



КАРИОФОНДЫ, ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ГОЛАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ ХИРОНОМИД

**Кикнадзе И.И.¹, Голыгина В.В.¹, Андреева Е.Н.¹, Гундерина Л.И.¹,
Истомина А.Г.¹, Айманова К.Г.¹, Батлер М.Дж.², Мартин Дж.³, Вюлкер В.Г.⁴**

1. Лаборатория клеточной биологии, Институт цитологии и генетики СО РАН
2. Отдел зоологии, Университет Фарго, Северная Дакота, США
3. Отдел генетики, Университет Мельбурна, Австралия
4. Институт биологии 1, Университет Фрайбурга, Германия

Институт цитологии и генетики СО РАН
630090, Новосибирск, пр. акад. Лаврентьева, 10
тел.: (3832) 33–19–75, факс: (3832) 33–12–78
email:

Хорошо известно, что природные популяции многих видов животных и растений характеризуются высоким уровнем хромосомного полиморфизма, связанного с наличием пара- и перичентрических инверсий, транслокаций, хромосомных слияний и т.д. Многими исследователями, и прежде всего работами Добжанского и его сотрудников [1–4] было доказано, что хромосомный полиморфизм в популяциях имеет адаптивное значение, а фиксация хромосомных перестроек в кариотипе связана с видообразованием.

Данная работа посвящена изучению закономерностей хромосомной изменчивости у голарктических видов. Анализ хромосомных перестроек у этих видов представляет особый интерес в связи с тем, что они занимают громадный ареал, включающий Палеарктику с ее разнообразным спектром климатических условий и Неарктику с неменьшим разнообразием климатических зон. Особенно важно подчеркнуть, что палеарктические и неарктические популяции голарктических видов оказались континентально изолированными в течение 1,5–2 млн лет после исчезновения Берингийского перешейка. В связи с этим голарктические виды представляют одну из самых удобных моделей для изучения внутривидовой цитогенетической дивергенции при континентальной изоляции, а также роли хромосомных перестроек в адаптации популяций и видообразовании [5–10].

Интерес к голарктическим видам и их цитогенетической дивергенции на разных континентах возник давно, но, как оказалось, таких видов очень мало во всех семействах животных. В частности, фауна Америки имеет до 95–98% эндемичных видов двукрылых, по сравнению с Палеарктикой. Большие трудности возникают и при сборах материала по всему огромному ареалу голарктических видов.

Астон [11, 12, 13] был первым, кто начал сравнительное исследование хромосомного полиморфизма у голарктического *Camptochironomus tentans* в европейских и канадских популяциях. Он обнаружил большой спектр новых инверсионных последовательностей в американских популяциях по сравнению с европейскими. Но Астон был лишен возможности сделать обобщающие заключения о закономерностях выявленной им дивергенции кариотипов на разных континентах, так как основная часть ареала *C. tentans* в европейской части России и Сибири не была к тому времени исследована.

В настоящей работе впервые представлены цитогенетические данные о хромосомном полиморфизме по всему ареалу у 7 голарктических видов хирономид. В

таблице 1 представлен список видов и число изученных популяций, а на рисунке 1а, б указана их локализация.

Для анализа цитогенетической структуры популяций изучаемых голарктических видов хирономид были использованы оценки спектров и частот стандартных и инверсионных последовательностей дисков, так как инверсии составляют основной тип хромосомных перестроек, встречающихся в природных популяциях хирономид.

Таблица 1

Голарктические виды хирономид

Вид	Число изученных популяций	
	Палеарктика	Неарктика
<i>Camptochironomus tentans</i> (Fabricius)	22 (+2 LP)	13 (+6 LP)
<i>Camptochironomus pallidivittatus</i> Malloch	13	4
<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus)	18	40
<i>Chironomus entis</i> Shobanov	10	28
<i>Chironomus annularius</i> auctt.	5	5
<i>Chironomus anthracinus</i> Zetterstedt	2	4
<i>Glyptotendipes barbipes</i> Staeger	25	4

Результаты сравнительного анализа цитогенетической структуры палеарктических и неарктических популяций у всех изученных нами видов показали четкую дивергенцию кариотипов этих видов на разных континентах. Для описания обнаруженной дивергенции мы должны были ввести такие понятия, как палеарктические последовательности дисков (обнаружены только в Палеарктике), неарктические последовательности дисков (обнаружены только в Неарктике) и голарктические последовательности дисков (обнаружены как в Палеарктике, так и в Неарктике). Сочетание этих трех классов последовательностей для нескольких видов представлено в таблице 2.

Из таблицы 2 видно, что у *C. plumosus* из 31 найденной последовательности 52% было палеарктических, 25% неарктических и 25% голарктических. У вида-близнеца *C. plumosus* – *C. entis* из 44 выявленных последовательностей 50% оказались палеарктическими, 36% – неарктическими и 14% – голарктическими. Сходная картина соотношения классов последовательностей обнаружена и у другой пары видов-близнецов: у *C. pallidivittatus* из 29 установленных последовательностей 66% были палеарктическими, 17% – неарктическими и 17% – голарктическими, а у *C. tentans* из 62 последовательностей 63% было палеарктическими, 27% – неарктическими и 10% – голарктическими. Близкие соотношения последовательностей наблюдаются и у голарктического вида из другого рода – *G. barbipes* (табл. 2).

Таким образом, для всех изученных голарктических видов характерна общая картина дивергенции кариотипов: в Неарктике появляется до 1/3 новых инверсионных последовательностей, никогда не встречающихся в Палеарктике. Кроме того, некоторые голарктические последовательности, полиморфные в Палеарктике, оказались фиксированными в Неарктике, и на их основе в Неарктике возникли уже новые неарктические последовательности. Частоты встречаемости последовательностей каждого класса в Палеарктике и Неарктике показаны на рисунке 2 на примере видов-близнецов *C. tentans* и *C. pallidivittatus*. Представленные данные четко демонстрируют распределение последовательностей: в Неарктике встречаются только неарктические и голарктические, в Палеарктике только палеарктические и голарктические последовательности. Подобное распределение указывает на то,

что мы имеем дело не с клинами, а с реальной дивергенцией последовательностей.

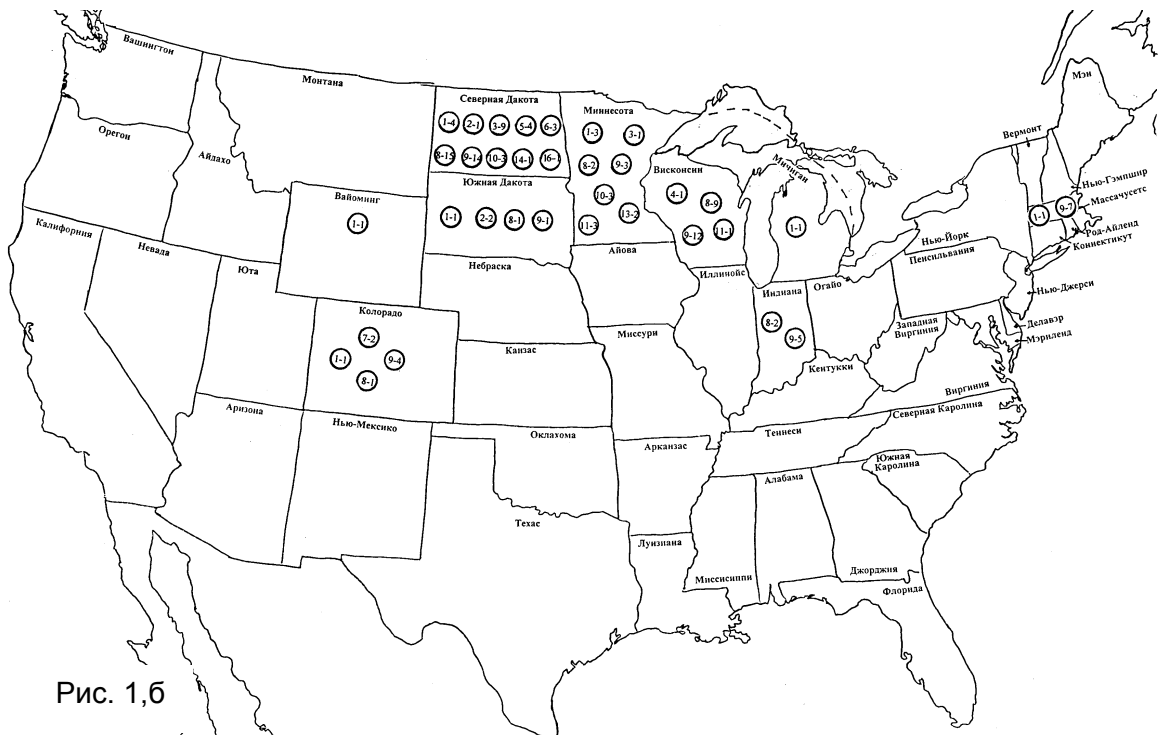
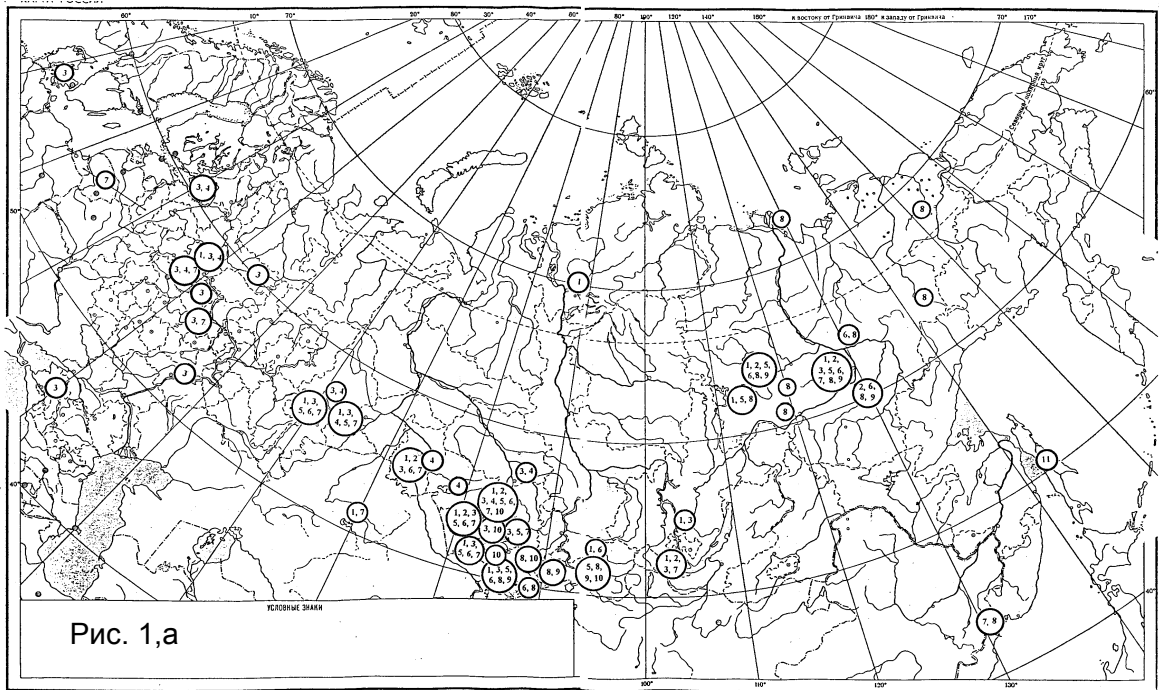


Рис. 1а, б. Локализация популяций исследованных голарктических видов в Палеарктике (а) и Неарктике (б). В Палеарктике цифры в кружках обозначают виды, исследованные в данном регионе, из них голарктическими являются: *C. tentans* (1), *C. pallidivittatus* (2), *C. plumosus* (3), *C. entis* (4), *G. barbipes* (6). В Неарктике цифры в кружках обозначают также число популяций данного вида в каждом штате США. Голарктические виды здесь: *C. tentans* (1), *C. pallidivittatus* (2), *C. entis* (8) и *C. plumosus* (9).

Таблица 2

Цитогенетические показатели голарктических видов

Вид	Число последовательностей	Число гомозиготных неарктических комбинаций	Цитогенетические расстояния между популяциями			Цитогенетические расстояния между видами-близнецами
			в Палеарктике	в Неарктике	межконтинентальные	
<i>C. plumosus</i>	31 (16P*+8H*+7N*)	2	0,071±0,008	0,020±0,003	0,699	2,50
<i>C. entis</i>	44 (22P+6H+16N)	4	0,078±0,011	0,018±0,002	0,756	
<i>C. pallidivittatus</i>	29 (19P+5H+5N)	2	0,064±0,018	0,006±0,004	0,272	1,96
<i>C. «tentans»</i>	62 (39P+6H+17N)	10	0,113±0,080	0,313±0,118	1,650	
<i>C. tentans</i>	44 (38P+6H -)					
<i>C. dilutus</i>	23 (- 6H+17N)	10				
<i>G. barbipes</i>	47 (20P+11H+16N)	1	0,119±0,011	0,022±0,008	0,520	

*P – палеарктические последовательности; *H – голарктические последовательности; *N – неарктические последовательности

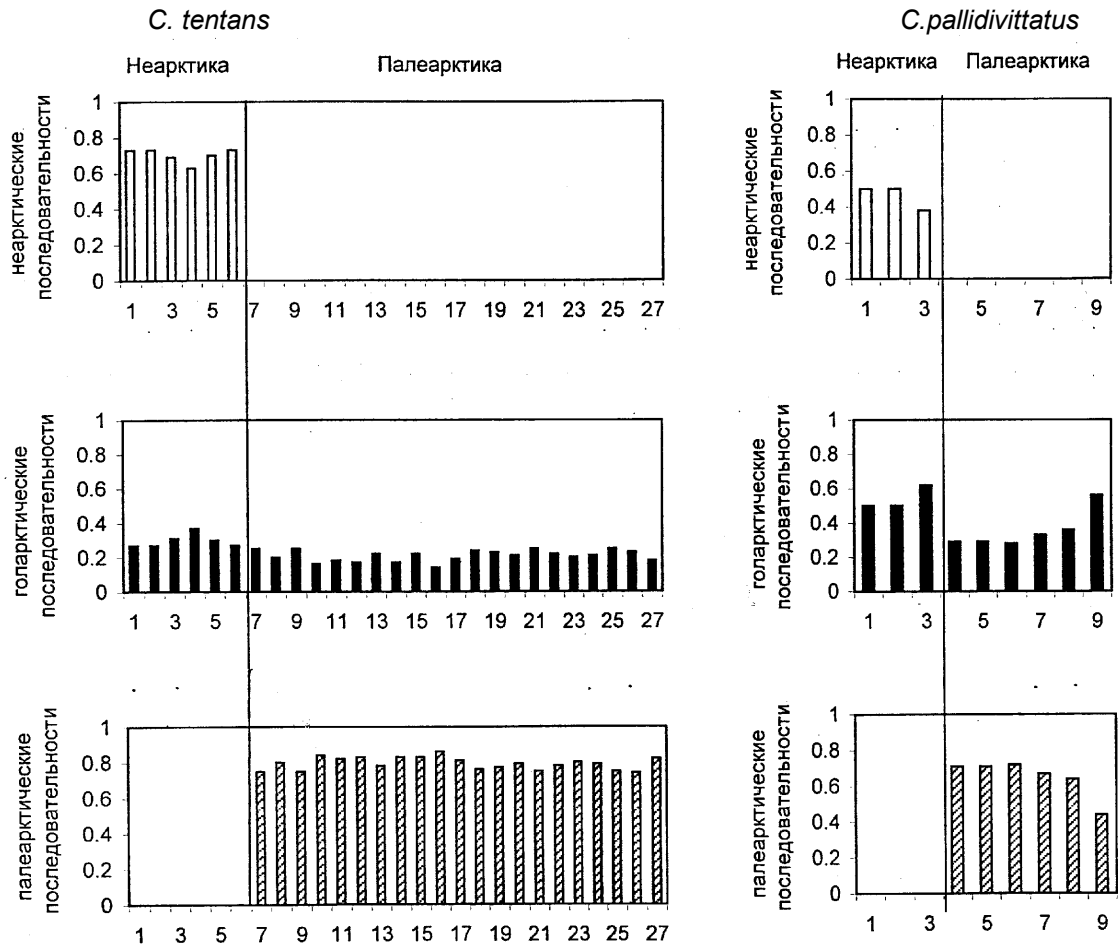


Рис. 2. Частоты встречаемости неарктических, голарктических и палеарктических последовательностей в популяциях Неарктики и Палеарктики у видов-близнецов *C. tentans* и *C. pallidivittatus*. По вертикали – частоты, по горизонтали – номера популяций.

Количественные оценки уровня цитогенетической дивергенции были определены путем расчета цитогенетических дистанций по Нею (табл. 2). Из таблицы 2 видно, что межпопуляционные различия в пределах каждого из континентов сходны у разных видов и колеблются от 0,064 до 0,119 в Палеарктике и от 0,006 до 0,313 в Неарктике. В то же время межконтинентальные различия между популяциями в пределах каждого из видов существенно выше внутриконтинентальных. Эти межконтинентальные различия приближаются к уровню четко дифференцированных географических популяций или подвидов. Особенно следует обратить внимание на уровень межконтинентальных различий цитогенетических дистанций, обнаруженный у *C. tentans*. Он близок к уровню различий между видами-близнецами *C. tentans* и *C. pallidivittatus*. Это обстоятельство в совокупности с наличием гомозиготных последовательностей в 6 хромосомных плечах позволило нам считать неарктические популяции *C. tentans* как самостоятельный вид – *C. dilutus* sp. n. [6]. У него найдены и морфологические отличия от палеарктического *C. tentans* [14].

Дендрограммы, построенные на оценках цитогенетических дистанций, четко демонстрируют два основных кластера, соответствующих группе палеарктических и группе неарктических популяций для каждого из видов (рис. 3,а-в), подтверждая заключение о четкой дивергенции кариотипов на обоих континентах. Однако следует обратить внимание на то, что уровень дивергенции у разных видов различен.

Наиболее высок он у *C. tentans*, вследствие чего нам пришлось разделить этот ранее считавшийся голарктическим вид на два вида: палеарктический *C. tentans* и неарктический *C. dilutus*. У вида-близнеца *C. pallidivittatus* палеарктические и неарктические популяции дивергировали значительно меньше, и их можно рассматривать как географические популяции. Разный уровень дивергенции наблюдается и в другой паре видов-близнецов: *C. plumosus* и *C. entis*. Наименее дивергированными оказались палеарктические и неарктические популяции *C. pallidivittatus* и *G. barbipes*.

Анализируя общий спектр инверсионных последовательностей у каждого из голарктических видов, следует обратить внимание на то, что основной вклад в дивергенцию кариотипов вносят новые последовательности, встречающиеся в гомозиготах, а также голарктические последовательности, фиксированные в Неарктике, но являющиеся полиморфными в Палеарктике. Из таблицы 2 видно, что уровень цитогенетической дивергенции хорошо коррелирует с числом неарктических гомозигот.

На примере *G. barbipes* нами было показано, что голарктические последовательности, по-видимому, являются самыми древними и служат основой для образования как неарктических, так и палеарктических последовательностей [15].

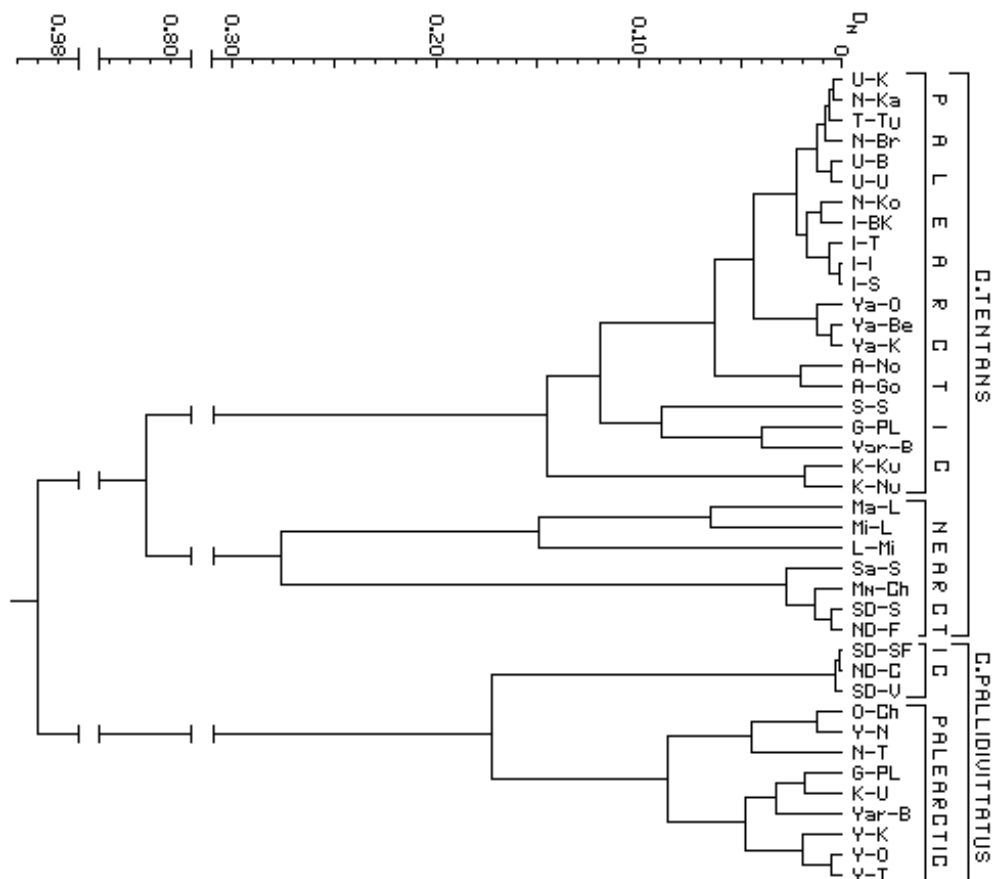


Рис. 3,а

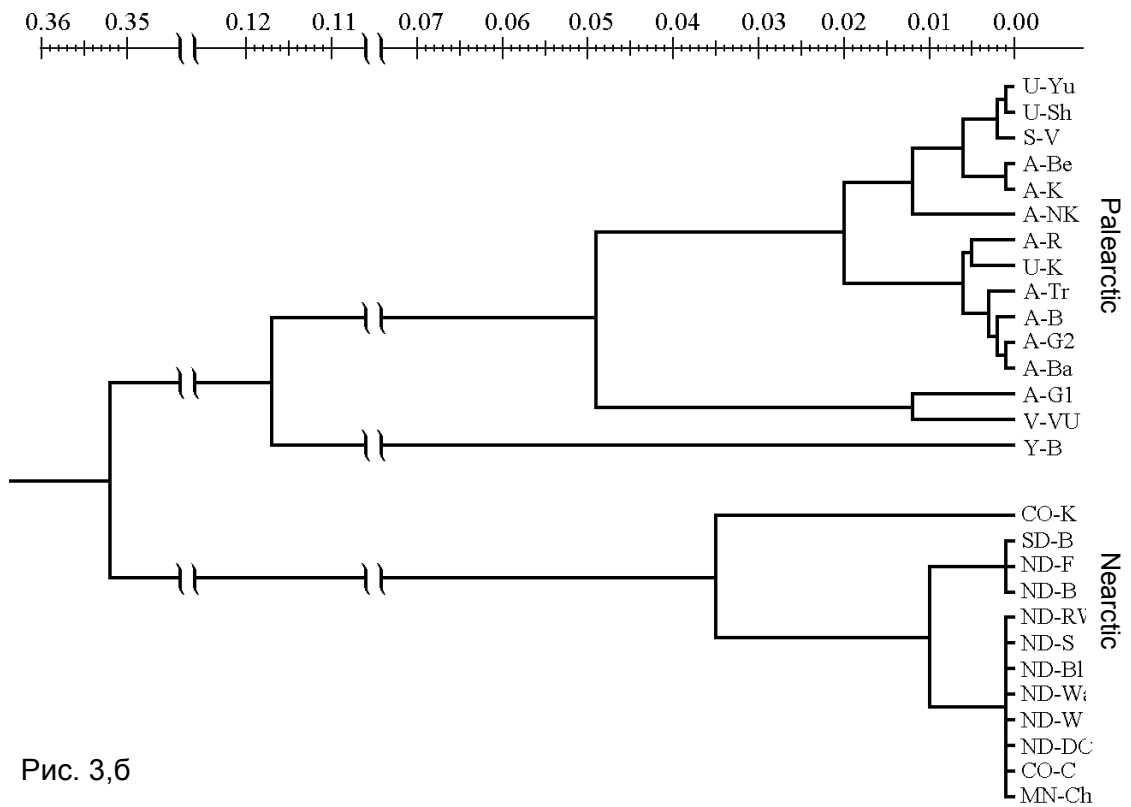


Рис. 3,б

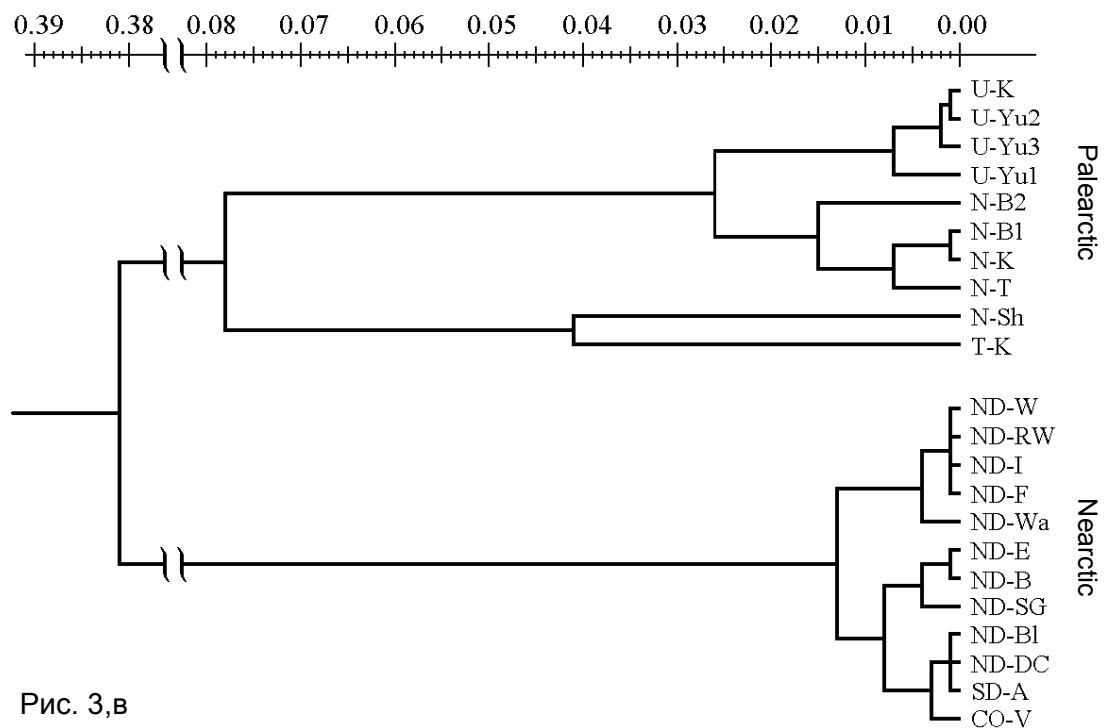


Рис. 3,в

Рис. 3,а-в. Дендрограммы цитогенетических расстояний между популяциями голарктических видов: а – *C. tentans* и *C. pallidivittatus*, б – *C. plumosus* и в – *C. entis*.

В настоящее время принято считать [13, 16], что палеарктические, и, в частности, сибирские популяции, явились исходными для Неарктики. Миграция палеарктических видов в Неарктике происходила в основном через Берингийский мост в плейстоцене (хотя нельзя исключать также некоторую миграцию палеарктических видов и через о. Шпицберген). После исчезновения Берингийского моста популяции голарктических видов оказались континентально изолированными в Палеарктике и Неарктике. Анализируя современное состояние этих фаун, можно полагать, что установленная нами глубокая цитогенетическая дивергенция между палеарктическими и неарктическими популяциями хирономид, по всей вероятности, отражает взрыв хромосомной изменчивости, связанной с колонизацией Северной Америки исследованными видами в плейстоцене. При колонизации, по-видимому, возникла группа неарктических инверсий. Часть из этих инверсий оказалась способной фиксироваться в гомозиготах, и эта часть инверсий создала основной фактор цитогенетической дивергенции, приведший к формированию либо видового уровня дивергенции, как у *C. tentans* и *C. dilutus*, либо к уровню географических популяций, как у *C. pallidivittatus*, *C. plumosus*, *C. entis* и *G. barbipes*. Другая группа инверсий, включающая нефиксированные неарктические последовательности, создала сбалансированный полиморфизм, обеспечивающий адаптацию популяций в Неарктике.

Длительная континентальная изоляция в течение 1,5–2 млн лет поддержала изоляцию отдельных неарктических инверсионных последовательностей и фиксацию в Неарктике некоторых голарктических последовательностей, оказавшихся видоспецифическими в Неарктике и, возможно, усилила дивергенцию неарктических популяций за счет последующего возникновения редких гетерозиготных инверсий.

Различия в степени цитогенетической дивергенции у разных голарктических видов могут быть связаны как с разным временем колонизации Северной Америки, так и с разным уровнем колонизационного стресса, испытанного видами, в котором существенную роль могут играть мобильные элементы.

Анализ сибирских популяций голарктических видов, впервые проведенный в данной работе, позволил получить ответ на давний вопрос цитогенетиков [12, 13], где же начинается дивергенция кариотипов: уже в Сибири, или только в Северной Америке. Сейчас с уверенностью можно сказать, что истинная дивергенция (появление новых последовательностей) начинается только в Северной Америке, хотя следует отметить, что уже в Восточной Сибири (якутские популяции) намечается существенная дивергенция по частотам последовательностей и наличие редких гетерозигот.

Список литературы

1. Dobzhansky Th., Ayala F.J., Stebbins G.L., Valentine J.W. Evolution // Freeman and Company. San Francisco, 1977. 572 p.
2. White M.J.D. Animal Cytology and Evolution // Cambridge University Press, London-New York-Melbourne, 1977. 961 p.
3. Rothfels K.H. Cytotaxonomy of black flies (Simuliidae) // Ann. Rev. Entomol. 1979. V. 24. P. 507–539.
4. Rothfels K.H. Speciation in black flies // Genome. 1989. V. 32. P. 500–509.
5. Кикнадзе И.И., Айманова К.Г., Гундерина Л.И. и др. Хромосомный полиморфизм в уральских и сибирских популяциях *Camptochironomus tentans*. // Зоол. журн. 1993. Т. 72, № 11. С. 59–75.
6. Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G. et al. Geographic variation in polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Chironomus (Camptochironomus) tentans* (Fabricius) // Can. J. Zool. 1996. V. 74. P. 171–191.
7. Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G. et al. Divergent cytogenetic evolution in Nearctic and Palearctic populations of sibling species in *Chironomus (Camptochironomus)* Kieffer // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 361–376.

8. *Kiknadze I.I., Butler M.G., Golygina V.V. et al.* Intercontinental cytogenetic differentiation of *Chironomus entis* Shobanov, a Holarctic member of the *C. plumosus*-group (Diptera, Chironomidae) // *Genome*. 1999. V. 42. P. 797–815.
9. Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Айманова К.Г. и др. Цитогенетическая дифференциация природных и лабораторных популяций *Camptochironomus tentans* // *Генетика*. 1996. Т. 32, № 1. С. 53–67.
10. *Butler M.G., Kiknadze I.I., Golygina V.V. et al.* Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic population of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // *Genome*. 1999. V. 42.
11. *Acton A.B.* A cytological comparison of Nearctic and Palearctic representatives of *Chironomus tentans* (Diptera) // *Proc. Linn. Soc. London*. 1958. V. 169. P. 129–131.
12. *Acton A.B.* Incipient taxonomic divergence in *Chironomus* (Diptera) // *Evolution*. 1962. V. 16. P. 330–337.
13. *Acton A.B., Scudder G.E.* The zoogeography and races of *Chironomus* (= *Tendipes*) *tentans* Fab. // *Limnologica*, 1971. V. 8. P. 83–92.
14. *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.
15. *Кикнадзе И.И., Андреева Е.Н., Истомина А.Г., Батлер М.Дж.* Кариофонд голарктической хирономиды *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) // *Цитология*. 1998. Т. 40, № 10. С. 900–912.
16. *Martin J., Porter D.L.* The salivary gland chromosomes of *Glyptotendipes barbipes* (Diptera, Chironomidae): description of inversions of Nearctic and Palearctic karyotypes // *Stud. Nat. Sci. (Portales, N. M.)*, 1973. V. 1(7). P. 1–25.