальной изоляции, а разная способность геномов реагировать на колонизационный стресс и экологический отбор. В пользу последнего предположения свидетельствуют молекулярные данные по дивергенции двух митохондриальных генов хирономид о том, что *C. tentans*, дивергировавший до двух видов-близнецов, и *C. pallidivittatus*, дивергировавший только до дифференцированных популяций в Палеарктике и Неарктике, мигрировали в Северную Америку одновременно (Martin *et al.*, 2002).

Хромосомная эволюция и видообразование

Сравнительный анализ BS у видов рода *Chironomus* позволяет оценить эволюционные взаимоотношения между видами и построить филогенетические деревья. В качестве меры, характеризующей степень дивергенции BS, было использовано число точек разрывов, вызывающих изменение порядка дисков в сравниваемых BS. Использование специально разработанного метода позволило оценить степень дивергенции BS в 5 хромосомных плечах (A, C, D, E, F)

у изученных видов хирономид (Гусев и др., 2001; Kiknadze *et al.*, 2003; Гундерина и др., 2005а, б). Степень дивергенции, т. е. число точек разрывов, различающих BS, растет с увеличением ранга таксономического различия сравниваемых видов (Гундерина и др., 2005а).

В настоящей работе мы анализируем дерево, построенное по данным о числе точек разрывов в трех плечах хромосом, А, Е, F, так как к настоящему времени у некоторых видов рода *Chironomus*, в частности у австралийских видов, BS проанализированы только для этих трех плеч. NJ-дерево (Saitou, Nei, 1987), построенное на основании числа точек разрывов в 3 плечах (А, Е, F) хромосом при попарном сравнении BS 87 видов хирономид, демонстрирует сложно разветвленную иерархическую систему (рис. 5). Можно видеть, что BS видов из разных цитоккомплексов и групп близкородственных видов в большинстве случаев образуют на дереве независимые, четко дифференцированные кластеры. Первым на дереве отделяется кластер, в состав которого входят два четко дифференцированных субкластера. Один из них образован BS видов из цитоккомплекса *camptochironomus*, другой – из цитоккомплекса *maturus*. Затем на дереве отделяется каскад из трех кластеров, образованных BS видов из цитоккомплекса *pseudothummi*. Остальная часть дерева представлена BS видов цитоккомплекса *thummi*. Это сложная и разветвленная система кластеров, большинство из которых соответствуют отдельным группам близкородственных видов – *plumosus*, *albiculatus*, *aberratus*, *pilicornis*, *tenuistylus* и *piger*. Две группы видов-близнецов – *decorus* и *obtusidens* – объединяются в один кластер. Полученное дерево свидетельствует о том, что эволюция BS хорошо соответствует таксономическому положению видов в роде *Chironomus*, идентифицированному по морфологическим признакам.

На представленном дереве наглядно видна связь между географическим распространением BS изученных видов хирономид и их филогенетическими отношениями. Анализ показывает, что связь эта не однозначна. В большинстве случаев наблюдается несомненная связь между географическим распространением BS и таксономическим статусом видов. Это хорошо демонстрируют BS видов цитоккомплекса *pseudothummi*. Они объединены в три кластера. Один из них

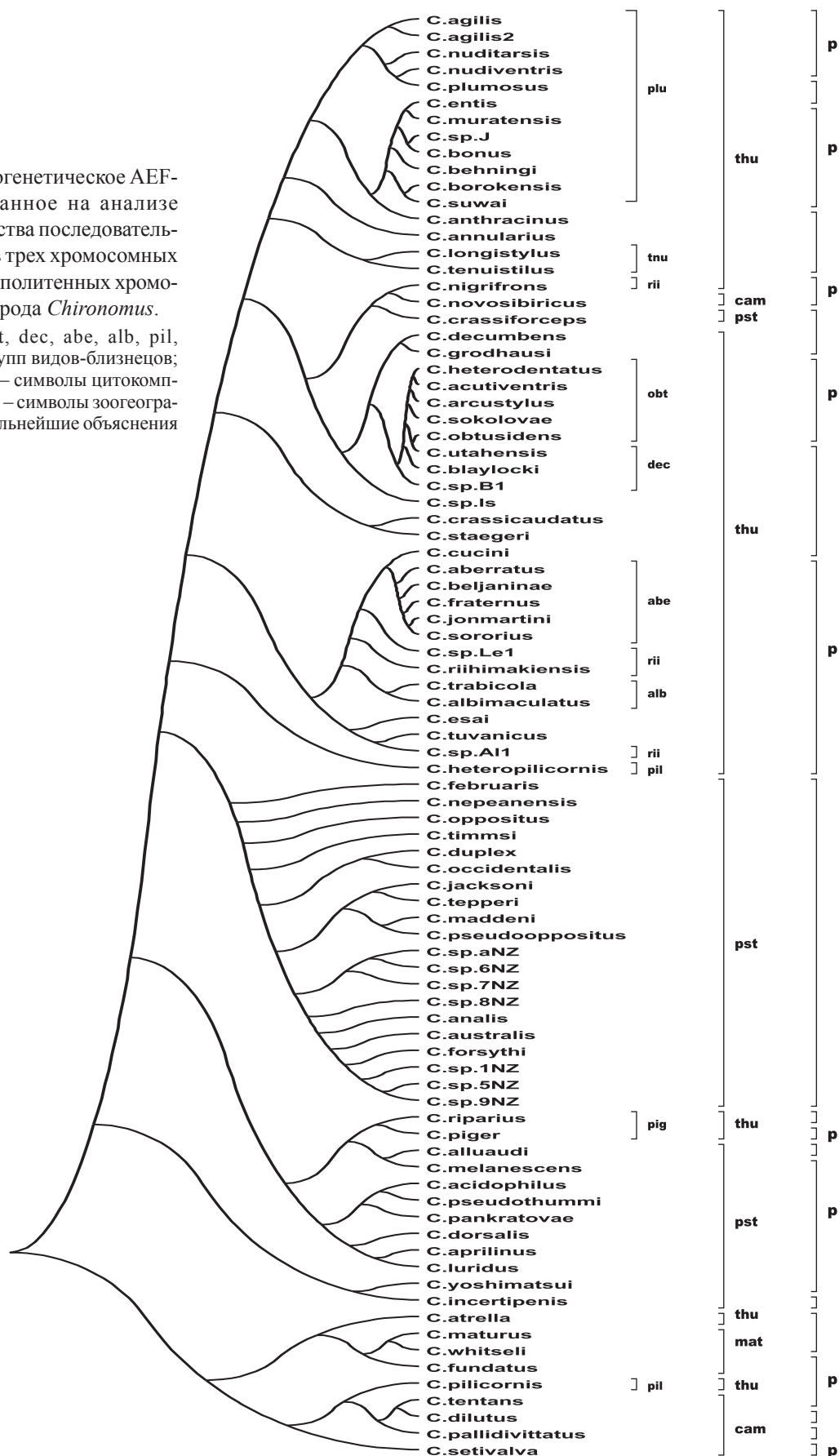
образован палеарктическими BS, второй – австралийскими. Третий кластер представлен всего двумя BS, одна из которых – австралийская, а другая – палеарктическая. Вместе с тем BS видов цитоккомплекса *camptochironomus* входят в один кластер, независимо от того, в каком географическом районе они встречаются. Такая же закономерность наблюдается и для видов цитоккомплекса *maturus*. BS видов цитоккомплекса *thummi* распространены на всех континентах, что хорошо демонстрирует представленное дерево. Вместе с тем достаточно ясно видно, что в большинстве случаев BS видов, входящие в одну группу близкородственных видов, имеют одинаковое географическое распространение. Вследствие этого географическое разнообразие BS в цитоккомплексе *thummi* определяется разной географической локализацией групп близкородственных видов, входящих в состав этого цитоккомплекса.

Следует отметить некоторые исключения из этого общего правила. Так, в кластер с палеарктическими BS видов цитоккомплекса *pseudothummi* входят голарктические BS *C. riparius*, вида из цитоккомплекса *thummi*. Палеарктические BS *C. novosibiricus* – вида из цитоккомплекса *camptochironomus* и австралийские BS *C. crassiforceps* – вида из цитоккомплекса *pseudothummi* объединяются с палеарктическими BS вида из цитоккомплекса *thummi* – *C. nigrifrons* и входят в систему кластеров BS цитоккомплекса *thummi*. Такая ситуация может быть результатом вторичной транслокации соответствующих хромосомных плеч (Keyl, 1962), произошедшей у этих видов в ходе эволюции кариотипов хирономид относительно недавно. Следствием этого является изменение комбинации плеч, объединяющихся в одну хромосому, и соответственно изменение цитоккомплекса, к которому принадлежит вид.

Разнообразие географической кластеризации BS в разных цитоккомплексах может быть обусловлено различием исторического срока дивергенции этих видов и стратегии заселения разных континентов этими видами. Так, BS видов цитоккомплекса *camptochironomus* независимо от их географической локализации попадают в один кластер. Это может быть обусловлено тем, что предшественник палеарктического *C. tentans* и неарктического *C. dilutus* был, как

Рис. 5. NJ-филогенетическое АЕФ-дерево, основанное на анализе попарного сходства последовательностей дисков в трех хромосомных плечах (А, Е, F) политенных хромосом у 84 видов рода *Chironomus*.

plu, tnu, rii, obt, dec, abe, alb, pil, pig – символы групп видов-близнецов; thu, cam, pst, mat – символы цитокмплексов; р, n, h, а, е – символы зоогеографических зон. Дальнейшие объяснения в тексте.



и *C. pallidivittatus*, голарктическим видом. При этом полное, но относительно недавнее географическое разделение этих видов не привело еще к их полной цитогенетической дивергенции и формированию не дерева независимых кластеров. Вместе с тем виды цитокомплекса *pseudothummi* считаются наиболее древними в роде *Chironomus*, что позволяет проявиться как цитогенетическим, так и географическим факторам, обуславливающим их эволюционную дивергенцию. А это приводит к тому, что BS видов этого цитокомплекса объединяются в дискретные кластеры в соответствии с их географическим распространением. Таким образом, АЕФ-дерево позволяет увидеть относительное родство последовательностей дисков и видов и получить представление о географическом распространении видов этого рода в историческом прошлом на Земном шаре.

Заключение

Инверсионные последовательности дисков политенных хромосом (BS) были использованы как цитогенетические маркеры изменения порядка генов в геноме в процессе дивергенции популяций и видов рода *Chironomus*. Нами были исследованы BS в кариофондах 87 видов на 4 континентах и 4 зоогеографических зонах: Северная Евразия (Палеарктика), Северная Америка (Неарктика), Австралия (Австралийская зона), Африка (Эфиопская зона). Кроме того, были привлечены литературные данные о BS в Южной Америке (Неотропическая зона) и Индии (Ориентальная зона). Такой глобальный анализ географического распределения BS позволил выявить группу BS, распространенных на нескольких континентах (базовые BS, и группы эндемичных BS, свойственных каждому континенту. Среди базовых BS были обнаружены BS, встреченные на 4–5 континентах и которые можно рассматривать как космополитные: heab'A, heab'E, heb'E, heb'F (табл. 2). Такого рода инверсионные последовательности были известны у *D. melanogaster*, но не были ранее известны для видов *Chironomus*. Среди базовых BS у *Chironomus* преобладают последовательности со стандартным порядком дисков (1a-13g в плече E, 1a-23f в плече F) или очень близкие к ним BS, отличающиеся от стандарта всего 1–2

инверсиями (hb1'E, heab'E, hb1F, pabF) (табл. 2). Несколько отличается ситуация в плече A, где наиболее распространенной служит heab'A, отличающаяся 3 инверсиями от стандарта, а стандартная последовательность является более редкой. По-видимому, последовательность heab'A оказалась более благоприятной на разных континентах. Таким образом, можно полагать, что BS, распространенные на наибольшем числе континентов и близкие к стандарту, могли сохраниться в кариофонде рода со времени существования суперконтинента Пангеи и их можно рассматривать как наиболее примитивные.

Важно обратить внимание на то, что в современных условиях кариофонды популяций одного и того же вида, обитающие на разных континентах, имеют континент-специфический спектр BS, формирующийся за счет сочетания эндемичных для континентов BS и общих для разных континентов базовых BS. Это свидетельствует о том, что разные порядки генов оказываются необходимыми в разных условиях существования популяций.

Анализ табл. 2 показывает, что среди базовых BS, обнаруженных в кариофонде рода, в настоящее время наиболее часто встречаются палеарктические BS. Отчасти это может быть связано с тем, что цитогенетика палеарктических видов изучена наиболее полно по сравнению с видами из других зоогеографических зон и континентов. Но все же столь сильное преобладание р'BS может свидетельствовать о том, что Евразия и прежде всего Сибирь оказались наиболее благоприятными регионами для сохранения данных порядков генов. Следует добавить к этому, что Сибирь рассматривается как центр активного видообразования хирономид (Кикнадзе и др., 1991; Вюлькер, 1996). Многие из р'BS явились основой для возникновения п'BS *Chironomus* в Неарктике (Kiknadze *et al.*, 1996, 1998, 2000; Андреева, 1999; Голыгина, 1999; Butler *et al.*, 1999).

Литература

- Андреева Е.Н. Кариотипы и хромосомный полиморфизм у неарктических видов хирономид (Diptera, Chironomidae): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО РАН, 1999. 283 с.
- Беляев Д.К., Бородин П.М. Влияние стресса на частоту кроссинговера по 2-й хромосоме домовый мыши //

- Докл. АН СССР. 1980. Т. 253. С. 727–729.
- Вьюлкер В.Ф. Зоогеографические отношения сибирских видов *Chironomus* // Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти, Борок: ИБВВ и ИЭВБ РАН, 1996. С. 24–25.
- Голыгина В.В. Дивергенция кариотипов голарктических видов *Chironomus* группы *plumosus* в Палеарктике и Неарктике (Diptera, Chironomidae): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО РАН, 1999. 266 с.
- Голыгина И.И., Кикнадзе И.И. Кариофонд вида *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) в Палеарктике // Цитология. 2001. Т. 43. С. 507–519.
- Городков К.Б. Значение Берингии в формировании голарктических групп на примере двукрылых Helomyzidae и Scatophagidae (Diptera) // Берингия в Кайнозое. Владивосток, 1976. С. 354–367.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Айманова К.Г. и др. Цитогенетическая дифференциация природных и лабораторных популяций *Camptochironomus tentans* (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1996. Т. 32. С. 53–67.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Голыгина В.В. Внутривидовая дифференциация цитогенетической структуры популяций *Chironomus plumosus* L. – центрального вида группы видов-двойников (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1999а. Т. 35. С. 193–202.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Голыгина В.В. Внутривидовая дифференциация цитогенетической структуры у видов рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1999б. Т. 35. С. 322–328.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Голыгина В.В. Дифференциация цитогенетической структуры природных популяций видов-двойников группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1999в. Т. 35. С. 606–614.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И. Дивергенция кариофондов видов-двойников группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 2000. Т. 36. С. 339–347.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. и др. Дивергенция последовательностей дисков политенных хромосом как отражение эволюционных преобразований линейной структуры генома // 2005а. Т. 41. С. 187–195.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. и др. Особенности дивергенции последовательностей дисков в разных плечах политенных хромосом отражают относительную независимость эволюции отдельных компонентов генома // Генетика. 2005б. Т. 41. С. 549–558.
- Гусев В.Д., Немытикова Л.А., Чужанова Н.А. Быстрый метод выявления взаимосвязей в подборках функционально и/или эволюционно близких биологических тестов // Молекуляр. биология. 2001. Т. 35. С. 1015–1022.
- Кикнадзе И.И., Блинов А.Г., Колесников Н.Н. Молекулярно-цитологическая организация генома хирономид // Структурно-функциональная организация генома. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. С. 4–58.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др. Кариотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 113 с.
- Кикнадзе И.И., Айманова К.Г., Гундерина Л.И. и др. Хромосомный полиморфизм в уральских и сибирских популяциях *Camptochironomus tentans* // Зоол. журнал. 1993. Т. 72. С. 59–75.
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. и др. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии. Новосибирск: Наука. Сиб. издат. фирма РАН, 1996. 162 с.
- Кикнадзе И.И., Голыгина В.В., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. Хромосомный полиморфизм и его роль в дивергенции популяций и видов у хирономид // Сиб. экол. журнал. 2004а. Т. 11(5). С. 635–652.
- Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И., Истомина А.Г. и др. Реконструкция хромосомной эволюции в роде *Chironomus* // Евразийский энтомол. журнал. 2004б. Т. 3. С. 265–273.
- Куренцов А.И. Значение берингийских связей в зоогеографии голарктической энтомофауны // Берингия в Кайнозое. Владивосток, 1976. С. 405–407.
- Хоффман Р.С. Экологический и зоогеографический анализ миграции животных через Берингийский мост суши в четвертичном периоде // Берингия в Кайнозое. Владивосток, 1976. С. 354–367.
- Шобанов Н.А., Шилова А.И., Белянина С.И. Объем и структура рода *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae): обзор мировой фауны // Эволюция и систематика хирономид. Тольятти; Борок: ИБВВ и ИЭВБ РАН, 1996. С. 44–96.
- Acton A.B., Scudder G. The zoogeography and races of *Chironomus tentans* // Limnologica. 1971. V. 8. P. 83–92.
- Ayala F.J., Coluzzi M. Chromosome speciation: human, *Drosophila*, and mosquitoes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2005. V. 102. P. 6535–6542.
- Beermann W. Chromosomes and genes // Results and problems in cell differentiation. 1972. V. 4. P. 1–33.
- Butler M.G., Kiknadze I.I., Golygina V.V. et al. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Genome. 1999. V. 42. P. 797–815.
- Bridges C.B. Salivary gland chromosome maps, with a

- key to the banding of chromosomes of *Drosophila melanogaster* // J. Heredity. 1935. V. 26. P. 60–64.
- Dobzhansky Th. Genetics of evolutionary process. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Eichler E., Sankoff D. Structural dynamics of eukaryotic chromosome evolution // Science. 2003. V 301. P. 793–797.
- Judd B.H., Shen M.W., Kaufman T.C. The anatomy and function of a segment of the X chromosome of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1972. V. 71. P. 139–156.
- Keyl H-G. Chromosome evolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. 1962. V. 13. P. 464–514.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G. *et al.* Geographic variation in polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Camptochironomus tentans* (Fabr.) // Can. J. Zool. 1996. V. 74. P. 171–191.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G. *et al.* Divergent cytogenetic evolution in Nearctic and Palearctic populations of sibling species in subgenus *Camptochironomus* Kieffer // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 361–376.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Golygina V.V. *et al.* Intercontinental cytogenetic differentiation in *Chironomus* entis Shobanov, a Holarctic species in plumosus-group (Diptera, Chironomidae) // Genome. 2000. V. 43. P. 857–873.
- Kiknadze I.I., Gunderina L.I., Istomina A.G. *et al.* Similarity analysis of inversion banding sequences of *Chironomus* species (breakpoint phylogeny) // Bioinformatics of genome regulation and structure / Eds N. Kolchanov, R. Hofstaedt. Kluwer Acad. Press, 2003. P. 245–253.
- Kiknadze I.I., Wuelker W.G., Istomina A.G., Andreeva E.N. Banding sequences pool in *Chironomus anthracinus* Zett. (Diptera, Chironomidae) in Palearctic and Nearctic // Евроазиатский энтомологический журнал. 2005. Т. 4. С. 13–27.
- King M. Species evolution: the role of chromosome change. N.Y., 1993. 336 p.
- Kumar S., Tamura K., Jakobsen I.B., Nei M. MEGA 2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software // Tempe, Arizona, USA: Arizona State Univ., 2001.
- Lefevre G. A photographic representation and interpretation of the polytene chromosome of *Drosophila melanogaster* salivary gland // The genetics and biology of *Drosophila*. L.; N.Y.; S-F.: Acad. Press., 1976. V. 19. P. 32–67.
- Martin J. A review of genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). IY. The karyosystematics of australis group in Australia // Chromosoma. 1971. V. 35. P. 418–430.
- Martin J., Porter D.L. The salivary gland chromosomes of *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) (Diptera, Chironomidae): Description of inversions and comparison of Nearctic and Palearctic karyotypes // Stud. Natur. Sci. (Portales, New Mexico). 1973. V. 1(6). P. 1–25.
- Martin J. Chromosome as tools in taxonomy and phylogeny of Chironomidae (Diptera) // Entomol. Scand. 1979. Suppl. 10. P. 67–74.
- Martin J., Guriev V., Blinov A. Population variability in *Chironomus* (*Camptochironomus*) species (Diptera, Nematocera) with Holarctic distribution: evidence of mitochondrial gene flow // Insect Mol. Biol. 2002. V. 11. P. 387–397.
- Marques-Bonet T., Caceres M., Bertranpetit *et al.* Chromosomal rearrangements and the genomic distribution of gene-expression divergence in humans and chimpanzees // Trends in Genetics. 2004. V. 20. P. 524–529.
- Michailova P.V. The polytene chromosomes and their significance to the systematics of the family Chironomidae, Diptera // Acta Zool. Fenn. 1989. V. 186. 107 p.
- Muller H.J. Bar duplication // Science. 1936. V. 83. P. 528–530.
- Navarro A., Barton N.H. Accumulating postzygotic isolation genes in parapatry: a new twist on chromosomal speciation // Evolution. 2003. V. 57. P. 447–459.
- Painter T.S. Salivary chromosomes and the attack on the gene // J. Heredity. 1934. V. 25. P. 465–476.
- Saether O. Zoogeographical patterns in Chironomidae (Diptera) // Verh. Intern. Verein Limnol. 2000. V. 27. P. 290–302.
- Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. V. 4. P. 406–425.
- Saxena S. Basic patterns in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera): polytene chromosomes of the three Indian species *C. plumatisetigerus*, *C. calipterus*, and *C. sp.* // Chironomids: From gene to Ecosystems / Ed. P. Cranston. Australia: CSIRO, 1995. P. 39–48.
- Severson D.W., de Bruyn B., Lovin D.D. *et al.* Comparative genome analysis of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti* with *Drosophila melanogaster* and malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* // J. Heredity. 2004. V. 95. P. 103–113.
- Shobanov N.A., Kiknadze I.I., Butler M.G. Palearctic and Nearctic *Chironomus* (*Camptochironomus*) *tentans* (Fabricius) are different species // Entomol. Scand. 1999. V. 30. P. 311–322.
- White M.J. Animal Cytology and Evolution. L.; N.Y.; Melburn; Cambridge Univ. Press., 1977. 961 p.
- Wuelker W. Basic pattern in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera) // Z. Zool. Syst.

- Evol. 1980. V. 18. P. 112–123.
- Wuelker W., Sublette J.E., Martin J. Zur Cytotaxonomie nordamerikanischer Chironomus-Arten // Ann. Zool. Fenn. 1968. V.5. P.155–158.
- Wuelker W., Martin J. Karyosystematics of the *Chironomus* staegeri group // Stud. Nat. Sci. (Portales, New Mexico). 1971. V. 1(1). P. 22–34.
- Wuelker W., Martin J. A review of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). VI. Cytology of the matus-komplex // Stud. Nat. Sci. (Portales, New Mexico). 1974. V. 1(9). P. 1–24.
- Wuelker W., Morath E. South American *Chironomus* (Diptera). Karyotypes and their relations to North America // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. V. 2. P. 389–397.
- Wuelker W., Sublette J.E., Morath E., Martin J. *Chironomus columbiensis* n. sp. in South America and *C. anonymus* Williston in North America – closely related species // Stud. Neotr. Fauna and Environment. 1989. V. 24. P. 121–136.
- Zdobnov E.M., von Mering C., Letunic I. *et al.* Comparative genome and proteome analysis of *Anopheles gambiae* and *Drosophila melanogaster* // Science. 2002. V. 298. P. 149–159.

CHROMOSOMES AND CONTINENTS

I.I. Kiknadze¹, L.I. Gunderina¹, M.G. Butler², W.G. Wuelker³, J. Martin⁴

¹ Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: kiknadze@bionet.nsc.ru;

² North Dakota State University, Fargo 58 105-55-17, USA; ³ University of Freiburg, Freiburg D-79 104, Germany; ⁴ University of Melbourne, Melbourne, Victoria 3010, Australia

Summary

Evolution of polytene chromosome inversion banding sequences in 121 species of the genus *Chironomus* was investigated to determine a role of changes in linear structure of genomes in species divergence at different continents. The banding sequences pool of the genus *Chironomus* and geographic distribution of different banding sequences were analysed. There were 64 Palearctic, 22 Nearctic, 8 Holarctic, 24 Australian and 3 Ethiopian species among investigated one. It was established that there were different categories of banding sequences: endemic banding sequences specific for each of continents or zoogeographic zones (Palearctic, Nearctic, Holarctic, Australian, Ethiopian banding sequences) and basic banding sequences common for two, or three, or four continents. The basic sequences were considered as primitive one. The origin and divergence of banding sequences are discussed.