



И.И. Кикнадзе\*, В. Вюлккер<sup>2</sup>,  
А.Г. Истомина\*

## Хромосомные перестройки и видообразование: цитогенетическая история рода *Chironomus*

Цитогенетический анализ хромосомной эволюции свидетельствует о том, что дивергенция кариотипов животных происходит в основном за счет пара- и перичентрических инверсий, изменяющих порядок генов в группах сцепления, и 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.

Визуально изменение порядка генов в хромосомах при видообразовании можно проследить у видов двукрылых насекомых, обладающих политенными хромосомами с четкими последовательностями дисков, в частности у видов рода *Chironomus* (рис. 1), обитающих на всех пяти континентах Земли с резко контрастной экологией и

имеющих большое число групп видов-близнецов, члены которых находятся на разных этапах видообразовательного процесса. Глобальный скрининг инверсионных последовательностей дисков (BS) у представителей рода *Chironomus* с разных континентов и из разных зоогеографических зон с использованием их как маркеров последовательностей генов позволил нам проследить за изменением порядка генов при дивергенции видов и их расселении.

Анализ географического распределения BS по разным континентам и разным зоогеографическим зонам в пределах каждого континента показал, что в кариофонде рода существуют последовательности, распространенные на нескольких континентах (базовые BS), и группы эндемичных BS, свойственных

каждому континенту (рис. 2). Среди базовых BS выявляются так называемые **космополитные инверсии**, которые встречаются **на всех континентах**. Их немного – пока выявлено всего 8 из 700. Базовые BS и, в первую очередь именно космополитные BS лежат в основе дивергенции всех известных в настоящее время последовательностей кариофонда рода *Chironomus*.

На основе полученных данных мы предложили гипотезу «**хромосомы и континенты**», согласно которой цитогенетическая дивергенция видов теснейшим образом связана с процессом сегрегации материков в истории Земли (рис. 3). Согласно гипотезе, космополитные BS являются наиболее древними. Они могли принадлежать общему предку рода *Chironomus*, существовавшему еще на суперконтиненте Пангея. Появление хирономид отмечается палеонтологами на границе триасового и мелового периодов 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 BS, общие для Евразии и Австралии. Позднее в Лавразии могли возникнуть BS, выявленные нами в Северной Евразии и Северной Америке.

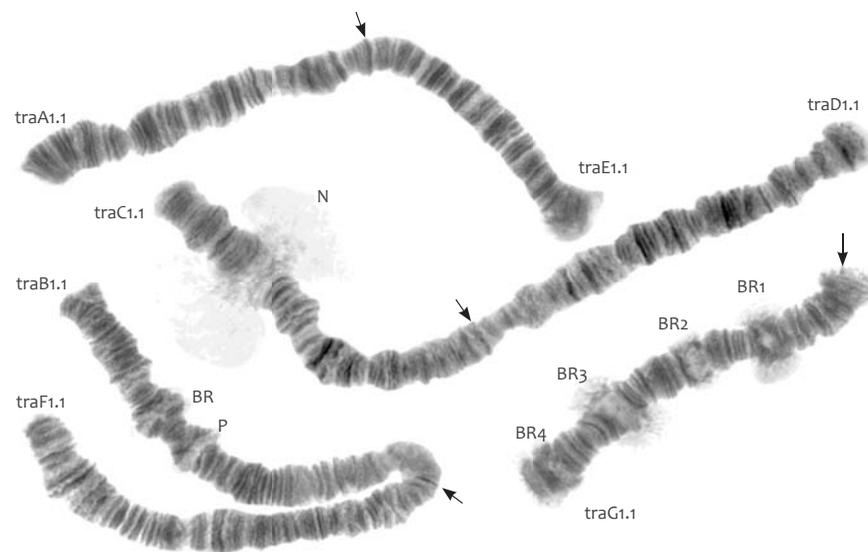


Рис. 1. Кариотип *Chironomus transvaalensis* (Центральная Африка). Исчерченность хромосом соответствует порядку генов. N – ядрышко, BR – гигантские пuffs.

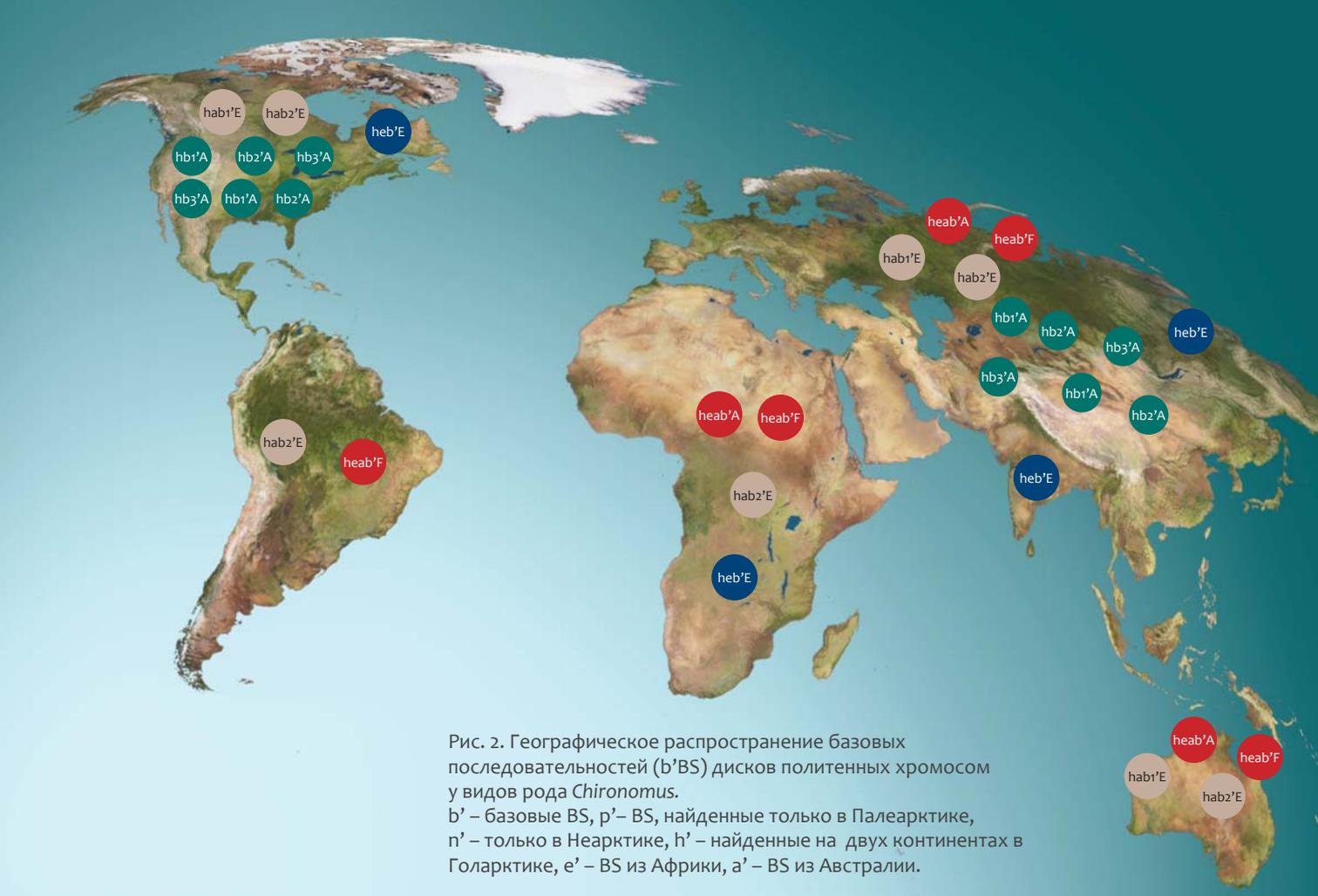


Рис. 2. Географическое распространение базовых последовательностей (b'BS) дисков политенных хромосом у видов рода *Chironomus*. b' – базовые BS, p' – BS, найденные только в Палеарктике, n' – только в Неарктике, h' – найденные на двух континентах в Голарктике, e' – BS из Африки, a' – BS из Австралии.

Общие внутриконтинентальные (палеарктические, неарктические, эфиопские, австралийские) BS могут отражать независимую дивергенцию последовательностей в группах эндемиков на каждом континенте. Эта категория последовательностей может рассматриваться как наиболее молодая. Можно полагать, что особенности экологии хирономид на каждом континенте, такие, как оледенения, вулканическая

деятельность, характер донных осадков в водоемах и др., создавали разный фон мутагенных воздействий на хромосомы, вызывая их структурные перестройки. Подобное внутривидовое разнообразие изменчивости линейной организации генома является одним из главных факторов поддержания эволюционной стабильности видов, обитающих в резко различающихся экологических условиях.

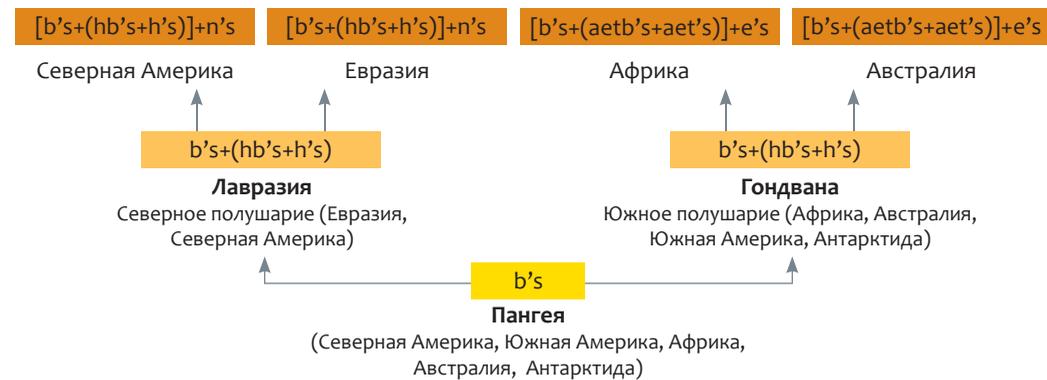


Рис. 3. Гипотетическая схема дивергенции последовательностей дисков (BS) в роде *Chironomus* в процессе формирования континентов. b's – базовые последовательности, h's – голарктические последовательности, общие для Евразии и Северной Америки, hb's – базовые голарктические, a' – австралийские, e' – африканские, t' – неотропические (южноамериканские).