

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ДИВЕРГЕНЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ У *CHIRONOMUS NUDITARSIS* STR. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

© И. И. Кикнадзе,¹ П. Михайлова,² А. Г. Истомина,¹ В. В. Голыгина,¹
Л. Инт Панис,³ Б. Крастанов²

¹ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск 630090, Россия,

² Институт зоологии БАН, София 1000, Болгария, и

³ Фламандский институт технологических исследований окружающей среды, Беретан 200, 2400 Мол, Бельгия

Проведен сравнительный анализ структуры кариотипа и хромосомного полиморфизма в шести природных и двух лабораторных популяциях *Chironomus nuditarsis* из Европы и Азии. С помощью прецизионного картирования последовательностей дисков в хромосомных плечах определен кариофонд данного вида, включающий в себя 16 инверсионных последовательностей и 2 последовательности (ndtG1 и ndtG2) с локально амплифицированными гигантскими ДНК-кнобами. Установлены четкие различия в уровне хромосомного полиморфизма между высокополиморфными европейскими и практически мономорфными сибирскими популяциями. Определены цитогенетические расстояния между исследованными популяциями *C. nuditarsis* и между близкими видами *C. nuditarsis*—*C. plumosus* на основании полиморфизма спектров и частот инверсионных последовательностей дисков. Анализ цитогенетических расстояний показал, что хромосомные перестройки играют важную роль в дивергенции популяций и видов.

Ключевые слова: кариотип, хромосомный полиморфизм, хромосомные перестройки, эволюция кариотипа, хирономиды.

В последние годы большое внимание уделяется анализу закономерностей генетического полиморфизма в природных популяциях животных и растений и его роли в дивергенции популяций (Ayala et al., 1977; Алтухов, 2003). К сожалению, роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяций в настоящее время исследуется значительно менее интенсивно, хотя еще в 1930-е годы было показано, что хромосомная изменчивость является важнейшим фактором адаптации популяций к факторам внешней среды и соответственно играет существенную роль в их дивергенции (Dubinin et al., 1936; Dobzansky, 1970; King, 1993). Новая волна интереса к хромосомной изменчивости в популяциях возникла недавно в связи с развитием глобального цитогенетического анализа голарктических видов хирономид, показавшего глубокую дивергенцию палеарктических и неарктических популяций за счет изменения спектра и частот инверсионных порядков генов, возникших в результате хромосомных перестроек (Acton, 1962; Martin, Porter, 1973; Гундерина и др., 1996; Kiknadze et al., 1996, 1998, 2000; Butler et al., 1999). Было показано также, что и в Палеарктике популяции многих видов-близнецов из группы *plumosus* и группы *tentans* четко различаются по спектру и частотам инверсионных последовательностей дисков. Эти различия определяются в свою очередь условиями водоемов, в которых обитают исследуемые популяции (Шобанов, 1994; Гундерина и др., 1996, 1999, 2000). В ряде случаев при длительной континентальной изоляции изменение спектра и частот инверсионных последовательностей дисков заходит столь далеко, что

приводит к формированию нового вида (Kiknadze et al., 1996; Shobanov et al., 1999). Выяснение общих закономерностей хромосомной дивергенции популяций и видов требует исследования как можно большего числа популяций из разных частей ареала у разных видов.

C. nuditarsis является удобной моделью для такого рода исследований, так как нами было обнаружено, что он имеет очень большой ареал — от Западной Европы до Сибири.

Кариотип *C. nuditarsis* был описан Кейлом (Keyl, 1961, 1962), Михайловой (Michailova, 1989) и Петровой с соавторами (Petrova et al., 2000). В западноевропейских популяциях этого вида было обнаружено несколько типов хромосомных перестроек, таких как парацентрические инверсии, реципрокные транслокации и ДНК-кнобы (Rosin, Fischer, 1965, 1966, 1972; Fischer, 1978; Fischer, Tichy, 1980). Однако хромосомный полиморфизм в популяциях из разных частей ареала детально не исследовался, не было проведено точное картирование многих стандартных и инверсионных последовательностей дисков. Попытка оценить кариофонд *C. nuditarsis* в работе Полуконовой и соавторов (2005) следует считать неудачной, так как в ней был неправильно идентифицирован и картирован ряд важнейших последовательностей дисков при явно недостаточном материале для популяционного анализа.

В настоящей работе проведено сравнительное изучение хромосомного полиморфизма в нескольких популяциях *C. nuditarsis* из удаленных частей ареала (Европа—Азия) для установления цитогенетической дивергенции этих популяций. Был определен объем кариофонда этого вида,

Таблица 1

Места сборов *Chironomus nuditaris*

Место сбора	Символ популяции	Дата сбора	Количество личинок	Автор сбора
Азия, Сибирь				
Новосибирская обл., пруд, р. Камышевка	n-S-NSK-KA	28 V 1996	2	А. Г. Истомина В. В. Гольгина
Новосибирская обл., пруд, р. Карпысак	n-S-NSK-KR	13 V 1996 20 V 2003	17 2	То же
Республика Алтай, оз. Теньгинское	n-S-RAL-TE	Май 1997 г.	35	» »
Европа				
Бельгия, заповедник Waelenhoek (Niel 8), глиняные ямы	n-E-BE-WA	09 III 1994 06 IV 1994	44	Л. Инт Панис
Болгария, о-в Вардин, р. Дунай	n-E-BG-VA	17 VI 2002	16	Б. Крастанов
Болгария, Монтана, Расово Лом, Ломско блато, Сарая, Челопецене, Волюяк, Калимок, Ситово	n-E-BG-CO	16 V 2002 16 V 2002 16 V 2002 16 V 2002 18 VI 2003 15 IV 2002 03 VII 2002	6 2 1 1 1 2 2 1	
Швейцария, лабораторная культура <i>C. plumosus</i> × <i>C. nuditaris</i>	n-E-SH-BE	Июнь 1989 г.	10	Н. А. Fischer
Швейцария, лабораторный сток из природной популяции	n-E-SH-BE	1981 г. 1982 г. 1987 г. 1989 г. 1990 г.	5 5 2 1 2	Поддерживается в лаборатории П. Михайловой

включающий в себя 16 инверсионных последовательностей дисков плюс 2 последовательности с локально амплифицированными гигантскими ДНК-кнобами, установлены большие различия в уровне хромосомного полиморфизма, спектре и частоте этих инверсионных последовательностей между европейскими и сибирскими популяциями. Был проведен сравнительный анализ цитогенетических расстояний как между популяциями самого *C. nuditaris*, так и между популяциями *C. nuditaris* и близкого ему вида *C. plumosus*, показывающий важную роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяций и видов.

Материал и методика

В работе использовали личинок последнего личиночного возраста *C. nuditaris* из нескольких популяций Западной Сибири, Бельгии, Болгарии и Швейцарии. Места сборов, объем выборки и символы популяций представлены в табл. 1. В Болгарии только в одном месте сбора оказалось достаточно личинок для цитогенетического анализа, во всех других местах были исследованы единичные личинки, но их изучение показало сходство хромосомного полиморфизма во всех местах сбора, что дало возможность объединить их в «общую» популяцию n-E-BG-CO (табл. 1). Гибридные личинки *C. nuditaris* ×

C. plumosus, так же как и лабораторная популяция *C. nuditaris*, были любезно предоставлены проф. Дж. Фишером (Швейцария).

Для цитогенетического анализа личинок фиксировали в смеси 96%-ного спирта и ледяной уксусной кислоты (3 : 1). Приготовление давленных препаратов политенных хромосом проводили обычным способом (Keyl, Keyl, 1959; Кикнадзе и др., 1991).

Картирование хромосомных плеч А, Е и F проводили по Кейлу (Keyl, 1962), плеч С и D — по Деваи и соавтором (Dévai et al., 1989) с использованием рисунка дисков политенных хромосом *C. piger* в качестве стандарта.

Цитогенетические расстояния между популяциями рассчитывали по Нею (Nei, 1972). Ранее было показано большое сходство кариотипов *C. nuditaris* и *C. plumosus* (Petrova et al., 2000; Kiknadze et al., 2003; Кикнадзе и др., 2004б), что послужило основанием рассматривать их как виды-близнецы (Petrova et al., 2000). Поэтому представляло большой интерес определение цитогенетического расстояния между этими видами. При оценке цитогенетических расстояний были использованы наши более ранние данные по хромосомному полиморфизму у *C. plumosus* (Гольгина, Кикнадзе, 2001).

Сравнительный анализ инверсионных последовательностей дисков в кариофонде *C. nuditaris* с кариофондами других видов рода *Chironomus* позволил выявить число точек разрывов в хромосомах этого вида,

определяющих дивергенцию последовательностей дисков, оценить степень их сходства и построить филогенетическое дерево хромосомной эволюции по методу ближайших соседей (Кикнадзе и др., 2004а).

Результаты

Кариотип *C. nuditarsis*. Кариотип *C. nuditarsis* во всех изученных популяциях имел гаплоидный набор хромосом $n = 4$ с комбинацией хромосомных плеч АВ, CD, EF и G (цитокмплеск thummi). Единственное ядрышко располагалось на конце короткого плеча G, два кольца Бальбиани развивались в плече G и одно — в плече В.

Кариотип из сибирских популяций. Структура кариотипа *C. nuditarsis* представлена на рис. 1, она является типичной для всех изученных популяций. Центромерные диски в сибирской популяции четкие, но не крупные. Центромерный гетерохроматин состоит из конститутивного гетерохроматина.

Во всех изученных сибирских популяциях кариотип оказался практически мономорфным, за исключением единичных случаев гетерозиготности плеча G по крупному гетерохроматическому блоку (кнобу) в одном из гомологов.

В плече А (рис. 1; 2, а, б; «Приложение»; табл. 2) фиксирована только одна из двух альтернативных последовательностей дисков, описанных для *C. nuditarsis* (Keyl, 1962), — ndtA2 (рис. 2, б). Согласно Кейлу, последовательность ndtA1 (рис. 2, а) близка к последова-

тельности pluA1 у *C. plumosus* и отличается от нее небольшой простой инверсией. В свою очередь ndtA1 и ndtA2 различаются крупной инверсией, захватывающей всю центральную часть плеча (рис. 2, а, б; «Приложение»).

Следует обратить внимание на необычную структуру центромерного района в хромосоме АВ у *C. nuditarsis* (рис. 2, а, б). Как правило, у видов рода *Chironomus* центромерный диск (С) расположен близко к двум плотным дискам плеча А — 19ef. У *C. nuditarsis* между диском С и дисками 19ef наблюдается большое пространство, образованное за счет маленькой перичентрической инверсии, перемещающей тонкие диски 28de из плеча В в плечо А. Эта инверсия была обнаружена В. В. Гольгиной, и важно отметить неправильность указания ее в последовательности А1, описанной Кейлом, как это сделано в статье Полуконовой с соавторами (2005). Кейл не указывал данной инверсии в своей статье (Keyl, 1962).

Плечо В (рис. 1; 2, в, г; табл. 2) мономорфно. В нем фиксирована последовательность ndtB1 (рис. 2, г). Последовательности ndtB1 и ndtB2 различаются простой инверсией (рис. 2, в, г).

Плечо С (рис. 1; 3, а; «Приложение»; табл. 2) мономорфно и имеет одну последовательность ndtC1, идентичную последовательности pluC2.

Плечо D (рис. 1; 3, б; «Приложение»; табл. 2) мономорфно и имеет одну последовательность ndtD1, идентичную pluD1.

Плечо E (рис. 1; 3, в; «Приложение»; табл. 2) мономорфно и имеет доминирующую последовательность ndtE1, которая отличается простой инверсией от pluE1.

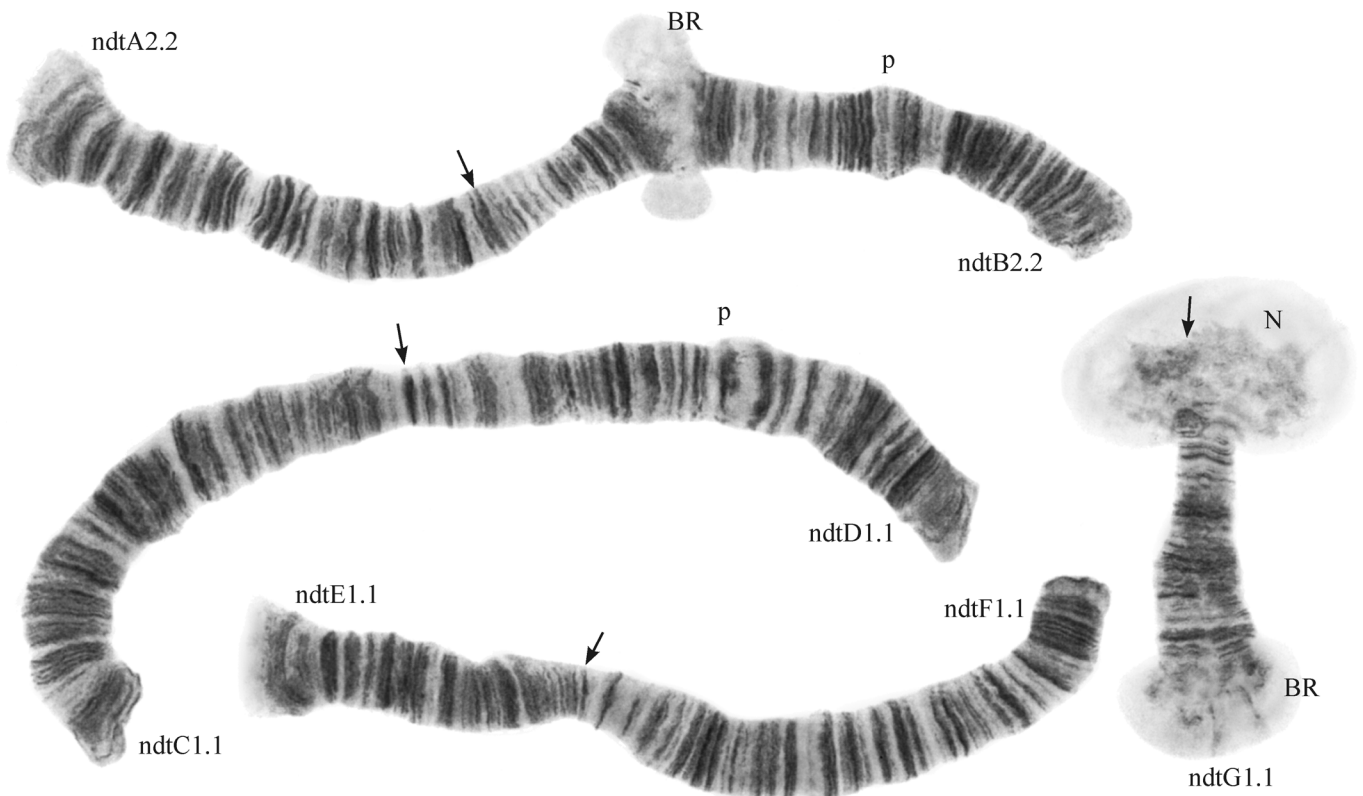


Рис. 1. Кариотип *Chironomus nuditarsis* из сибирских популяций.

Обозначения здесь и на всех остальных рисунках: ndtA2.2, ndtB2.2, ndtC1.1 и т. д. — символы генотипических сочетаний последовательностей дисков в хромосомных плечах; BR — кольца Бальбиани, N — ядрышко, p — пuffed; стрелками указаны центромерные районы.

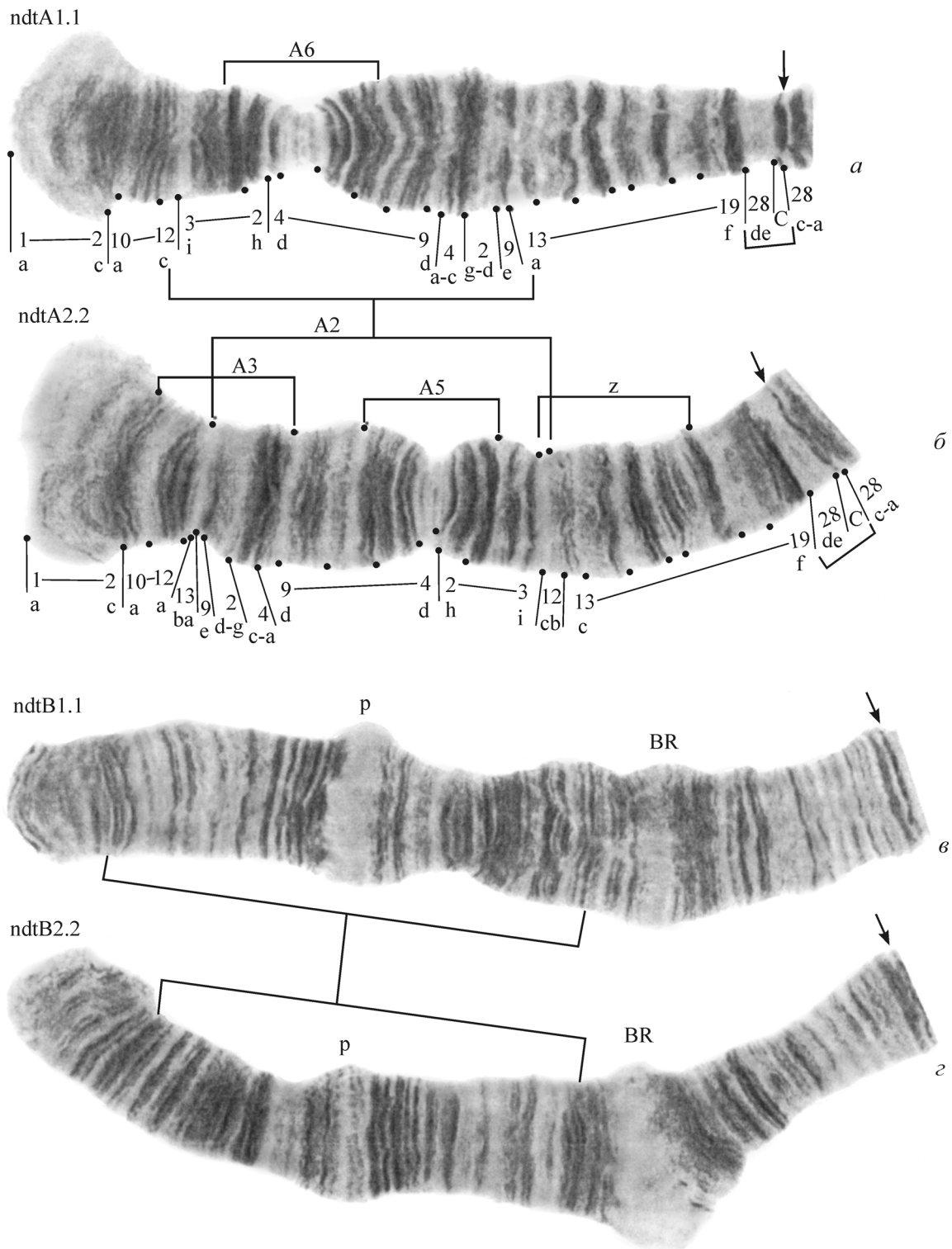


Рис. 2. Последовательности дисков в плечах А и В: гомозиготы ndtA1.1 (а), ndtA2.2 (б), ndtB1.1 (в) и ndtB2.2 (г). Скобки над хромосомами указывают локализацию инверсий.

Плецо F (рис. 1; 3, г; «Приложение»; табл. 2) моно-морфно и имеет одну последовательность ndtF1, отличающуюся простой инверсией от pluF1.

Плецо G (рис. 1; 4, а; табл. 2) практически моно-морфно с последовательностью ndtG1, лишь у двух личинок в популяции Карпысак наблюдалась гетерозиготность плеча по присутствию крупного knob у одного из гомо-

логов (рис. 4, г). Последовательность ndtG1 отличается от последовательностей pluG1 включенной инверсией, захватывающей всю центральную часть плеча. Как правило, гомологи в плече G у *C. nuditarsis* плотно конъюгируют (рис. 4, а) в отличие от *C. plumosus*. Правда, в отдельных клетках железы может наблюдаться расхождение гомологов, но это не регулярно.

Т а б л и ц а 2

Частоты инверсионных последовательностей дисков в популяциях *Chironomus nudatarsis*

Последовательность	Частоты последовательностей в популяциях						
	Сибирь		Бельгия	Болгария		Италия ^a	Швейцария
	n-S-NSK-KR	n-S-RAL-Te	n-E-BE-WA	n-E-BG-VA	n-E-BG-CO	n-It-Tu	n-E-SH-BE
ndtA1	0	0	0.591	0.634	0.845	0.826	0.958
ndtA2	1.0	1.0	0.250	0.033	0.062	0.154	0.042
ndtA3	0	0	0.023	0.066	0	0.020	0
ndtA4	0	0	0.102	0	0	0	0
ndtA5	0	0	0.011	0.033	0.031	0	0
ndtA6	0	0	0.023	0.234	0.062	0	0
ndtB1	0	0	0.795	0.833	0.562	0.808	0.417
ndtB2	1.0	1.0	0.205	0.167	0.438	0.192	0.583
ndtC1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.962	1.0
ndtC2	0	0	0	0	0	0.038	0
ndtD1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
ndtE1	1.0	1.0	0.989	1.0	1.0	1.0	1.0
ndtE2	0	0	0.011	0	0	0	0
ndtF1	0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
ndtG1	0.941	1.0	0.693	0.733	0.688	0.885	0.6
ndtG2	0	0	0.307	0.267	0.250	0.115	0.3
ndtG1k	0.059	0	0	0	0.062	0	0.067
ndtG2k	0	0	0	0	0	0	0.033
Доля гетерозиготных личинок, %	11.8	0	81.8	100	87.5	—	67
Среднее количество гетерозиготных инверсий на особь	0.12	0	1.4	1.4	1.4	—	1.1

^a По данным Петровой и соавторов (Petrova et al., 2000).

Таким образом, в сибирских популяциях *C. nudatarsis* обнаруживается практически мономорфный кариотип с фиксацией альтернативных последовательностей дисков в плече А (ndtA2) и в плече В (ndtB2) (табл. 2, 3). Единичные случаи полиморфизма наблюдались только в плече G за счет образования гигантских knobов в одном из гомологов (ndtG1.1k).

Кариотип из бельгийской популяции. Кариотип *C. nudatarsis* из Бельгии был нами ранее описан под символом *C. sp. Bel* (Int Panis et al., 1994). Структура его кариотипа идентична таковому из сибирских популяций, но наблюдаются и существенные различия по спектру и частотам отдельных последовательностей дисков, так как бельгийская популяция была высокополиморфной в отличие от мономорфных сибирских популяций.

Плечо А оказалось наиболее полиморфным, в нем обнаружено 6 инверсионных последовательностей: ndtA1, ndtA2, ndtA3, ndtA4, ndtA5 и ndtA6 (табл. 2; «Приложение»). Доминирующей была последовательность ndtA1 в противоположность сибирским популяциям, где была фиксирована ndtA2. В бельгийских популяциях найдено несколько последовательностей, сформировавшихся на основе последовательности ndtA 2 за счет простых и сложных инверсий. Так, последовательность ndtA3 отличается простой инверсией в дистальной части плеча (рис. 2, б; «Приложение»); ndtA4 (рис. 2, б; «Приложение») возникает за счет сочетания двух неперекрывающихся инверсий: инверсия 4a-10d, формирующая последовательность ndtA3, и инверсия 17h-12c, обозначенная нами как Z (так как она не была встречена самостоятельно); ndtA5 отличается от ndtA2 простой короткой инверсией в середине плеча (рис. 2, б; «Приложение»).

Ряд инверсий, формирующих описанные нами последовательности дисков на основе последовательности ndtA2, был описан ранее в швейцарской популяции Розинным и Фишером (Rosin, Fischer, 1965). Согласно принятым в то время обозначениям, In2 продуцировала саму последовательность ndtA2 из ndtA1, In 4 — последовательность ndtA3, комбинация In4 + In5 — последовательность ndtA4. Розин и Фишер придавали большое значение изучению связи гетерозиготных инверсий с определением пола у хирономид. В частности, они полагали, что гетерозиготные инверсии в плече А в комбинации с гетерозиготной инверсией В1.2 в плече В определяют мужской пол. Однако в настоящее время более продуктивным оказывается выявление мужских половых факторов молекулярными методами, поэтому мы не анализировали корреляцию между инверсиями и полом.

Последовательность ndtA1 продуцировала лишь одну инверсионную последовательность ndtA6 — новую последовательность для *C. nudatarsis*. Последняя отличается от ndtA1 простой инверсией (рис. 2, а; «Приложение»).

Из обнаруженных в плече А инверсионных последовательностей только ndtA1 и ndtA2 встречаются в го-

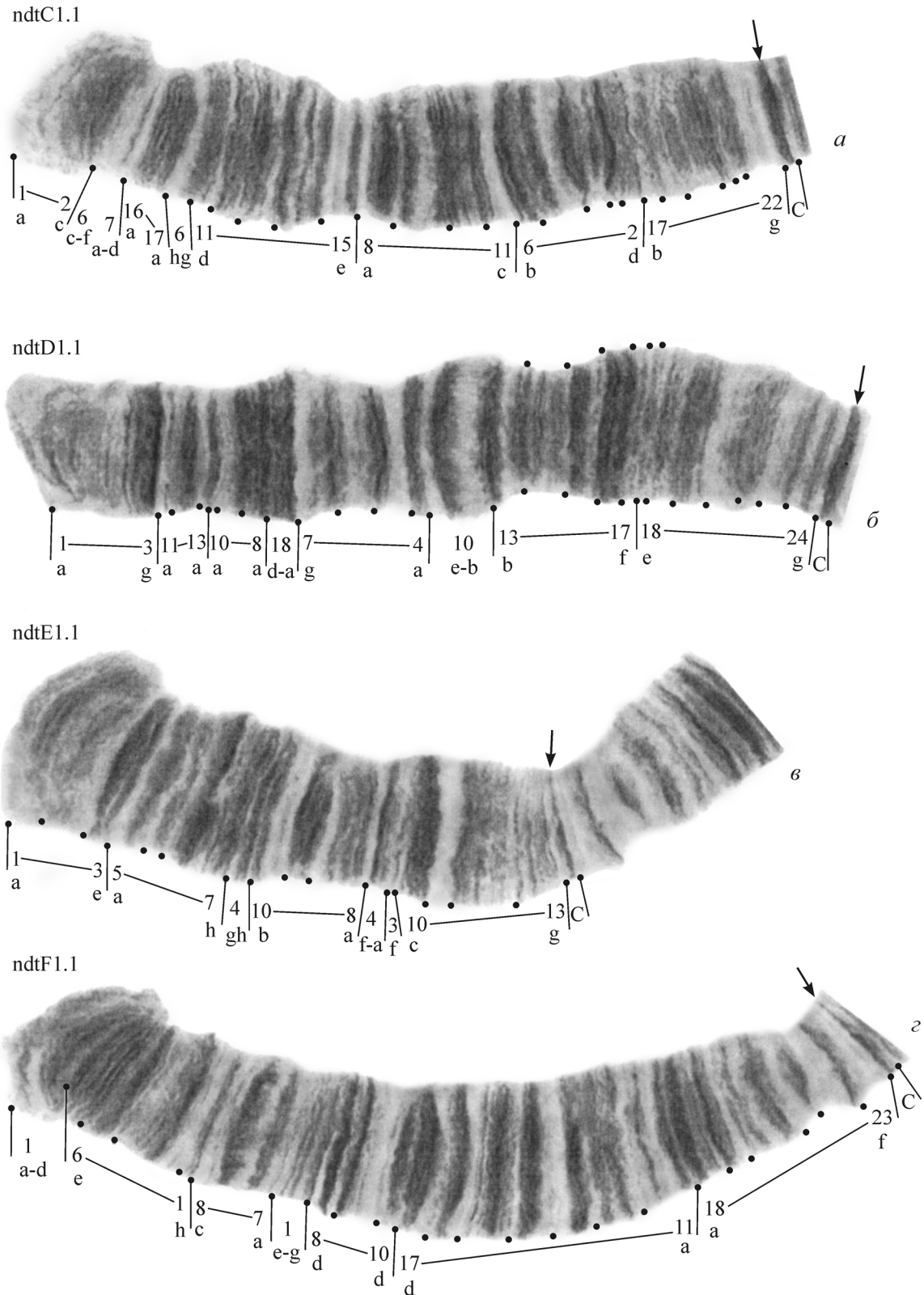


Рис. 3. Последовательности дисков в плечах C, D, E и F: *ndtC1.1* (а), *ndtD1.1* (б), *ndtE1.1* (в) и *ndtF1.1* (г).

мозиготе, остальные найдены лишь в гетерозиготах (рис. 5, а, б, е, з) и с низкой частотой (табл. 2, 3).

В плече В доминирует последовательность *ndtB1* (рис. 2, в) в противоположность сибирским популяциям, где фиксирована *ndtB2* (табл. 2, 3). В бельгийской попу-

ляции гомозиготы *ndtB2.2* крайне редки, но часто встречаются гетерозиготы *ndtB1.2*.

Плечи C, D и F мономорфны в бельгийской популяции, так же как и в сибирских популяциях (табл. 2, 3).

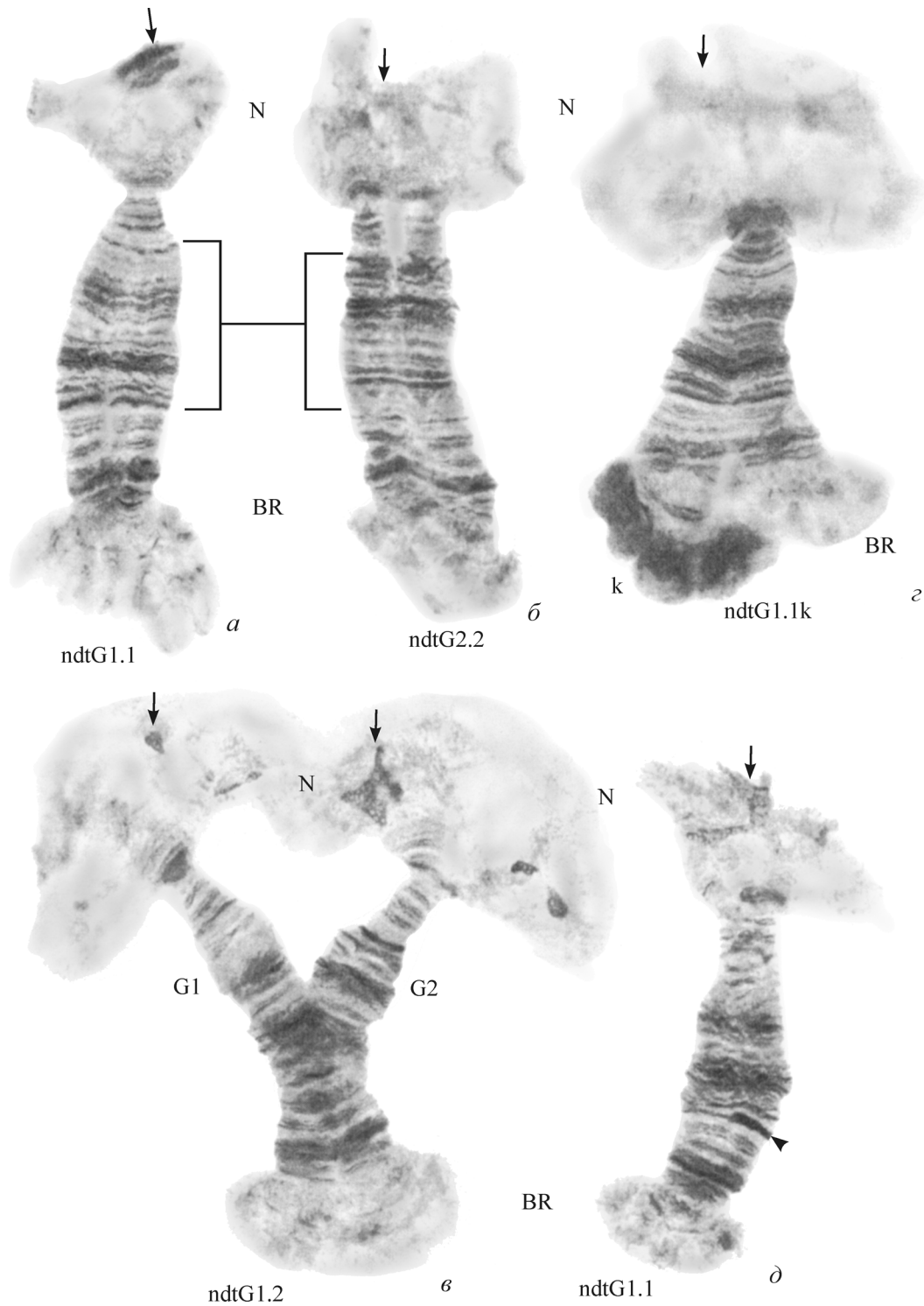


Рис. 4. Последовательности дисков в плече G: ndtG1.1 (а), ndtG2.2 (б), ndtG1.2 (в), ndtG1.1k (г) и ndtG1.1 с диском, гетерозиготным по интеркалярному гетерохроматину (д).

к — knob, головкой стрелки указан гетерозиготный диск.

Плечо E практически также мономорфно, но у одной личинки была обнаружена короткая уникальная инверсия ndtE2 (рис. 6, а; «Приложение»).

Плечо G полиморфно (рис. 2, а—г; табл. 2, 3). В нем найдены две последовательности дисков — ndtG1 и ndtG2. Последовательность ndtG1 отличается от pluG1 включенной инверсией, захватывающей всю централь-

ную часть плеча. В свою очередь ndtG2 отличается от ndtG1 простой инверсией (рис. 2, б). Регулярное расхождение гомологов этой хромосомы связано только с инверсией в одном из гомологов. Последовательность ndtG1 доминирует, она встречается как гомо-, так и в гетерозиготе (рис. 4, а, в). Редко удается обнаружить гомозиготы ndtG2.2 (рис. 2, б), ndtG2 встречается преимуще-

Таблица 3

**Частоты генотипических сочетаний инверсионных последовательностей дисков
в популяциях *Chironomus nudatarsis***

Генотипические сочетания	Частоты последовательностей в популяциях					
	Сибирь		Бельгия	Болгария		Италия ^a
	n-S-NSK-KR	n-S-RAL-Te	n-E-BE-WA	n-E-BG-VA	n-E-BG-CO	n-It-Tu
ndtA1.1	0	0	0.341	0.467	0.752	0.654
ndtA2.2	1.0	1.0	0.045	0	0	0
ndtA1.2	0	0	0.341	0	0.062	0.338
ndtA1.3	0	0	0.023	0	0	0
ndtA1.4	0	0	0.091	0	0	0
ndtA1.5	0	0	0	0.066	0.062	0
ndtA1.6	0	0	0.045	0.267	0.062	0
ndtA2.4	0	0	0.068	0	0	0
ndtA2.6	0	0	0	0.066	0.062	0
ndtA3.4	0	0	0.023	0	0	0
ndtA3.6	0	0	0	0.134	0	0
ndtA4.5	0	0	0.023	0	0	0
ndtB1.1	0	0	0.614	0.667	0.312	0.615
ndtB2.2	1.0	1.0	0.023	0	0.188	0.039
ndtB1.2	0	0	0.363	0.333	0.500	0.346
ndtC1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.923
ndtC1.2	0	0	0	0	0	0.077
ndtD1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
ndtE1.1	1.0	1.0	0.977	1.0	1.0	1.0
ndtE1.2	0	0	0.023	0	0	0
ndtF1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
ndtG1.1	0.882	1.0	0.477	0.466	0.375	0.770
ndtG2.2	0	0	0.091	0	0	0
ndtG1.2	0	0	0.432	0.534	0.500	0.230
ndtG1.1k	0.118	0	0	0	0.125	0

^a По данным Петровой и соавторов (Petrova et al., 2000).

ственно в гетерозиготах. У одной личинки была выявлена гетерозиготность по диску (рис. 4, д).

Таким образом, бельгийская популяция существенно отличается от сибирских популяций по таким цитогенетическим параметрам, как спектр и частоты инверсионных последовательностей дисков (табл. 2, 3).

Кариотип из болгарских популяций. Общая структура кариотипа болгарских популяций идентична таковой из Сибири и Бельгии, однако у некоторых особей наблюдались увеличенные размеры центромерных дисков. Согласно данным Михайловой (Michailova, 1989, 1990), в Болгарии имеются две цитогенетические формы *C. nudatarsis*: одна с небольшими центромерами, другая — с более крупными. Некорректно рассматривать вторую форму как *C. curabilis* (Полуконова и др., 2005), так как таксономический статус второй формы еще не определен в связи с отсутствием сравнительного морфологического анализа этой формы с типовым материалом *C. curabilis* и *C. nudatarsis*. Изучение размеров центромерных дисков у особей болгар-

ских популяций показало, что у всех особей хромосома АВ имеет маленький центромерный диск, тогда как хромосомы CD и EF обладают более крупными центромерами. Эта картина отражает популяционный полиморфизм по размерам центромерного гетерохроматина, который может быть важным фактором дивергенции популяций.

По спектру и частотам последовательностей дисков, так же как и по высокому уровню хромосомного полиморфизма, болгарские популяции оказались более близкими к бельгийским популяциям.

В плече А обнаружено 5 последовательностей дисков: ndtA1, ndtA2, ndtA3, ndtA5 и ndtA6 (рис. 2, а, б; табл. 2, 3; «Приложение»). Последовательность ndtA1 доминирует и встречается как в гомо-, так и в гетерозиготе (рис. 2, а; 5, а, в, з), тогда как ndtA2 встречается преимущественно в гетерозиготах (рис. 5, а, д), остальные найдены лишь в гетерозиготе (рис. 5, ж).

Плечо В также полиморфно (табл. 2, 3). Обнаружены две последовательности — ndtB1, ndtB2, с доминировани-

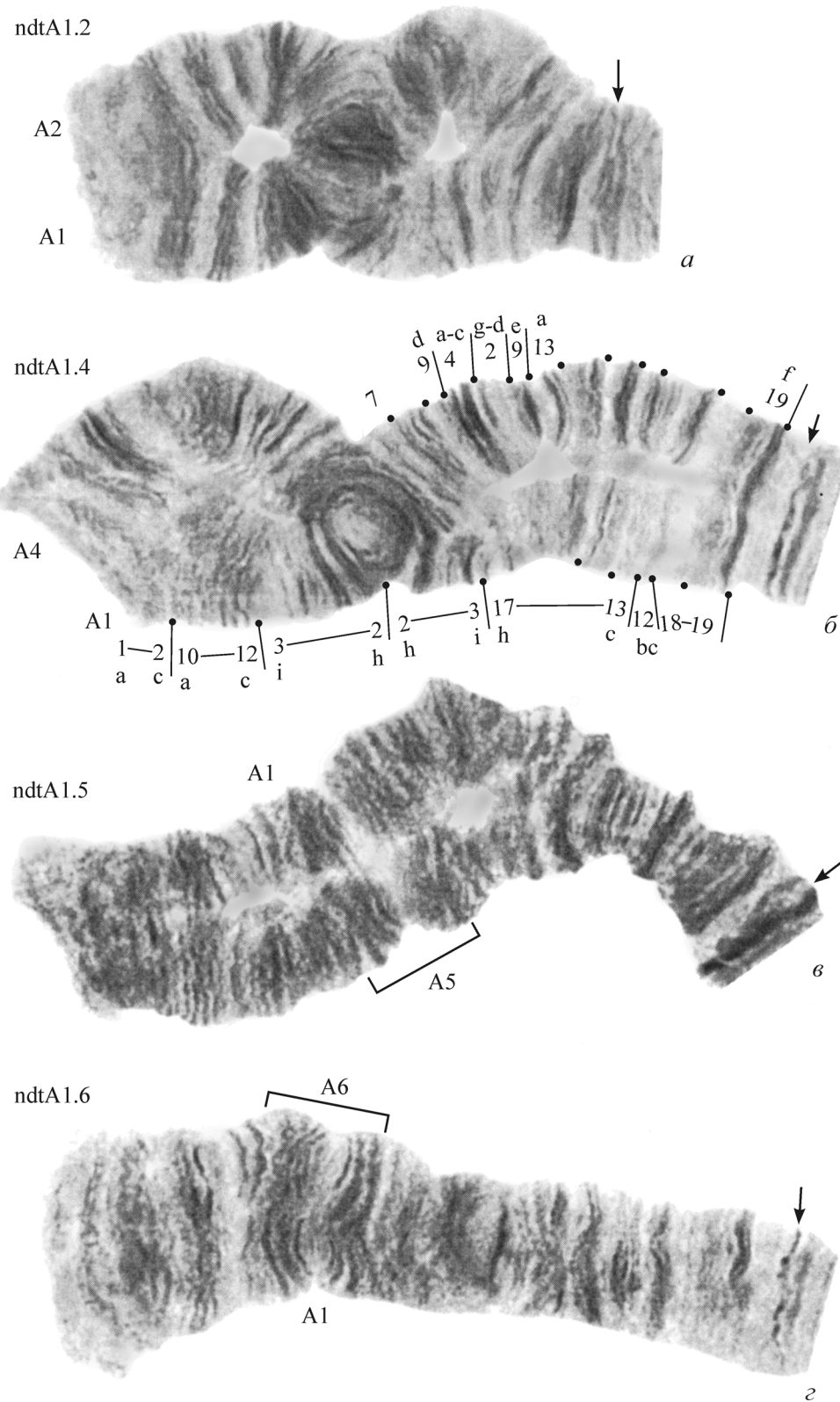


Рис. 5. Полиморфизм в плече А: гетерозиготы ndtA1.2 (а), ndtA1.4 (б), ndtA1.5 (в), ndtA1.6 (г), ndtA2.6 (д), ndtA3.4 (е), ndtA3.6 (ж) и ndtA4.5 (з).

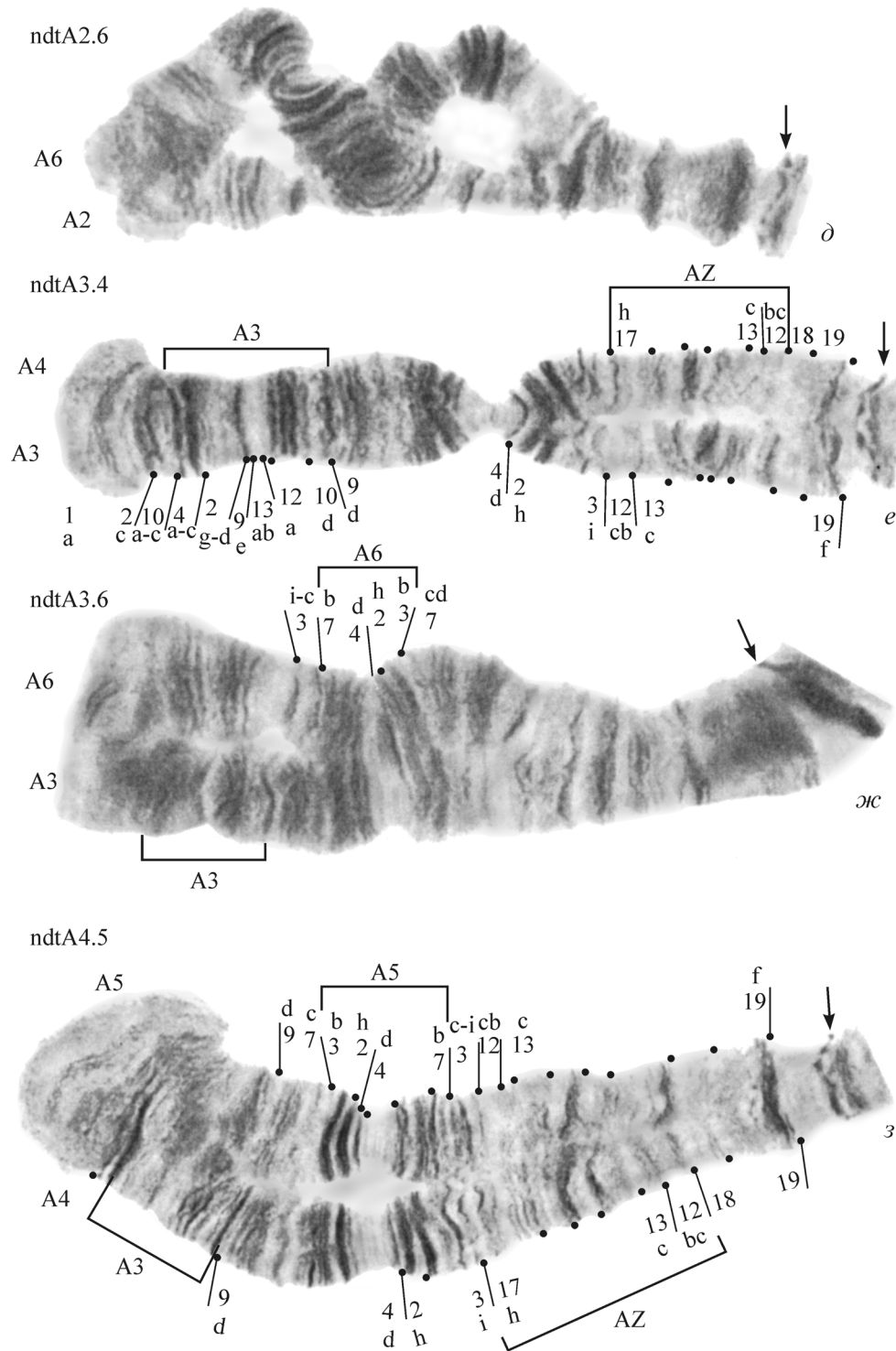


Рис. 5 (продолжение).

ем ndtB1. Вторая последовательность найдена в основном в гетерозиготах и редких гомозиготах.

Плечи С, D, E и F оказались мономорфными, так же как в сибирских и бельгийских популяциях (табл. 2).

Плечо G полиморфно с тремя последовательностями — инверсионными последовательностями ndtG1 и ndtG2 и последовательностями ndtG1k с knobом. Доминирующей является ndtG1, ndtG2 найдена только в гетерозиготах, ndtG1k обнаружена всего у двух личинок в гетерозиготе ndtG1.1k (рис. 4, а—г).

У одной личинки была обнаружена транслокация между хромосомами АВ и EF (рис. 6, б) — это новая реципрокная транслокация для данного вида.

По общим цитогенетическим характеристикам болгарские популяции оказались сходными с бельгийскими.

Кариотип из швейцарских лабораторных культур. Кариотип особей из лабораторной культуры *C. nuditaris* оказался менее полиморфным, чем в самой природной популяции, из которой данная культура была

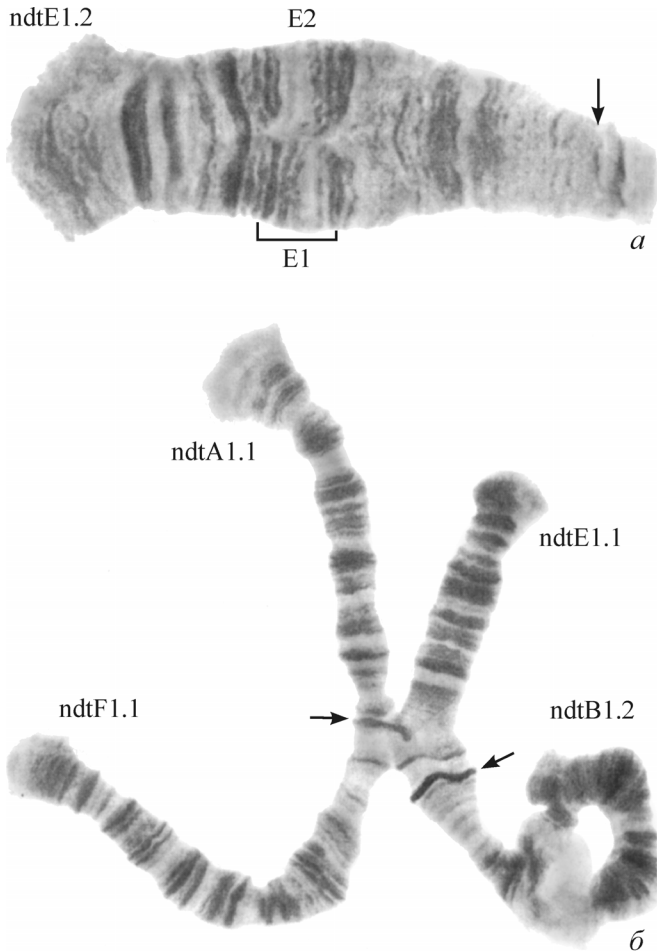


Рис. 6. Полиморфизм в плече E: гетерозигота ndtE1.2 (а) и транслокация между хромосомами АВ—ЕF (б).

получена Розиным и Фишером. Нами были обнаружены следующие последовательности: ndtA1 и ndtA2 (последняя только в гетерозиготе с низкой частотой), ndtB1, ndtB2, ndtC1, ndtD1, ndtE1, ndtF1, ndtG1, ndtG2, ndtG1k и ndtG2k (табл. 2, 3). У трех личинок были выявлены ДНК-кнобы.

Изучение рисунка дисков у гибридов *C. nudatarsis* × *C. plumosus* показало, что все последовательности дисков в гомологах, принадлежащих *C. nudatarsis*, соответствуют европейскому варианту кариотипа: ndtA1, ndtB1, ndtC1, ndtD1, ndtE1, ndtF1 и ndtG1.

Сравнительный анализ сибирских и европейских популяций. Сравнение цитогенетических характеристик исследованных популяций позволяет разделить их на две группы — сибирские и европейские популяции (бельгийские, болгарские и швейцарские). Сибирские популяции характеризуются мономорфностью и фиксацией альтернативных последовательностей дисков в плечах А и В. Уровень хромосомного полиморфизма в сибирских популяциях, в которых встречается единственная хромосомная перестройка — образование гетерохроматического кноба в одном из гомологов плеча G, — не превышает 13 %, а среднее число гетерозиготных перестроек на особь составляет всего 0.12 (табл. 2).

В противоположность сибирским популяциям все европейские популяции высокополиморфны: число

особей в популяции с гетерозиготными перестройками достигает 80—90 % со средним числом перестроек на особь 1.4 (табл. 2). Между собой европейские популяции Бельгии, Болгарии и Швейцарии очень сходны: они имеют одинаковый их спектр, в них доминируют последовательности ndtA1 и ndtB1. В целом европейские популяции содержат 16 инверсионных последовательностей дисков и 2 последовательности с ДНК-кнобами.

Оценка цитогенетических расстояний между исследованными популяциями (табл. 4) показывает, что у *C. nudatarsis* они близки к тем, что наблюдаются у других видов хирономид (Гундерина и др., 1996, 1999; Kiknadze et al., 1996, 1998, 2000; Butler et al., 1999). Из дендрограммы цитогенетических расстояний (рис. 7) видно, что исследованные популяции группируются в два четких кластера — европейский и сибирский. Между этими двумя кластерами цитогенетическое расстояние значительно выше, чем в пределах кластеров. При сравнении цитогенетических расстояний между популяциями *C. nudatarsis* и близким ему видом *C. plumosus* (рис. 7) видны четкие межвидовые различия, однако между большинством популяций *C. plumosus* нет таких различий, как между европейскими и сибирскими популяциями *C. nudatarsis*. Только якутская популяция у *C. plumosus* ведет себя сходно с сибирскими популяциями *C. nudatarsis*. Вероятно, что у обоих видов сибирские популяции являются крайними популяциями в их ареалах и поэтому так сильно дифференцированы.

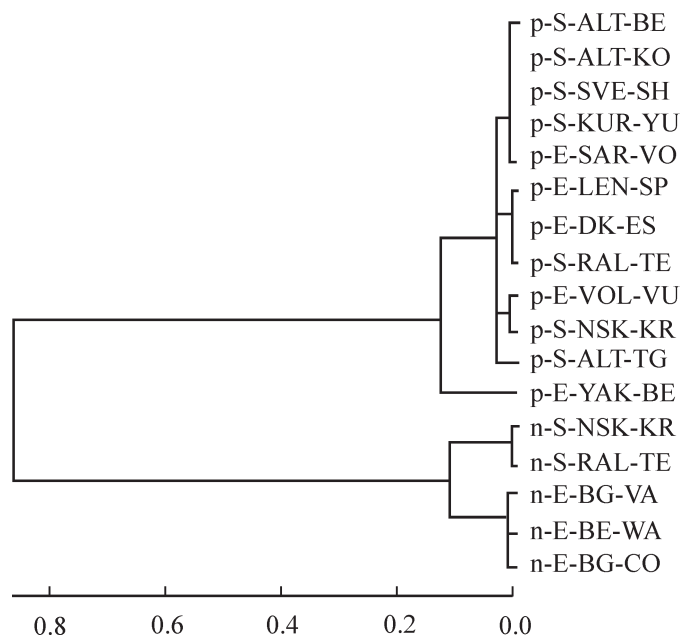


Рис. 7. Дендрограмма цитогенетических расстояний между популяциями *Chironomus nudatarsis* и *C. plumosus*.

Символы популяции и места сбора: p-S-ALT-BE — Курьинский р-н, оз. Белое; p-S-ALT-KO — Змеиногорский р-н, оз. Кольванское; p-S-SVE-SH — Свердловская обл., оз. Шарташ; p-S-KUR-YU — Курганская обл., оз. Юргамаш; p-E-SAR-VO — Саратовская обл., р. Волга; p-E-LEN-SP — Ленинградская обл. и г. Санкт-Петербург; p-E-DK-ES — Дания, оз. Эсром; p-S-RAL-TE — Сибирь; p-E-VOL-VU — Вологодская обл., г. Великий Устюг; p-S-NSK-KR — р. Карпысак, с. Карпысак; p-S-ALT-TG — оз. Горькое; p-E-YAK-BE — Якутия; n-S-NSK-KR — р. Карпысак, с. Карпысак; n-S-RAL-TE — Сибирь; n-E-BG-VA — Болгария, р. Дунай, о-в Вардин; n-E-BE-WA — Бельгия, Waelennoek; n-E-BG-CO — Болгария, общая популяция (p — популяций *C. plumosus*, n — популяций *C. nudatarsis*).

Цитогенетические дистанции между популяциями

Символ популяции	n-E-DK-ES	n-E-LEN-SP	p-E-VOL-VU	n-E-SAR-VO	n-S-SVE-SH	n-S-KUR-YU	p-S-NSK-KR	p-S-ALT-TG
p-E-DK-ES								
p-E-LEN-SP	0.003							
p-E-VOL-VU	0.107	0.109						
p-E-SAR-VO	0.030	0.029	0.151					
p-S-SVE-SH	0.048	0.047	0.167	0.006				
p-S-KUR-YU	0.037	0.037	0.149	0.004	0.001			
p-S-NSK-KR	0.083	0.083	0.016	0.102	0.129	0.111		
p-S-ALT-TG	0.022	0.021	0.048	0.052	0.064	0.054	0.044	
p-S-ALT-BE	0.072	0.070	0.192	0.018	0.004	0.007	0.157	0.090
p-S-ALT-KO	0.072	0.065	0.203	0.021	0.007	0.010	0.169	0.089
p-S-RAL-TE	0.001	0.003	0.105	0.033	0.048	0.037	0.085	0.021
p-E-YAK-BE	0.358	0.347	0.184	0.233	0.219	0.222	0.159	0.240
n-E-BE-WA	1.831	1.773	1.744	1.802	1.784	1.810	1.776	1.515
n-E-BG-VA	1.817	1.759	1.730	1.788	1.770	1.796	1.762	1.501
n-E-BG-CO	1.844	1.785	1.756	1.814	1.796	1.822	1.789	1.527
n-S-NSK-KR	1.921	1.863	1.834	1.892	1.873	1.899	1.866	1.604
n-S-RAL-TE	1.936	1.878	1.849	1.907	1.888	1.915	1.881	1.619

Примечание. Среднее цитогенетическое расстояние между популяциями *C. plumosus* и *C. nuditaris* — 1.789, среднее цитогенетическое расстояние между популяциями *C. nuditaris* — 0.138, среднее цитогенетическое расстояние между популяциями *C. plumosus* — 0.095.

Обсуждение

При изучении хромосомного полиморфизма в популяциях *C. nuditaris* нами обнаружено 16 инверсионных последовательностей дисков. 4 из них (ndtA1, ndtA2, ndtE1 и ndtF1) были картированы Кейлом (Keyl, 1962, р. 489—490), остальные картированы в настоящей работе (см. «Приложение»). Эти 16 последовательностей составляют кариофонд данного вида. Хромосомный полиморфизм у *C. nuditaris* имеет две особенности. Во-первых, не все хромосомы в его кариотипе полиморфны, как это имеет место у большинства видов рода *Chironomus* (Кикнадзе и др., 2004а). Хромосомный полиморфизм у *C. nuditaris* сосредоточен в трех плечах из семи — плечах А, В и G. Важно отметить, что полиморфны эти плечи в европейских популяциях. В популяциях из европейской части России отмечается полиморфизм уже в двух плечах — А и G (Жиров, Петрова, 1993). В сибирских же популяциях все плечи становятся мономорфными. Возможно, что мономорфизм сибирских популяций связан, как уже отмечалось, с тем, что они находятся на краю ареала, где, как правило, уровень хромосомного полиморфизма снижается (Dobzansky, 1970; King, 1993).

Второй особенностью хромосомного полиморфизма у *C. nuditaris* является повышенный уровень некоторых хромосомных перестроек, нетипичных для других видов хирономид. Так, в природных популяциях у него необычно часто встречаются реципрокные транслокации и гетерохроматические кнобы. Одна из транслокаций описана в настоящей работе (рис. 6, б), несколько других было обнаружено ранее (Fischer, 1978). Этот автор на-

шел 4 типа спонтанных реципрокных транслокаций, имеющих различный эффект на фертильность особей в зависимости от положения транслокационных разрывов и наличия кроссинговера в зоне транслокации (Rosin, Fischer, 1966). В болгарской популяции мы нашли новый вариант транслокации (AB—EF). Ее низкая частота может быть связана с высоким летальным эффектом.

Гигантские кнобы, наблюдаемые в плече G, составляют вторую особенность хромосомного полиморфизма у *C. nuditaris*. Они были выявлены почти во всех изученных популяциях этого вида. Кроме *C. nuditaris* они были выявлены еще только у одного вида — *C. anthracinus* и то только в канадских популяциях (Rempel et al., 1962; Kiknadze et al., 2005). Известно, что ДНК-кнобы возникают в результате локальной амплификации ДНК, но их значение непонятно. Предполагалось, что кнобы могут содержать мужской половой фактор M2 (Fisher, Tichy, 1980).

Цитогенетический анализ показал высокий уровень дивергенции популяций *C. nuditaris* в пределах ареала. Это хорошо совпадает с данными о том, что хромосомная изменчивость имеет важное значение в микроэволюционном процессе, в частности у хирономид (Кикнадзе и др., 2004а, 2004б). Основными механизмами цитогенетической дивергенции популяций являются изменения частот основных и альтернативных последовательностей дисков вплоть до их фиксации, изменения спектра и частот флукутирующих инверсионных последовательностей, появление новых уникальных инверсионных последовательностей. Другие хромосомные перестройки, такие как локальная амплификация отдельных дисков, в

Таблица 4

Chironomus plumosus и *C. nudatarsis*

p-S-ALT-BE	p-S-ALT-KO	p-S-RAL-TE	p-E-YAK-BE	n-E-BE-WA	n-E-BG-VA	n-E-BG-CO	n-S-NSK-KR	n-S-RAL-TE
0.003								
0.071	0.070							
0.215	0.235	0.362						
1.848	1.788	1.841	1.490					
1.834	1.774	1.827	1.476	0.022				
1.860	1.800	1.854	1.502	0.022	0.023			
1.938	1.877	1.931	1.579	0.201	0.248	0.206		
1.953	1.893	1.946	1.594	0.200	0.252	0.207	0.002	

особенности центромерных, и слияние отдельных плеч, могут усиливать процесс цитогенетической дивергенции. Влияние хромосомной изменчивости на дивергенцию популяций значительно выше, чем влияние генетической изменчивости (Гундерина, Кикнадзе, 2000). Таким образом, на основании наших данных можно рассматривать *C. nudatarsis* как хорошую модель для анализа роли хромосомной изменчивости в дивергенции центральных и периферических популяций.

Изучение кариотипа *C. nudatarsis* показывает его большое сходство с кариотипом *C. plumosus*: имеются общие последовательности в плечах С и D, основные последовательности в кариотипах обоих видов различаются, как правило, простыми инверсиями. Поэтому на филогенетическом дереве (Kiknadze et al., 2003; Кикнадзе и др., 2004б) *C. nudatarsis* попадает в кластер видов группы *plumosus*. Ряд авторов (Petrova et al., 2000) предлагают отнести *C. nudatarsis* к группе *plumosus*. Однако этот вид не имеет характерного морфологического признака — морщинистости внутренней поверхности вентроментальных пластинок, который рассматривается систематиками как необходимый для отнесения какого-либо вида к группе *plumosus*. Поэтому, отмечая большую филогенетическую близость *C. nudatarsis* к *C. plumosus* и другим видам этой группы, следует пока воздержаться от включения его в данную группу до получения дополнительных морфологических, экологических и молекулярных данных.

Большая дивергенция популяций *C. nudatarsis*, наличие у него двух форм по размеру центромерных дисков и высокий уровень хромосомного полиморфизма в центре ареала позволяют предполагать, что этот вид находится в стадии интенсивного формообразовательного процесса (Michailova, 1989; Petrova et al., 2000).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Плечо А

ndtA1 1a—2c 10a—12c 3i—2h 4d—9d 4a—c 2g—d 9e 13a—19f [28de] C;

ndtA2 1a—2c 10a—12a 13ba 9e 2d—g 4c—a 9d—4d 2h—3i 12c—12b 13c—19f [28de] C;

ndtA3 1a—2c 10a—c 4a—c 2g—d 9e 13a—13b 12a—10d 9d—4d 2h—3i 12c—12b 13c—19f [28de] C;

ndtA4 1a—2c 10a—c 4a—c 2g—d 9e 13a—13b 12a—10d 9d—4d 2h—3i 17h—13c 12b—12c 18a—19f [28de] C;

ndtA5 1a—2c 10a—12a 13b—13a9e2d—g 4c—a 9d—7c 3b—2h 4d—7b 3c—i 12c—12b 13c—19f [28de] C;

ndtA6 1a—2c 10a—12c 3i—c 7b—4d 2h—3b 7c—9d 4a—c 2g—d 9e 13a—19f [28de] C.

Плечо В

ndtB1 не картирована;

ndtB2 не картирована.

Плечо С

ndtC1 1a—2c 6c—f 7a—d 16a—17a 6hg 11d—15e 8a—11c 6b—2d 17b—22g C =**pluC2**;

ndtC2 не картирована (Petrova et al., 2000).

Плечо D

ndtD1 1a—3g 11a—13a 10a—8a 18d—18a 7g—4a 10e—10b 13b—17f 18e—24g C =**pluD1**.

Плечо E

ndtE1 1a—3e 5a—7h 4gh 10b—8a 4f—3f 10c—13g C;

ndtE2 1a—3e 5a—7f 9b—d 10ab 4hg 7hg 9a—8a 4f—3d 10c—13g C.

Плечо F

ndtF1 1a—1d 6e—1h 8c—7a 1e—g 8d—10d 17d—11a 18a—23f C.

Плечо G

ndtG1 не картирована;
ndtG2 не картирована;
ndtG1k не картирована;
ndtG2k не картирована.

Работа выполнена в рамках программы президиума РАН — проекты «Динамика генофондов растений, животных и человека» (№ 24.4) и «Происхождение и эволюция геобисистем» (№ 25.2), а также в рамках соглашения 07/2002 Министерства науки и технологий РФ.

При выполнении работы было использовано оборудование Центра коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов СО РАН.

Список литературы

- Алтухов Ю. П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 431 с.
- Гольгина В. В., Кикнадзе И. И. 2001. Кариофонд вида *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) в Палеарктике. Цитология. 43 (5) : 507—519.
- Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И. 2000. Дивергенция кариофондов видов-двойников группы *plumosus* (Diptera: Chironomidae). Генетика. 36 (3) : 339—347.
- Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И., Айманова К. Г., Истомина А. Г., Провиз В. И., Салова Т. А., Ракишева А. Ж., Батлер М. Дж. 1996. Цитогенетическая дифференциация природных и лабораторных популяций *Camptochironomus tentans* (Fabricius) (Chironomidae: Diptera). Генетика. 32 (1) : 53—67.
- Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И., Гольгина В. В. 1999. Внутривидовая дифференциация цитогенетической структуры природных популяций *Chironomus plumosus* L. — центрального вида группы видов-двойников. Генетика. 35 (2) : 193—202.
- Жиров С. В., Петрова Н. А. 1993. Особенности кариотипа нового для фауны России вида *Chironomus nudatarsis* Str. В кн.: Кариосистематика беспозвоночных животных II. СПб.: ЗИН РАН. 50—51.
- Кикнадзе И. И., Гольгина В. В., Истомина А. Г., Гундерина Л. И. 2004а. Закономерности хромосомного полиморфизма при дивергенции популяций и видов у хириноид (Diptera, Chironomidae). Сиб. экологич. журн. 11 (5) : 635—652.
- Кикнадзе И. И., Гундерина Л. И., Истомина А. Г., Гусев В. Д., Мирошниченко (Немытикова) Л. А. 2004б. Реконструкция хромосомной эволюции в роде *Chironomus*. Евразийский энтомол. журн. 3 (4) : 265—275.
- Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Е. и др. 1991. Кариотип и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. 113 с.
- Полуконова Н. В., Белянина С. И., Михайлова П. В., Гольгина В. В. 2005. Сравнительный анализ кариотипов и кариофондов комаров-звонцов *Chironomus nudatarsis* и *Ch. curabialis* (Chironomidae, Diptera). Зоол. журн. 84 (2) : 195—206.
- Шобанов Н. А. 1994. Кариофонд *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). IV. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм. Цитология. 36 (11) : 1129—1145.
- Acton A. B. 1962. Incipient taxonomic divergence in *Chironomus* (Diptera). Evolution. 16 : 330—337.
- Ayala F. J., Kiger J. A. 1977. Modern genetics. London etc.: The Benjamin Cummings Publ. Comp.
- Butler M. G., Kiknadze I. I., Golygina V. V., Martin J., Istomina A. G., Wülker W. F., Sublette J. E., Sublette M. F. 1999. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Genome. 5 : 797—815.
- Dévai Gy., Miskolczi M., Wülker W. 1989. Standardization of chromosome arms B, C and D in *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). In: Advances in Chironomidology: Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 2 : 79—92.
- Dobzhansky T. 1970. Genetics of the evolutionary process. New York: Columbia Univ. Press. 505 p.
- Dubin N. P., Sokolov N. N., Tiniakov G. G. 1936. Occurrence and distribution of chromosome aberration in nature. Nature. 137 : 1035—1036.
- Fisher J. 1978. Zum Problem der Chromosomen-Evolution durch Translocationen bei *Chironomus* (Diptera). Arch. Genet. 51 : 73—98.
- Fisher J., Tichy H. 1980. Über eine Heterochromatin-Mutation aus einer wildpopulation von *Chironomus nudatarsis*. 1. Zur Funktion des veränderten Genom-Abschnittes. Genetica. 54 : 41—43.
- Int Panis L., Kiknadze I., Bervoets L., Aimanova K. 1994. Karyological identification of some species of the genus *Chironomus* Meigen, 1803 from Belgium. Bull. Annl. Soc. r. belge Ent. 130 : 135—142.
- Keyl H.-G. 1961. Die cytologische Diagnostik der *Chironomus*. III. Diagnose von *Chironomus parathummi* n. sp. und Ergänzungen der Bestimmungstabelle. Arch. Hydrobiol. 58 : 1—6.
- Keyl H.-G. 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. Chromosoma. 13 : 464—514.
- Keyl H. G., Keyl I. 1959. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. Arch. Hydrobiol. 56 : 43—57.
- Kiknadze I. I., Butler M. G., Aimanova K. G., Andreeva E. N., Martin J., Gunderina L. I. 1998. Divergent cytogenetic evolution in Nearctic and Palearctic populations of sibling species in the subgenus *Camptochironomus* Kieffer. Can. J. Zool. 76 : 361—376.
- Kiknadze I. I., Butler M. G., Aimanova K. G., Gunderina L. I., Cooper J. K. 1996. Geographic variation in the polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Chironomus* (*Camptochironomus*) *tentansm* (Fabricius). Can. J. Zool. 74 : 171—191.
- Kiknadze I. I., Butler M. G., Golygina V. V., Martin J., Wülker W. F., Sublette J. E., Sublette M. F. 2000. Intercontinental karyotypic differentiation of *Chironomus entis* Shobanov, a Holarctic member of the *C. plumosus* group (Diptera, Chironomidae). Genome. 43 : 857—873.
- Kiknadze I. I., Gunderina L. I., Istomina A. G., Gusev V. D., Nemytikova L. A. 2003. Similarity analysis of inversion banding sequences in chromosomes of *Chironomus* species (breakpoint phylogeny). In: Bioinformatics of genome regulation and structure. Boston etc.: Kluwer Acad. Publ. 245—253.
- Kiknadze I. I., Wülker W. F., Istomina A. G., Andreeva E. N. 2005. Banding sequences pool of *Chironomus anthracinus* Zett (Diptera, Chironomidae) in Palearctic and Nearctic. Евразийский энтомол. журн. 4 (1) : 13—27.
- King M. 1993. Species evolution: the role of chromosomal change. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 336 p.
- Martin J., Porter D. L. 1973. 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). 1 (6) : 1—25.
- Michailova P. 1989. The polytene chromosomes and their significance to the systematics of the family Chironomidae, Diptera. Acta Zool. Fenn. 186 : 107 p.
- Michailova P. 1990. The polytene chromosomes in taxonomy, systematics and speciation of family Chironomidae (Diptera). D. Sc. thesis. Sofia. 378 p.
- Nei M. 1972. The genetic distance between populations. Amer. Natur. 106 : 283—292.
- Petrova N., Michailova P., Bovero S. 2000. Cytogenetic characteristics of *Chironomus nudatarsis* Str. (Chironomidae, Diptera)

and its relationship with species from the *plumosus* group. In: Late 29th Century Res. on Chironomidae Shaker Verlag, Aachen. 201—208.

Rempel J. G., Naylor J. M., Rothfels K., Ottonen B. 1962. The sex chromosome constitution of chironomid intersex parasitized by Nematodes. Can. J. Genet. Cytol. 4 : 92—96.

Rosin S., Fischer J. 1965. Geschlechtsgekoppelte Inversion bei *Chironomus nudatarsis* Str. Arch. Julius Klaus Stift. 40 : 26—35.

Rosin S., Fischer J. 1966. Über eine Translokation aus einer Wildpopulation von *Chironomus nudatarsis* Str. Arch. Julius Klaus-Stift. 41 : 37—44.

Rosin S., Fischer J. 1972. Polymorphism des Realisators für männliches Geschlecht bei *Chironomus*. Rev. Suisse Zool. 79 : 119—141.

Shobanov N. A., Kiknadze I. I., Butler M. G. 1999. Palearctic and Nearctic *Chironomus* (*Camptochironomus*) *tentans* (Fabricius) are different species. Entomol. Scand. 30 : 311—322.

Поступила 29 VIII 2005

THE CHROMOSOMAL POLYMORPHISM AND DIVERGENCE OF POPULATIONS
IN *CHIRONOMUS NUDITARSIS* STR. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

I. I. Kiknadze,¹ P. Michailova,² A. G. Istomina,¹ V. V. Golygina,¹ L. Int Panis,³ B. Krastanov²

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk 630090, Russia,

² Institute of Zoology BAS, Sofia 1000, Bulgaria, and ³ Flemish Institute for Technological Research Integrated Environmental Studies, Boeretang 200, 2400 Mol, Belgium

The karyotype structure and chromosomal polymorphisms were investigated in 6 natural and 2 laboratory populations of *Chironomus nudatarsis* from Europe and Asia. The pool of rearranged polytene chromosome banding sequences of this species was determined that includes 16 inversion banding sequences and sequences with giant DNA-knobs (ndtG1k, ndtG2k). Obvious differences were demonstrated in the level of chromosomal polymorphism between European and Asian (Siberian) populations: the former were highly polymorphic, while the latter were practically monomorphic. It was suggested to consider the Siberian populations as marginal one. Cytogenetic distances between populations of *C. nudatarsis* as well between *C. nudatarsis* and the related species *C. plumosus* were estimated. The data obtained show that chromosomal rearrangements play a very important role in cytogenetic divergence of populations.