

ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОФОНДОВ ВИДОВ РОДА *CHIRONOMUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) В ГОЛАРКТИКЕ

Л.И. Гундерина, И.И. Кикнадзе

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: gund@bionet.nsc.ru; kiknadze@bionet.nsc.ru

Сравнение объемов и составов кариофондов, их изменчивости и дифференциации у голарктических (обитающих на изолированных друг от друга Североамериканском и Евроазиатском континентах) и эндемичных (палеарктических и неарктических) видов рода *Chironomus*, а также анализ филогенетических связей между популяциями голарктических видов позволили установить эволюционную историю этих видов. Изучение интенсивности потока генов между популяциями, частот мутирования, изменения адаптивной значимости последовательностей дисков, эффективной численности популяций и продолжительности географической изоляции популяций позволило охарактеризовать и показать видоспецифичность вклада географической изоляции в эволюционную историю голарктических видов хирономид.

Ключевые слова: виды рода *Chironomus*, голарктические, палеарктические, неарктические виды, поли-тенные хромосомы, последовательности дисков, кариофонды, эволюция, географическая изоляция.

Введение

Виды рода *Chironomus* обитают на всех континентах земного шара, однако виды-космополиты с глобальным ареалом среди них неизвестны (Шилова, Шобанов, 1996). Вместе с тем глобальное изучение хромосомного полиморфизма у видов рода *Chironomus* позволило охарактеризовать их кариофонды¹ и показать, что наряду с инверсионными последовательностями дисков, специфичными для каждого географического района (**эндемичные последовательности дисков**), в кариофондах существуют **базовые последовательности** – последовательности дисков, общие для всех видов из всех географических районов и зоогеографических зон. Проведенное исследование послужило основой для создания гипотетического представления об эволюции последовательностей дисков в хромосомах в роде *Chironomus* в процессе формирования континентов (Kiknadze *et al.*, 2008). Согласно этой гипотезе, хирономиды появились в Пан-

гее, на территории нынешней Австралии. Там возникли первые базовые последовательности дисков в хромосомах. Эти последовательности сохранились до настоящего времени, распространились по всему ареалу рода *Chironomus* и стали космополитными. По мере раскола Пангеи и формирования новых континентов в кариофонде рода *Chironomus* образовывались новые базовые последовательности. Причем, чем моложе базовая последовательность, тем меньше ее ареал. Поэтому базовые последовательности разного геологического возраста распространены на четырех, трех или двух континентах (Kiknadze *et al.*, 2008).

После географической изоляции континентов у видов рода *Chironomus* появляются эндемичные континент-специфичные последовательности. Поэтому в состав их кариофондов обычно входят как космополитные, так и эндемичные последовательности дисков. Космополитные последовательности, являясь наиболее древними, свидетельствуют о существовании филогенетических связей между видами, в кариофонды которых они входят. Эндемичные последовательности, будучи моложе космополитных, создают основу для возникновения

¹ Кариофонд вида – это полный набор последовательностей дисков в хромосомах кариотипа, найденных в ареале вида.

межвидового разнообразия кариофондов и их дивергенции (Kiknadze *et al.*, 2008).

Раскол континентов приводит к разделению ареала вида на изолированные части. Возникший географический барьер предотвращает поток генов между популяциями, оказавшимися на разных континентах, и способствует накоплению мутаций, специфичных для каждой из популяций. Это приводит к возникновению генетических различий в популяциях исходно единого вида на разных континентах. Усиление генетической дифференциации популяций может вызвать их репродуктивную изоляцию и последующее преобразование в новые виды. О возможности такого сценария эволюции видов в роде *Chironomus* свидетельствует тот факт, что виды-космополиты с глобальным ареалом в роде *Chironomus* неизвестны, хотя космополитные последовательности дисков в хромосомах встречаются на всех континентах земного шара. Это означает, что географическая изоляция является важным фактором эволюции видов в роде *Chironomus*.

Какие изменения возникают в кариофондах видов рода *Chironomus* после разделения их ареалов на изолированные части, какие факторы наиболее сильно влияют на структуру кариофонда подразделенных видов, как географическая изоляция сказывается на эволюционной судьбе вида? Ответы на эти вопросы может дать сравнение кариофондов космополитных и эндемичных видов.

Хотя среди хирономид нет космополитных видов с глобальным ареалом, однако имеются голарктические виды, обитающие на двух изолированных в настоящее время континентах – Евроазиатском и Североамериканском. На каждом из этих континентов обитает также значительное число эндемических видов – палеарктических, населяющих палеарктическую зоогеографическую зону Евразийского континента, и неарктических, населяющих неарктическую зоогеографическую зону Североамериканского континента (Kiknadze *et al.*, 2008). Североамериканский и Евроазиатский континенты разделены Атлантическим и Тихим океанами. Атлантический океан слишком велик, чтобы комары хирономиды могли его преодолеть. Берингов пролив намного уже – в настоящее время его ширина около 85 км. Однако в плейстоцене во время

ледниковых периодов уровень мирового океана был на 100 м ниже, чем в настоящее время. Вследствие этого между Североамериканским и Евроазиатским континентами возникала Берингия, а Северный Ледовитый океан и Тихий океан разделял Берингов мост шириной около 2000 км. Поскольку летние температуры того времени соответствовали нынешним, многочисленные озера, существовавшие на перешейке, создавали условия для миграции хирономид с континента на континент. В течение последних 60 тыс. лет оледенение происходило неоднократно: примерно 40, 20–14 и 14–11 тыс. лет назад (Elias *et al.*, 1996). Поэтому изоляция континентов периодически нарушалась, создавая предпосылки для повторяющихся межконтинентальных миграций хирономид. Сравнение объемов и состава кариофондов, их изменчивости и дифференциации у голарктических и эндемичных (палеарктических и неарктических) видов позволяет установить эволюционную историю видов рода *Chironomus* и оценить роль факторов, участвующих в ее регуляции.

Материалы и методы

Материалом при выполнении настоящей работы послужили данные о цитогенетической структуре (наборе последовательностей дисков в хромосомах кариотипа и их частотах) природных популяций голарктических (*C. anthracinus* (Kiknadze *et al.*, 2005), *C. entis* (Kiknadze *et al.*, 2000), *C. plumosus* (Butler *et al.*, 1999), *C. tentans* (Гундерина и др., 1996, Kiknadze *et al.*, 1996), *C. pallidivittatus* (Kiknadze *et al.*, 1998)), палеарктических ((*C. sokolovae*, *C. acutiventris* (Истомина и др., 1999), *C. balatonicus*, *C. muratensis* (Гундерина и др., 1999), *C. bernensis* (Истомина, Кикнадзе, 2004), *C. cingulatus* (Истомина и др., 2009), *C. obtusidens* (Кикнадзе и др., 2007), *C. pseudothummi* (Кикнадзе и др., 2008), *C. heterodentatus* (Сиирин и др., 2002)) и неарктических (*C. atrella* (Martin *et al.*, 2006), *C. bifurcatus* (Wuelker *et al.*, 2009), *C. mozleyi* (Wuelker, 2007), *C. crassicaudatus*, *C. utahensis*, *C. succini*, *C. staegeri* (Андреева, 1999)) видов рода *Chironomus*, представленные в наших публикациях. Кроме того, сведения о числе последовательностей дисков в кариофондах 90 видов рода *Chironomus* были получены из

статьи Кикнадзе и соавт. (2004). Следует отметить, что в настоящей статье мы рассматриваем *C. tentans* как единый голарктический вид, каким он был до того как из него был выделен неарктический вид *C. dilutus* на основании наших данных (Shobanov *et al.*, 1999).

Для характеристики уровня хромосомной изменчивости в популяциях оценивали число последовательностей дисков в кариофондах видов, а также долю последовательностей, специфичных для отдельных географических районов, число полиморфных плеч хромосом (P) и среднюю ожидаемую гетерозиготность на плечо хромосомы на популяцию (H).

Степень цитогенетической дифференциации популяций определяли, используя в качестве меры генетические расстояния GD_{cg} (Link *et al.*, 1995):

$$GD_{ij} = (N_i + N_j) / (N_{ij} + N_i + N_j),$$

где N_i – число последовательностей дисков, представленных в кариофонде популяции i и отсутствующих в популяции j ; N_j – число последовательностей дисков, представленных в кариофонде популяции j и отсутствующих в популяции i ; N_{ij} – число последовательностей дисков, представленных в кариофондах обеих популяций. Эта мера изменяется от 0 (максимальное сходство) до 1 (максимальное различие).

Определение коэффициента миграции (N_m) проводили по методу редких аллелей (Slatkin, Barton, 1989).

Эффективную численность популяций (N_e) рассчитывали по Wright (1969), исходя из соотношения частот гетерозигот в исходной популяции (H_0) и в момент времени T (H_T):

$$H_T = H_0 e^{-T/2N_e}.$$

Результаты и обсуждение

Сравнение числа последовательностей дисков в кариофондах 90 голарктических, палеарктических и неарктических видов рода *Chironomus* показало, что объемы кариофондов у голарктических видов больше, чем у эндемичных видов (рис. 1). Среднее число последовательностей дисков в кариофондах голарктических видов составило $29,3 \pm 6,0$, а в кариофондах палеарктических и неарктических видов $13,0 \pm 1,3$ и $13,1 \pm 1,2$ соответственно. Ни один из голарктических видов не является мономорфным. В их кариофондах насчитывается до 56 последовательностей дисков, т. е. в среднем до 8 инверсионных вариантов последовательностей на одно плечо хромосомы. В то же время среди эндемичных видов как палеарктических, так и неарктических 10–15 % видов содержат в кариофонде 7 последовательностей дисков, по одной на каждое хромосомное плечо, т. е. не проявляют полиморфизма. Большинство (почти 60 %) эндемичных видов содержат в кариофондах от 8 до 14 последовательностей,

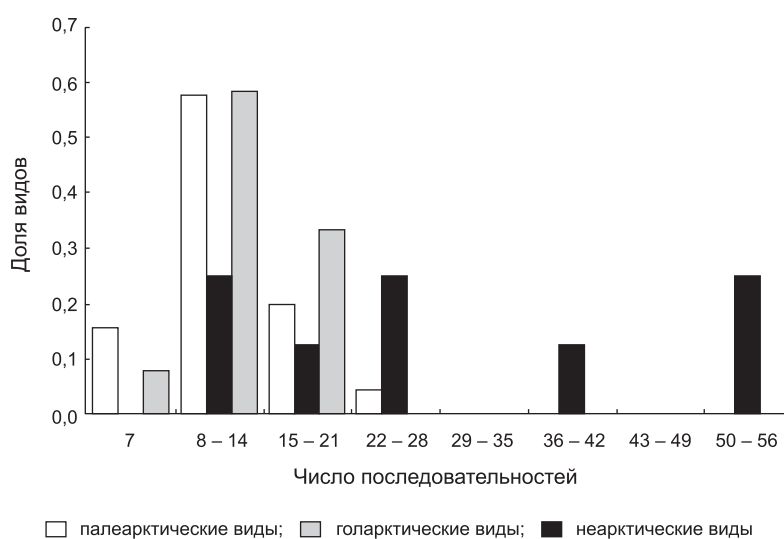


Рис. 1. Число последовательностей дисков в кариофондах палеарктических, голарктических и неарктических видов рода *Chironomus*.

т. е. в среднем до двух инверсионных вариантов последовательностей дисков на одно плечо хромосомы. И лишь у 25–30 % эндемичных видов кариофонды насчитывают до 27 последовательностей.

Голарктические и эндемичные виды рода *Chironomus* различаются и по географическому составу последовательностей дисков, входящих в состав кариофондов. В кариофонды голарктических видов входят последовательности трех типов – голарктические, палеарктические

и неарктические. Кариофонды эндемичных видов образованы либо только эндемичными последовательностями (палеарктическими последовательностями у палеарктических видов или неарктическими последовательностями у неарктических видов), либо последовательностями двух типов – эндемичными и голарктическими (Kiknadze *et al.*, 2008). Эндемичные последовательности составляют большую часть кариофондов эндемичных видов – от 80 % до 100 % (табл. 1). У голарктических видов доли

Таблица 1

Доля последовательностей дисков разных географических типов в кариофондах голарктических, палеарктических и неарктических видов рода *Chironomus*

Виды	Σ	N_p	N_n	N_h
Голарктические виды				
<i>C. anthracinus</i>	20	0,250	0,250	0,500
<i>C. plumosus</i>	29	0,483	0,241	0,276
<i>C. entis</i>	46	0,478	0,391	0,131
<i>C. pallidivittatus</i>	29	0,655	0,172	0,172
<i>C. tentans</i>	60	0,633	0,267	0,100
В среднем для голарктических видов		0,500 ± 0,073	0,264 ± 0,036	0,236 ± 0,072
Палеарктические виды				
<i>C. acutiventris</i>	27	1,000		0,000
<i>C. bernensis</i>	16	1,000		0,000
<i>C. heterodentatus</i>	24	1,000		0,000
<i>C. sokolovae</i>	17	1,000		0,000
<i>C. balatonicus</i>	60	0,967		0,033
<i>C. borokensis</i>	11	0,818		0,182
<i>C. muratensis</i>	17	0,882		0,118
<i>C. nuditaris</i>	16	0,938		0,063
<i>C. sinicus</i>	11	0,818		0,182
<i>C. suwai</i>	10	0,800		0,200
В среднем для палеарктических видов		0,922 ± 0,027		0,078 ± 0,027
Неарктические виды				
<i>C. crassicaudatus</i>	11		1,000	0,000
<i>C. maturus</i>	13		1,000	0,000
<i>C. utahensis</i>	15		1,000	0,000
<i>C. atrella</i>	16		0,875	0,125
<i>C. succini</i>	9		0,778	0,222
<i>C. staegeri</i>	17		0,882	0,118
В среднем для неарктических видов			0,923 ± 0,038	0,077 ± 0,038

Σ – число последовательностей дисков в кариофонде вида; N_p – доля палеарктических последовательностей дисков в кариофонде вида; N_n – доля неарктических последовательностей дисков в кариофонде вида; N_h – доля голарктических последовательностей дисков в кариофонде вида.

палеарктических и неарктических последовательностей существенно ниже, чем у эндемичных видов.

Поскольку голарктические виды обитают как в палеарктической, так и в неарктической зонах Голарктики, можно предположить, что географический состав их кариофондов в Палеарктике и в Неарктике совпадает с географическим составом кариофондов соответствующих эндемичных видов. Однако, как видно из данных табл. 1, 2, у всех голарктических видов доля эндемичных последовательностей в кариофондах и в Палеарктике, и в Неарктике существенно ниже, чем у эндемичных видов. В то же время доля голарктических последовательностей у всех голарктических видов в обеих зоогеографических зонах выше, чем у эндемичных видов. Следовательно, географическая структура кариофондов голарктических видов отличается от структуры, характерной для эндемичных видов, и не является результатом простого их объединения.

Голарктические виды рода *Chironomus* различаются по географической структуре кариофондов как в Голарктике в целом, так и в отдельных зоогеографических зонах (табл. 2). В Палеарктике частоты палеарктических и голарктических последовательностей в кариофонде *C. tentans*

близки к таковым у эндемичных палеарктических видов. У трех видов (*C. plumosus*, *C. entis* и *C. pallidivittatus*) палеарктические последовательности являются модальными, однако их частоты существенно ниже, чем у палеарктических видов. А в кариофонде *C. anthracinus* преобладают голарктические последовательности. В Неарктике частоты неарктических последовательностей являются модальными только у двух голарктических видов (*C. tentans* и *C. entis*), у двух видов (*C. plumosus* и *C. pallidivittatus*) частоты неарктических и голарктических последовательностей совпадают, а в кариофонде *C. anthracinus*, как и в Палеарктике, преобладают голарктические последовательности. В Неарктике межвидовые различия географической структуры кариофондов голарктических видов и отличия от географической структуры кариофондов эндемичных видов проявляются сильнее, чем в Палеарктике.

Для того чтобы количественно оценить степень различий кариофондов голарктических видов рода *Chironomus* в разных зоогеографических зонах, рассчитали цитогенетические расстояния между ними (GD_{cg}) (табл. 3). Значения GD_{cg} варьируют от 0 – максимальное сходство, до 1 – максимальное различие между сравниваемыми группами.

Таблица 2

Доля эндемичных и голарктических последовательностей дисков в кариофондах голарктических видов в Палеарктике и Неарктике

Виды	Голарктика				Палеарктика				Неарктика			
	Σ	N_h	N_p	N_n	Σ	N_h	N_p	N_n	Σ	N_h	N_p	N_n
<i>C. anthracinus</i>	20	0,500	0,250	0,250	15	0,667	0,333	0	15	0,667	0	0,333
<i>C. plumosus</i>	29	0,276	0,483	0,241	22	0,364	0,636	0	15	0,533	0	0,467
<i>C. entis</i>	46	0,130	0,478	0,391	28	0,214	0,786	0	24	0,250	0	0,750
<i>C. pallidivittatus</i>	29	0,172	0,655	0,172	24	0,208	0,792	0	10	0,500	0	0,500
<i>C. tentans</i>	60	0,100	0,633	0,267	44	0,136	0,864	0	22	0,273	0	0,727
В среднем для голарктических видов		0,236	0,500	0,264		0,279	0,721	0		0,386	0	0,614
В среднем для палеарктических видов						0,086	0,914	0				
В среднем для неарктических видов										0,093	0	0,907

Σ – число последовательностей дисков в кариофонде вида; N_p – доля палеарктических последовательностей дисков в кариофонде вида; N_n – доля неарктических последовательностей дисков в кариофонде вида; N_h – доля голарктических последовательностей дисков в кариофонде вида.

Таблица 3

Цитогенетическая изменчивость (Н) и дифференциация (GD_{cg}) природных популяций голарктических видов рода *Chironomus* в Палеарктике и Неарктике

Виды	Характеристики	Географический район		
		Палеарктика	Неарктика	Палеарктика/Неарктика
<i>C. anthracinus</i>	n	12	8	0,372 ± 0,013***
	P	5	5	
	H	0,115 ± 0,037*	0,024 ± 0,009*	
	GD _{cg}	0,299 ± 0,019	0,258 ± 0,026	
<i>C. plumosus</i>	n	15	12	0,608 ± 0,010***
	P	6	3	
	H	0,131 ± 0,014***	0,045 ± 0,008***	
	GD _{cg}	0,280 ± 0,010***	0,227 ± 0,005***	
<i>C. entis</i>	n	21	20	0,749 ± 0,003***
	P	7	6	
	H	0,127 ± 0,015**	0,075 ± 0,010**	
	GD _{cg}	0,424 ± 0,008***	0,351 ± 0,009***	
<i>C. pallidivittatus</i>	n	6	3	0,730 ± 0,013***
	P	6	3	
	H	0,233 ± 0,038*	0,090 ± 0,028*	
	GD _{cg}	0,355 ± 0,028**	0,133 ± 0,067**	
<i>C. tentans</i>	n	20	4	0,873 ± 0,005***
	P	7	7	
	H	0,310 ± 0,011	0,258 ± 0,042	
	GD _{cg}	0,329 ± 0,008	0,362 ± 0,030	

n – число популяций; P – число полиморфных плеч хромосом; H – ожидаемая гетерозиготность; GD_{cg} – цитогенетическое расстояние; *, **, *** $p < 0,05, 0,001, 0,0001$ соответственно.

Можно видеть, что у всех голарктических видов хирономид цитогенетические расстояния между популяциями в Палеарктике сходны с аналогичными значениями между популяциями в Неарктике. Средние значения этого параметра сходны у всех голарктических видов как в Палеарктике, так и в Неарктике и совпадают с цитогенетическими расстояниями между популяциями эндемичных палеарктических и неарктических видов (табл. 3, 4).

Однако цитогенетические расстояния между популяциями голарктических видов хирономид, обитающими на разных континентах, существенно выше оценок степени цитогенетической дифференциации популяций внутри каждого

Таблица 4

Коэффициент миграции (N_m) между популяциями голарктических видов рода *Chironomus* в разных географических районах

Вид	Голарктика	Палеарктика	Неарктика
<i>C. anthracinus</i>	0,223	20,5	8,3
<i>C. plumosus</i>	0,166	6,7	28,8
<i>C. entis</i>	0,251	5,2	18,3
<i>C. pallidivittatus</i>	0,126	3,9	–
<i>C. tentans</i>	0,189	15,2	3,1

из континентов. Причем у разных видов эти оценки не одинаковы. У *C. tentans* цитогенетические расстояния между палеарктическими и неарктическими популяциями достигают значений, характерных для различий между видами-двойниками, тогда как у *C. anthracinus* не отличаются от оценок между популяциями в каждой из зоогеографических зон. У остальных голарктических видов они существенно больше, чем межпопуляционные, хотя и меньше, чем межвидовые (табл. 3).

В целом анализ состава кариофондов показал, имея сходный ареал распространения, голарктические виды рода *Chironomus*, во-первых, существенно отличаются друг от друга по географической структуре кариофондов как в Голарктике в целом, так и на каждом из континентов, а, во-вторых, оценки цитогенетических расстояний между географически изолированными палеарктическими и неарктическими популяциями у 4 из 5 голарктических видов (за исключением *C. anthracinus*) значительно больше, чем между популяциями внутри каждого из континентов. Эти оценки межконтинентальной дифференциации популяций голарктических видов выходят за пределы значений, соответствующих степени цитогенетической дифференциации популяций, не нарушающей целостности вида, и свидетельствуют о возникновении дивергенции видов, достигшей разной глубины у разных голарктических видов в условиях географической изоляции.

Причин разнообразия степени межконтинентальной цитогенетической дифференциации популяций среди голарктических видов хирономид может быть много. Наиболее существенные факторы, которые могут вызвать наблюдаемые межвидовые различия, – это интенсивность потока генов между популяциями, частота мутирования, изменение адаптивной значимости последовательностей дисков, эффективная численность популяций и продолжительность географической изоляции популяций.

Один из факторов – это миграция. Если предположить, что в настоящее время хирономиды могут преодолевать Берингов пролив, тогда между популяциями на разных континентах возможен поток генов. Это приведет к снижению межконтинентальной дифференциации их кариофондов. Если межконтинентальный

поток генов у разных видов неодинаков, степень межконтинентальной дифференциации их кариофондов будет различаться. Для того чтобы проверить это предположение, оценили коэффициенты миграции (N_m) между палеарктическими и неарктическими популяциями голарктических видов хирономид, а также между палеарктическими и между неарктическими популяциями этих видов. Принято считать, что если коэффициент миграции (N_m) между популяциями больше 1, между ними существует обмен генами. Если $N_m < 1$, популяции изолированы и обмена генами между ними нет. Данные табл. 5 показывают, что как в Палеарктике, так и в Неарктике у всех голарктических видов $N_m > 1$, а между популяциями с разных континентов $N_m < 1$. Следовательно, в настоящее время обмен генами между популяциями голарктических видов рода *Chironomus* существует на каждом из континентов, однако между популяциями, населяющими географически изолированные континенты, он отсутствует. Это означает, что в настоящее время хирономиды не могут преодолеть Берингов пролив, и различие степени межконтинентальной дифференциации кариофондов голарктических видов обусловлено не межконтинентальной миграцией голарктических видов хирономид в настоящее время, а воздействием других факторов.

Оценивая вклад межконтинентальной миграции, нельзя не учитывать тот факт, что в отдаленные геологические периоды, когда Евразийский и Североамериканский континенты были соединены Беринговым мостом, хирономиды могли перемещаться с континента на континент. Об этом свидетельствует наличие голарктических последовательностей в их кариофондах. В первые сроки после колонизации нового географического пространства уровень цитогенетической изменчивости популяций должен снижаться по сравнению с исходным вследствие изменения частот новых благоприятных аллелей (selective sweep) или «слабовредных» аллелей (background selection) и потери части генотипов из-за изменения их адаптивной ценности (Hudson, 1994, Stephan *et al.*, 1998). Впоследствии мутационный процесс, напротив, должен приводить к появлению новых инверсионных вариантов и к росту цитогенетической изменчивости популяций.

Таблица 5

Цитогенетическая изменчивость (Р и Н) и дифференциация (GD_{cg}) популяций палеарктических и неарктических видов рода *Chironomus*

Виды	Число популяций	Р	Н ± m	$GD_{cg} \pm m$
Палеарктические виды				
<i>C. acutiventris</i>	5	7	0,148 ± 0,025	0,430 ± 0,071
<i>C. balatonicus</i>	15	7	0,135 ± 0,018	0,439 ± 0,012
<i>C. bernensis</i>	3	4	0,098 ± 0,020	0,425 ± 0,092
<i>C. cingulatus</i>	7	5	0,145 ± 0,027	0,213 ± 0,040
<i>C. heterodentatus</i>	5	7	0,209 ± 0,020	0,357 ± 0,050
<i>C. muratensis</i>	4	5	0,076 ± 0,019	0,284 ± 0,078
<i>C. obtusidens</i>	4	5	0,066 ± 0,019	0,314 ± 0,046
<i>C. pseudothummi</i>	5	4	0,096 ± 0,023	0,315 ± 0,027
<i>C. sokolovae</i>	6	7	0,112 ± 0,025	0,298 ± 0,038
В среднем для палеарктических видов		5,7 ± 0,4	0,121 ± 0,015	0,342 ± 0,026
В среднем для палеарктических популяций голарктических видов		6,2 ± 0,4	0,183 ± 0,038	0,338 ± 0,025
Неарктические виды				
<i>C. atrella</i>	14	6	0,102 ± 0,025	0,448 ± 0,015
<i>C. bifurcatus</i>	3	4	0,075 ± 0,045	0,572 ± 0,020
<i>C. mozleyi</i>	2	6	0,290 ± 0,026	0,071
В среднем для неарктических видов		5,3 ± 0,6	0,156 ± 0,068	0,364 ± 0,151
В среднем для неарктических популяций голарктических видов		4,8 ± 0,8	0,098 ± 0,042	0,266 ± 0,039

Такое развитие событий подтверждают результаты оценки степени цитогенетической изменчивости видов в разных зоогеографических зонах. В Палеарктике уровень цитогенетической изменчивости (оцениваемый по числу полиморфных плеч хромосом и их гетерозиготности) у голарктических видов соответствует уровню, характерному для палеарктических видов, или превышает его. В Неарктике уровень цитогенетической изменчивости голарктических видов (за исключением *C. tentans*) снижается по сравнению с уровнем, характерным для эндемичных как палеарктических, так и неарктических видов (табл. 3, 4). У палеарктических и неарктических видов уровни цитогенетической изменчивости совпадают, что свидетельствует о сходстве частот возникновения хромосомных мутаций у эндемичных видов на разных континентах (табл. 4). Следовательно, различия уровней хромосомной изменчивости в палеарктических и неарктических популяциях

голарктических видов не являются следствием различия частот мутирования хромосом на разных континентах.

Характер изменчивости кариофондов голарктических видов в Палеарктике и Неарктике подтверждает современное представление о том, что виды хирономид, обитающие в настоящее время в Голарктике, до колонизации Северной Америки были палеарктическими (Acton, Scudder, 1971).

Можно предполагать, что в то время в кариофондах исходно палеарктических видов рода *Chironomus* существовали только палеарктические последовательности дисков. После колонизации Североамериканского континента определенные палеарктические последовательности дисков сохранились как на старом, так и на новом географическом пространствах, и стали голарктическими. Наряду с этим как в Новом, так и в Старом Свете возникли новые последовательности – неарктические в Север-

ной Америке и неопалеарктические в Евразии. Поскольку состав кариофондов исходно палеарктических популяций неизвестен, выделить в кариофондах современных палеарктических популяций голарктических видов неопалеарктические последовательности дисков, возникшие после изоляции континентов, невозможно. По-видимому, именно этим можно объяснить тот факт, что в кариофондах голарктических видов палеарктические последовательности составляют большую часть кариофондов. Однако в неарктических популяциях голарктических видов можно выделить неарктические последовательности дисков. Эти последовательности возникли после географической изоляции неарктических популяций. Их концентрация в кариофондах голарктических видов является отражением времени, прошедшего после колонизации нового континента, и географической изоляции популяций. Поскольку частоты мутирования у разных видов хирономид одинаковы, то оценки доли неарктических последовательностей в кариофондах Неарктики у разных голарктических видов (табл. 2) отражают относительный срок колонизации Североамериканского континента. Для простоты сравнения эти оценки у разных голарктических видов были нормированы относительно срока колонизации Северной Америки *C. anthracinus* (табл. 6). Можно видеть, что наиболее длительный срок колонизации у *C. entis* и *C. tentans*.

Для определения относительных оценок эффективной численности голарктических видов необходимо знать гетерозиготность вида в момент его возникновения (H_0) и в настоящее

время (H_T). Гетерозиготность видов хирономид в настоящее время хорошо известна (табл. 3, 4), однако их гетерозиготность в период колонизации Североамериканского континента можно определить только косвенным путем. Гетерозиготность неарктических популяций голарктических видов ниже, чем гетерозиготность эндемических неарктических видов (табл. 4). Это является следствием факторов, влияющих на структуру популяций в процессе колонизации. Вместе с тем гетерозиготность палеарктических популяций голарктических видов не отличается от гетерозиготности эндемичных палеарктических видов. Это позволяет предполагать, что уровень изменчивости палеарктических популяций сохраняется на протяжении длительного срока, и значение гетерозиготности палеарктических популяций голарктических видов можно использовать как H_0 – гетерозиготность вида в начальный период. Оценки показали, что эффективная численность у голарктических видов неодинакова. Наиболее велика она у *C. tentans*, минимальна – у *C. anthracinus* (табл. 6).

Сравнение филогенетических связей между популяциями голарктических видов показало, что популяции объединяются в кластеры по географическому принципу (рис. 2). Палеарктические и неарктические популяции образуют дискретные кластеры у 4 из 5 голарктических видов. Это свидетельствует о значительной дифференциации популяций голарктических видов на разных континентах. И только у одного из видов, *C. anthracinus*, в каждый из кластеров входят как палеарктические, так и неарктические популяции. Этот факт наряду с преобладанием в кариофонде этого вида голарктических последовательностей свидетельствует о его голарктическом происхождении и об отсутствии заметной межконтинентальной дифференциации кариофондов.

Сравнение объема и состава кариофондов, их изменчивости и дифференциации у голарктических и эндемичных (палеарктических и неарктических) видов рода *Chironomus* позволяет установить эволюционную историю вида и регулирующие ее факторы. Занимая один и тот же географический ареал, голарктические виды рода *Chironomus* существенно различаются по эволюционной истории. *C. anthracinus*

Таблица 6
Эффективная численность (N_e)
и срок миграции (T) видов рода *Chironomus*
на Североамериканский континент

Вид	Относительная эффективная численность, N_e	Относительный срок миграции, T
<i>C. anthracinus</i>	0,319 T	1,0
<i>C. plumosus</i>	0,465 T	1,4
<i>C. entis</i>	0,955 T	2,3
<i>C. pallidivittatus</i>	0,526 T	1,5
<i>C. tentans</i>	2,723 T	2,2

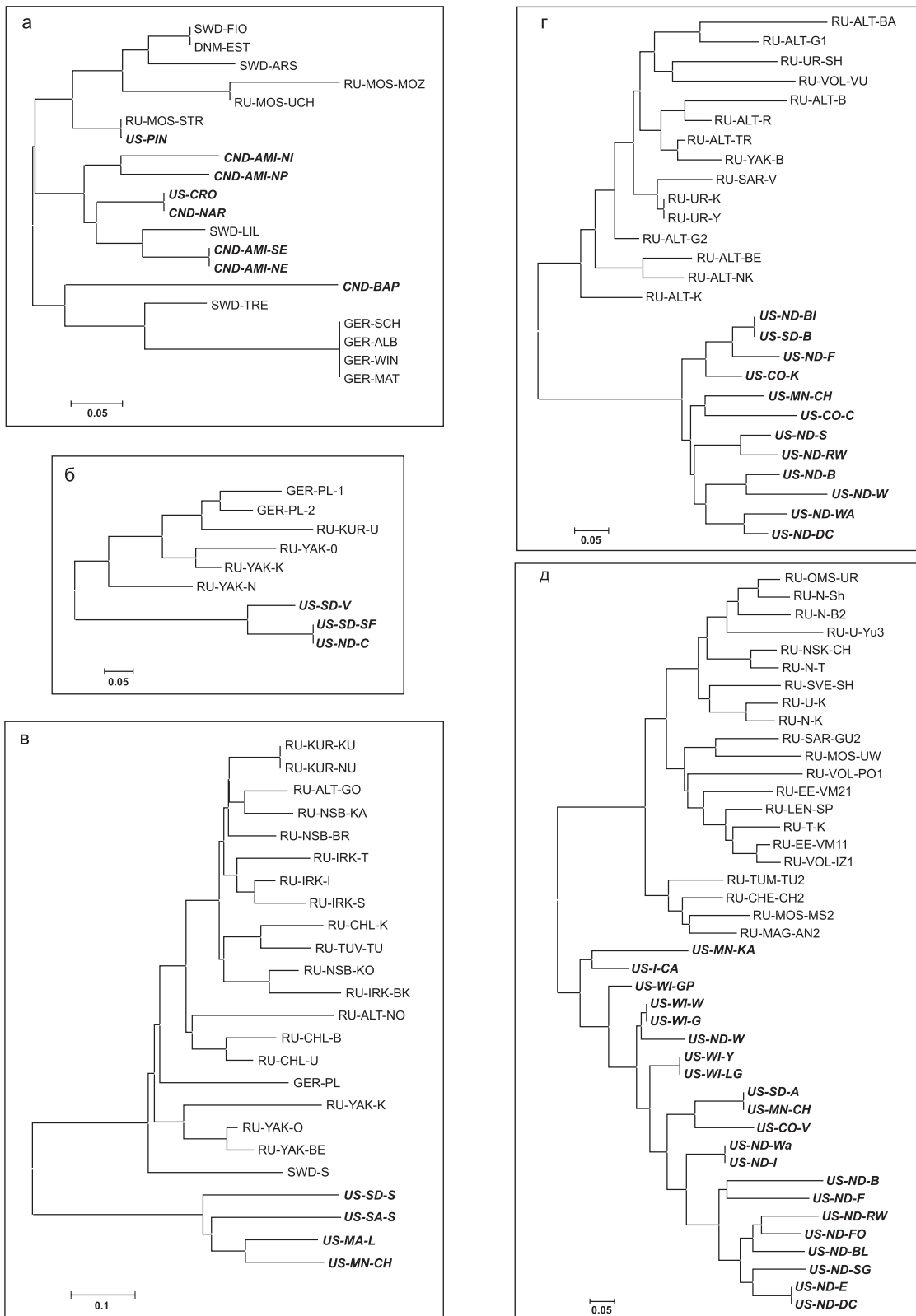


Рис. 2. NJ деревья филогенетических связей палеарктических и неарктических популяций голарктических видов рода *Chironomus*.

а – *C. anthracinus*, б – *C. pallidivittatus*, в – *C. tentans*, г – *C. plumosus*, д – *C. entis*. Палеарктические популяции обозначены прямым шрифтом, неарктические популяции обозначены курсивом.

возник в то время, когда Евроазиатский и Североамериканский континенты были соединены Беринговым мостом и потому является исходно голарктическим видом. Четыре голарктических вида рода *Chironomus* – *C. plumosus*, *C. entis*, *C. pallidivittatus* и *C. tentans* – возникли в Палеарктике в период изоляции Евроазиатского и Североамериканского континентов и были исходно палеарктическими. Миграция в Новый Свет превратила их в голарктические виды. Дифференциация кариофондов голарктического вида *C. tentans* в Палеарктике и Неарктике достигла уровня, характерного для дифференциации видов-двойников. На основании морфологического, цитогенетического и молекулярно-генетического анализа этот вид был разделен на два – *C. tentans* в Палеарктике и *C. dilutus* в Неарктике (Гундерина и др., 1996; Kiknadze *et al.*, 1996; Shobanov *et al.*, 1999; Гундерина и др., 2007). Исходный голарктический вид *C. tentans* перестал существовать.

Таким образом, весь комплекс полученных данных показывает, что географическая изоляция является мощным фактором, влияющим на генетическую и цитогенетическую структуру видов рода *Chironomus*, создающим предпосылки для их эволюции, реализующейся у каждого из видов в соответствии с его особенностями.

Работа выполнена при финансовой поддержке программ Президиума РАН «Биологическое разнообразие», проект № 23.30 и «Происхождение и эволюция геобиосистем».

Литература

- Андреева Е.Н. Кариотип и хромосомный полиморфизм у неарктических видов хирономид: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО РАН, 1999. 283 с.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Айманова К.Г. и др. Цитогенетическая дифференциация природных и лабораторных популяций *Camptochironomus tentans* (Fabricius) (Chironomidae: Diptera) // Генетика. 1996. Т. 32. С. 53–67.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Голыгина В.В. Дифференциация цитогенетической структуры природных популяций видов-двойников группы *plumosus* *Chironomus balatonicus*, *Chironomus entis*, *Chironomus muratensis* и *Chironomus nudiventris* (Chironomidae: Diptera) // Генетика. 1999. Т. 35. № 5. С. 606–614.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Батлер М. Дивергенция геномной ДНК у видов подрода *Camptochironomus* (Diptera, Chironomidae), различающихся по степени цитогенетического сходства // Зоол. журнал. 2007. Т. 86. С. 933–944.
- Истомина А.Г., Кикнадзе И.И. *Chironomus bernensis* в Западной Сибири. Кариотип и хромосомный полиморфизм // Евразийский энтомолог. журнал. 2004. Т. 3. № 4. С. 283–288.
- Истомина А.Г., Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И. Хромосомная изменчивость в природных популяциях *Chironomus cingulatus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Цитология. 2009. Т. 51. № 2. С. 138–148.
- Истомина А.Г., Кикнадзе И.И., Сиирин М.Т. Кариологический анализ видов *Chironomus* gr. *obtusidens* Алтая (Diptera, Chironomidae) // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1022–1031.
- Кикнадзе И.И., Брошков А.Д., Истомина А.Г. и др. Географическая изменчивость последовательностей дисков политенных хромосом комара-звонца *Chironomus pseudothummi* (Diptera, Chironomidae) // Цитология. 2008. Т. 50. № 6. С. 539–548.
- Кикнадзе И.И., Голыгина В.В., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. Закономерности хромосомного полиморфизма при дивергенции популяций и видов у хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сиб. экол. журнал. 2004. Т. 5. С. 635–651.
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. Цитогенетическая дифференциация природных популяций *Chironomus obtusidens* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журнал. 2007. Т. 86. № 8. С. 921–932.
- Сиирин М.Т., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. Цитогенетическая дифференциация популяций у видов *Chironomus heterodentatus* и *Ch. sokolovae* из группы *obtusidens* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журнал. 2002. Т. 81. № 12. С. 1476–1486.
- Шилова А.И., Шобанов Н.А. Каталог хирономид рода *Chironomus* Meigen 1803 (Diptera, Chironomidae) России и бывших республик СССР // Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти, Борок: ИБВВ и ИЭВБ РАН, 1996. С. 28–43.
- Acton A.B., Scudder G.G.E. The zoogeography and races of *Chironomus* (= *Tendipes*) *tentans* Fab. // Limnologica. 1971. V. 8. P. 83–92.
- 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. № 5. P. 797–815.
- Elias S.A., Short S.K., Nelson C.H., Birks H.H. The life and times of the Bering Land Bridge // Nature. 1996. V. 382. P. 60–63.
- Hudson R.R. How can the low level of DNA sequence variation in regions of the *Drosophila* genome with low recombination rates be explained? // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1994. V. 91. P. 6815–6818.

- 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) // *Canad. J. Zool.* 1996. V. 74. P. 171–191.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G. *et al.* Divergent cytogenetic evolution on Nearctic and Palearctic populations of sibling species in *Chironomus (Camptochironomus)* Kieff. // *Canad. J. Zool.* 1998. V. 76. P. 361–376.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Golygina V.V. *et al.* Intercontinental karyotypic differentiation of *Chironomus entis* Shobanov, a Holarctic member of the *C. plumosus* group (Diptera, Chironomidae) // *Genome.* 2000. V. 43. P. 857–873.
- Kiknadze I.I., Gunderina L.I., Butler M.G. *et al.* Chromosomes and continents // *Biosphere Origin and Evolution* / Eds N. Dobretsov, A. Rozanov, N. Kolchanov, A. Zavarzin. Springer, 2008. P. 349–369.
- Kiknadze I.I., Wülker W.F., Istomina A.G., Andreeva E.N. Banding sequence pool of *Chironomus anthracinus* Zett (Diptera, Chironomidae) in Palearctic and Nearctic // *Euroasian Ent.* 2005. V. 4. P. 13–27.
- Link W., Dixkens C., Singh M. *et al.* Genetic diversity in European and Mediterranean faba bean germ plasm revealed by RAPD markers // *Theor. Appl. Genet.* 1995. V.90. P. 27–32.
- Martin J., Andreeva E.N., Kiknadze I.I., Wülker W.F. Polytene chromosomes and phylogenetic relationships of *Chironomus atrella* (Diptera, Chironomidae) in North America // *Genome.* 2006. V. 49. № 11. P. 1384–1392.
- Shobanov N.A., Kiknadze I.I., Butler M.G. Palearctic and Nearctic *Chironomus (Camptochironomus) tentans* (Fabricius) are different species (Diptera: Chironomidae) // *Ent. Scand.* 1999. V. 30. P. 311–322.
- Slatkin M., Barton N.H. A comparison of three indirect methods for estimating the average level of gene flow // *Evolution.* 1989. V. 43. P. 1349–1368.
- Stephen W., Xing L., Kirby D.A., Braverman J.M. A test of the background selection hypothesis based on nucleotide data from *Drosophila ananassae* // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1998. V. 95. P. 5649–5654.
- Wuelker W. Two new *Chironomus* (Diptera)-species with fluviatilis-type larvae from the nearshore sandy sediments of lake Michigan // Andersen T. Contributions to the systematics and ecology of Aquatic Diptera. A tribute to Ole Saether. The Caddis press, 2007. P. 321–333.
- Wuelker W., Martin J., Kiknadze I. *et al.* *Chironomus blaylocki* sp. n. and *C. bifurcatus* sp. n., North American species near the base of the decorus-group (Diptera: Chironomidae) // *Zootaxa.* 2009. V. 2023. P. 28–46.
- Wright S. *Evolution and Genetics of Populations. V. 2. The Theory of Gene Frequencies.* Chicago; London: Univ. Chicago Press, 1969. 511 p.

EVOLUTION OF BANDING SEQUENCE POOLS IN SPECIES OF THE GENUS *CHIRONOMUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) IN HOLARCTIC

L.I. Gunderina, I.I. Kiknadze

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

Summary

Comparison of the numbers and sets of banding sequences in the banding sequence pools of Holarctic species inhabiting North America and Eurasia, and endemic, Palearctic and Nearctic, species of the genus *Chironomus*, analysis of variation and differentiation of banding sequence pools in Holarctic, Palearctic and Nearctic species, study of phylogenetic relationships between populations of Holarctic species shed light to the evolutionary history of these species. The study of gene flow between populations, mutation rate, changes of banding sequence fitness, effective numbers of populations and the duration of geographic isolation of populations, allowed the impact of geographic isolation into the evolutionary history of Holarctic species of genus *Chironomus* to be evaluated and demonstrated its species-specificity.

Key words: species of genus *Chironomus*, Holarctic, Palearctic, Nearctic species, polytene chromosomes, banding sequences, banding sequence pools, evolution, geographic isolation.