

№3 1998 год ХРОМОСОМЫ, ВИДООБРАЗОВАНИЕ И АДАПТАЦИЯ

13-й Международный симпозиум по хирономидам.
5-9 сентября 1997 г., Фрайбург, Германия

Проблемы кариологии и цитогенетики хирономид были ведущими на последнем 13-м Международном симпозиуме по хирономидам. Как специально отметил во вступительном слове один из организаторов Симпозиума, выдающийся зоолог и цитогенетик профессор В.Вюлкер, в последнее время цитогенетика хирономид испытывает поразительный прогресс. Если на первых симпозиумах в 70-х годах сообщения о кариотипах и рисунках дисков политенных хромосом воспринимались весьма настороженно, то сейчас проблемы цитотаксономии и цитогенетики занимают передовые позиции в хирономидологии, и многие из морфологических, физиологических и экологических работ сопровождаются анализом кариотипа и хромосомного полиморфизма. Наиболее интенсивно кариологические и цитогенетические исследования хирономид развиваются в России, и российская делегация на 13-м симпозиуме была одной из самых многочисленных.

Первое пленарное заседание (chairpersons J.Martin, Australia and I.Kiknadze, Russia) было посвящено кариосистематике, хромосомной эволюции и физиологии гена. Основным стержнем дискуссии оказался вопрос о роли хромосомных перестроек в адаптации популяций и видообразовании. На примере рода *Chironomus*, наиболее полно кариологически изученного рода в подсемействе Chironominae, очевидно, что дивергенция кариотипов всех видов этого рода основана на фиксации различного рода хромосомных перестроек: реципрокных транслокаций целых хромосомных плеч, пара- и перичентрических инверсий, теломер-теломерных и центромер-теломерных слияний, локальной амплификации центромерных и некоторых интеркалярных участков и т.д. Только один вид — *Chironomus bonus* — как бы является гомосеквентным видом с *C. plumosus*, но и он отличается присутствием в его кариотипе фиксированной дополнительной хромосомы. Таким образом, для рода *Chironomus* дивергенция кариотипа неразрывно связана с видообразованием. Сходный путь дивергенции кариотипов наблюдается у хирономид и в других родах данного семейства. Гомосеквентные кариотипы у хирономид практически не найдены. Возможно, данное обстоятельство связано с тем, что у хирономид широко распространено симпатрическое видообразование, при котором исключительно важную роль играют хромосомные перестройки как post-mating изолирующий механизм.

Важным аспектом проблемы — хромосомы и видообразование — является изучение макрогеографических паттернов инверсионных последовательностей дисков голарктических видов хирономид, популяции которых испытывают влияние длительной континентальной изоляции. Результаты этих исследований были представлены в двух основных докладах пленарного заседания: M.Butler, I.Kiknadze, V.Golygina et al. «Macrogeographic patterns of banding sequences in Holarctic *Chironomus plumosus*» и I.Kiknadze, M.Butler, V.Golygina et al. «Macrogeographic patterns of banding sequences in Holarctic *Chironomus tentans*». Эти доклады представляли развитие предыдущих работ большой интернациональной команды хирономидологов из России (И.Кикнадзе, А.Истомина, Л.Гундерина, В.Голыгина, К.Айманова, Е.Андреева), США (M.Butler, J.Sublette, M.Sublette), Австралии (J.Martin), Германии (W.Wulker) по глобальному анализу роли хромосомных перестроек в дивергенции кариотипов при адаптации и видообразовании у голарктических видов, популяции которых оказались изолированными после разделения материков.

Результаты исследования показали, что палеарктические и неарктические популяции исследованных голарктических видов четко различаются цитогенетически за счет появления в Неарктике эндемичных неарктических последовательностей дисков политенных хромосом и фиксации некоторых инверсионных последовательностей дисков, которые в Палеарктике оказываются полиморфными. Таким образом, последовательности дисков в кариотипе голарктических видов должны быть классифицированы в три категории: палеарктические и неарктические последовательности, эндемичные для соответствующей зоогеографической зоны, и голарктические, общие для Палеарктики и Неарктики. Поскольку предполагается, что изученные виды мигрировали в Северную Америку из Палеарктики через Берингов перешеек и, возможно, через Шпицберген — Гренландию в плейстоцене, то появление эндемичных неарктических последовательностей дисков можно рассматривать как цитогенетический механизм адаптации популяций за счет появления новых инверсионных последовательностей дисков, так же как и за счет отбора в Неарктике отдельных голарктических последовательностей, полиморфных в Палеарктике. Определение цитогенетических дистанций между палеарктическими и неарктическими популяциями показало, что, как правило, цитогенетическая дивергенция популяций голарктических видов достигает уровня четко дифференцированных географических популяций. Однако в ряде случаев она достигает уровня видов-близнецов и выше. Так, на основании цитогенетического, а затем и морфологического анализа было доказано, что ранее считавшийся единым голарктический вид *C. tentans* теперь должен быть разделен на два вида: палеарктический *C. tentans* и неарктический *C. dilutus*.

Роль хромосомных перестроек в цитогенетической дивергенции природных популяций хирономид обсуждалась также в докладах В.Голыгиной, А.Истоминой, И.Кикнадзе (Россия), А.Истоминой, И.Кикнадзе, Л.Востровой (Россия), J.Gupta and A.De (Индия) и др.

Важные данные о существенном увеличении числа хромосомных перестроек у обычно морморфного *C. riparius* под влиянием загрязнения рек тяжелыми металлами были представлены в совместной работе итальянских, болгарских и российских исследователей (G.Sella, C.Robotti, P.Michailova, N.Petrova, L.Ra-mella). Помимо обычных перестроек типа инверсий в популяции из загрязненных водоемов авторы обнаружили локальную амплификацию ДНК в отдельных участках хромосом. В популяционных исследованиях хирономид подобное явление ранее не наблюдалось.

Закономерности хромосомной эволюции при видообразовании в роде *Chironomus* были представлены в очень интересном докладе Н.А.Шобанова (Россия). Им была продемонстрирована наиболее полная в настоящее время филограмма рода, основанная на анализе инверсионных последовательностей дисков в плечах А, Е и F. Закономерности хромосомной филогении рассматривались в комплексе с морфологическими характеристиками личинок, что было сделано впервые.

Большой интерес вызвал доклад J.Martin and B.Lee «Sex determination in *Chironomus* and the *Drosophila* paradigm». Авторы рассмотрели молекулярные и цитогенетические механизмы определения пола у хирономид в сравнении с дрозофилидами. Как известно, у хирономид нет морфологически дифференцированных половых хромосом. Однако в последние годы были выявлены и клонированы доминантные мужские детерминанты (МД), локализация которых может меняться в разных хромосомных плечах у разных видов, а иногда и внутри видов. Авторы рассмотрели несколько гипотез о природе МД и механизмов их включения в онтогенезе. На основании полученных собственных результатов авторы предполагают, что МД у *Chironomus* контролируются генами transformer 1 and 2 или непосредственно геном dsx.

Описание кариотипов нескольких новых видов хирономид в сочетании с очень подробным морфологическим описанием характерных признаков самцов и самок было представлено на стендовой сессии (Е.Морозова «Диагностические проблемы видов *Cryptochironomus ex.gr.defectus* Kieffer из р. Волги»; И.Сергеева «Tanypodinae р. Волги»; Н.Полуконова «Особенности кариотипов видов *Chironomus* из Саратовской популяции» (Россия); N.Petrova, P.Michailova, S.Bovero, *Chironomus allionii* sp.n (Россия, Болгария, Италия и др.).

Важное место в программе Симпозиума заняли проблемы экотоксикологии и биомониторинга (chairpersons L.Bisthoven, Belgium and M.Kraak, Netherland). В этой области хирономидологии выделяются своими четко организованными и целенаправленными исследованиями группы голландских, бельгийских и немецких ученых. Уже на нескольких последних симпозиумах команды энергичных молодых представителей этих школ сообщают результаты регулярных мониторингов основных водоемов своих стран. Они показали большую перспективность использования хирономид как биоиндикаторов антропогенных загрязнений. В частности, была показана реакция хирономидных сообществ, изменяющая спектр видов, и реакция отдельных особей, характеризующаяся появлением различного рода уродств на загрязнение водоемов тяжелыми металлами (D.Groendijk et al., Netherland), ионами хлорида (B.Janecsek, Austria), неорганическими поллютантами (E.Hawtin, United Kingdom), отходами промышленных предприятий (A.Gerhard and L. Bisthoven, Sweden, Belgium) и т.д. Неразрывно связана с экотоксикологией проблема механизмов физиологической реакции личинок хирономид на состав различных поллютантов, а также на состав пищи (J.Vos et al., Netherland; W.Goedkoop et al., Sweden), на наводнения (Э.Извекова, Россия; J-M.Gendou, H.Laville, France), на регулирование уровня вод в водоемах (G.Wolfram, Austria) и т.д.

Конечно, данный симпозиум, как и все предыдущие, не обошелся без описаний фауны хирономид в ранее мало исследованных странах, таких как Китай, Новая Зеландия, Бразилия и т.д., и, соответственно, без обнаружения новых видов, что вселяет уверенность в необходимости и бесконечности таксономических, и в особенности цитотаксономических исследований.

В заключении обзора сообщений, предложенных на Симпозиуме, хочется представить очень интересную Тинемановскую лекцию, которую прочел один из наиболее видных молодых хирономидологов профессор Питер Кренстон (P.Cranston, Australia), организатор предыдущего 12-го Международного симпозиума по хирономидам «The modern day influence on biological science of August Thieneman». П.Кренстон ярко и убедительно показал, какое большое влияние оказывают идеи А.Тинемана, высказанные им в тридцатые-сороковые годы нашего столетия на развитие современной хирономидологии.

В ходе Симпозиума один день был целиком посвящен экскурсии на горные озера Тити-Зее и Флук-Зее и биологическую станцию Фрайбургского университета, где работали многие выдающиеся хирономидологи. Постсимпозиальный тур включал знакомство с фауной хирономид и историческими достопримечательностями Баварии.

Как всегда, Симпозиум по хирономидам оставил глубокое чувство удовлетворения не только от полученных новых сведений и идей, но и от удивительно доброжелательной дружеской обстановки, единения столпов науки и молодежи, так свойственных этому Симпозиуму.

Следующий Симпозиум состоится в 1999 году, в Бразилии, что сильно уменьшает шансы российских ученых на участие в нем по финансовым соображениям.

И.И. Кикнадзе, профессор, д.б.н., г.н.с.
ИЦиГ СО РАН, Новосибирск
Заслуженный деятель науки РФ