

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 575.1:595.771(28:57)

ОСОБЕННОСТИ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ
Chironomus plumosus (Linnaeus) (Diptera, Chironomidae) МАЛОГО РУЧЬЯ
(УДМУРТСКАЯ РЕСПУБЛИКА)

© 2019 г. Р. А. Ложкина^а, *, Н. А. Шобанов^а, И. А. Антипов^б, В. В. Большаков^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^бЯрославская государственная сельскохозяйственная академия, Ярославль, Россия

*e-mail: Lozhkina.roza@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.06.2018 г.

После доработки 13.03.2019 г.

Принята к публикации 09.04.2019 г.

Впервые на северо-западе Удмуртской Республики изучен хромосомный полиморфизм в природной популяции *Chironomus plumosus* (L., 1758) из руч. Чемошур. Обнаружено 12 последовательностей дисков политенных хромосом, формирующих 17 зиготических комбинаций. Последовательность pluF2 встречается с высокой частотой – 0.17. Определено цитогенетическое расстояние до известных популяций.

Ключевые слова: *Chironomus plumosus*, политенные хромосомы, полиморфизм, адаптации, инверсии, Удмуртская Республика

DOI: 10.1134/S0320965219060093

ВВЕДЕНИЕ

Мотылю *Chironomus plumosus* (L., 1758) посвящено множество работ по цитогенетике. Обладая высоким уровнем изменчивости на морфологическом, биохимическом и цитогенетическом уровнях (Butler et al., 1999; Belyanina, 2015; Kiknadze et al., 2016), личинки *Ch. plumosus* способны в массе заселять самые разнообразные водные объекты. Показано, что распределение частот встречаемости инверсионных вариантов хромосомных последовательностей по ареалу имеет неравномерный характер и зависит, прежде всего, от условий обитания в конкретном водоеме (Gunderina et al., 1999). Этот эффект наблюдается даже в условиях одного и того же водоема, когда отдельные последовательности оказываются приуроченными к разным его районам.

Для наиболее полного понимания механизма адаптации хирономид к разнообразным условиям среды несомненный интерес представляют данные о цитогенетической структуре популяций, обитающих в слабо изученных районах. К ним относятся водоемы Удмуртской Республики, находящейся в зоне континентального климата с жарким летом и холодными многоснежными зимами. Регион имеет густую, сложную речную сеть с большим количеством подземных водных источников, в результате чего формируются уни-

кальные условия, в том числе и для обитания беспозвоночных животных.

Материалом для исследования послужили 78 личинок *Ch. plumosus*, отобранных в середине апреля 2013 г. из пруда на руч. Чемошур (58°06'12" с.ш., 52°30'16" в.д.) гидробиологическим скребком с глубины 1.5 м, тип грунта – серый ил с растительными остатками. В мае 2012 г. общая минерализация воды была 266 мг/л, pH – 8, общая жесткость – 4.8 мг-экв/л, содержание кремния – 17 мг/л, кальция – 25 мг/л, магния – 41 мг/л.

Ручей Чемошур (приток р. Камы IV порядка) протекает в Глазовском р-не на северо-западе республики. Его общая протяженность ~3 км, в 1 км от устья на ручье образован искусственный пруд с площадью зеркала 10000 м² и средней глубиной 3 м. Питание пруда осуществляется как ручьевыми, так и грунтовыми водами, из-за чего температура в нем даже в летние месяцы ≤15°C.

Собранных личинок фиксировали в смеси спирта (3 части) и ледяной уксусной кислоты (1 часть). Давленные кариологические препараты политенных хромосом готовили по стандартной этил-орсеиновой методике (Gunderina et al., 1999). Анализ препаратов проводили на микроскопе Jenaval при увеличении ×400, фотографировали на фотоаппарат Canon Power Shot A470. Картирование хромосом осуществляли по модернизированной си-

Таблица 1. Частота встречаемости последовательностей дисков хромосом у *Chironomus plumosus* из руч. Че-мошур

A1	A2	B1	B2	C1	C2	D1	D2	E1	F1	F2	G1
0.93	0.07	0.99	0.01	0.74	0.26	0.19	0.81	1.00	0.83	0.17	1.00

Таблица 2. Частоты встречаемости геномных комбинаций у исследованных личинок *Chironomus plumosus*

Геномная комбинация						Частота, %
A	B	C	D	E	F	
1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	6.40
1.1	1.1	1.1	2.2	1.1	1.1	17.90
1.1	1.1	1.1	2.2	1.1	1.2	2.60
1.1	1.1	1.1	2.2	1.1	1.2	12.80
1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	2.60
1.1	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	3.80
1.1	1.1	1.2	1.2	1.1	1.1	12.80
1.1	1.1	1.2	2.2	1.1	1.1	14.10
1.1	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	10.30
1.1	1.1	2.2	2.2	1.1	1.1	1.30
1.1	2.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.30
1.2	1.1	1.2	2.2	1.1	1.1	2.60
1.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.2	3.80
1.2	1.1	1.1	2.2	1.1	1.1	3.80
1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.30
1.2	1.1	2.2	2.2	1.1	1.1	1.30
1.2	1.1	1.2	1.2	1.1	1.1	1.30

стеме Максимовой (Максимова, 1976; Шобанов, 1994а, 1994б), инверсионные варианты хромосомных плеч обозначали по Шобанову (Шобанов, 1994а, 1994б). Картирование плеча *F* выполнено по уточненным цитофотокартам (Kiknadze et al., 2016). Для расчета величины цитогенетических расстояний использовали индекс Нэя (Nei, 1972), определение соответствия распределению Харди–Вайнберга проводили в пакете GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012).

В результате анализа у *Ch. plumosus* обнаружено 12 последовательностей дисков политенных хромосом (табл. 1), формирующих 17 геномных комбинаций (табл. 2). Уровень гетерозиготности относительно высок — 1.7 гетерозиготы на особь.

Хромосома I (AB). В плече *A* обнаружено две последовательности дисков. Доминирующей является (*1a–12u*. Стандарт) (Кикнадзе, Керкис, 1986; Максимова, 1976; Шобанов, 1994а), соответствующая pluA2 в работах, использующих для картирования систему Кайла (*1a–2c.10a–12a.13ba.4a–c.2g–d.9e–4d.2h–3i.12cb.13c–14f.15a–*

14g.15b–19f) (Keyl, 1962; Kiknadze et al., 2016). Последовательность pluA2 (*1a–4j.10i–4k.10j–12u*) (Кикнадзе, Керкис, 1986; Максимова, 1976; Шобанов, 1994а), в системе Кайла соответствующая pluA1 (*1a–2c.10a–12c.3i–2h.4d–9e.2d–g.4c–a.13a–14f.15a–14g.15b–19f*) (Keyl, 1962; Kiknadze et al., 2016), встречается только в виде гетерозиготы с pluA1.

В плече *B* обнаружено две последовательности. Доминирует в популяции pluB1 (*12u–25s*. Стандарт) в гомозиготном состоянии, pluB2 (*12u–15f.23–15g.23f–25s*) выявлена нами только в виде гомозиготы у одной особи.

Хромосома II (CD). В плече *C* обнаружено две последовательности: pluC1 (*14o–25q*. Стандарт), pluC2 (*14o–16h.22f–16i.22g–25q*) встречается как в гетерозиготе с pluC1, так и в гомозиготном состоянии.

В плече *D* найдено две последовательности: pluD1 (*1a–14o*. Стандарт) встречается только в гетерозиготном состоянии, pluD2 (*1a–2i.7i–2j.7j–14o*) — как в гомозиготном состоянии, так и в гетерозиготе с pluD1.

Хромосома III (EF). В плече *E* выявлена последовательность pluE1 (*1a–11b*. Стандарт). В плече *F* обнаружены две последовательности: pluF1 (*11b–22m*. Стандарт), pluF2 (*11b–13d.16k–13e.16–22m*) встречается только в гетерозиготе с pluF1.

Хромосома IV (G). Плечо *G* мономорфно и представлено стандартной последовательностью pluG1 (*1a–8z*). Гомологи всегда не спарены.

Следует отметить, что особей со стандартной геномной комбинацией в изученной популяции не обнаружено, наиболее характерны для нее три сочетания — A1.1B1.1C1.1D2.2E1.1F1.1, A1.1B1.1C1.2D2.2E1.1F1.1 и A1.1B1.1C1.1D2.2E1.1F1.2, которые отмечены у 48% особей (табл. 2). Кроме “стандартных”, в популяции с высокой частотой встречаются последовательности pluC2 (50% особей), pluD2 (95%) и впервые для изученных популяций *Ch. plumosus* последовательность pluF2 (33%), что, вероятно, связано с условиями обитания. На это указывает отклонение от распределения Харди–Вайнберга в плечах *B* и *C* (при $p < 0.05$). Предсказанная частота сочетания pluB1.2 составляет 2.5%, однако она не обнаружена ни у одной особи. Наблюдаемое значение pluC1.1 — 50% (ожидаемое +4.5%), pluC1.2 — 47.5% (–8.5%) и pluC2.2 — 2.5% (+4.5%).

Используя данные о цитогенетической структуре популяции (Голыгина, 1999; Shobanov, Bolshakov, 2011), рассчитано расстояние до уже изученных популяций. Наибольшие цитогенетические расстояния оказались до популяций в оз. Голодная губа Архангельской обл. (значение индекса Нэя — 0.131), Рыбинском водохранилище Ярославской обл. (0.105), оз. Ялпуг Одесской обл., Украина (0.094), оз. Белое, Якутия (0.092).

Ближе всего оказались популяции из р. Карпысак (0.013), протоки-3 р. Обь (0.021), Речпорта (0.026) в окрестностях г. Новосибирска, а также водоема в г. Великий Устюг Вологодской обл. (0.014) (Голыгина, 1999). Их объединяет высокая частота встречаемости последовательностей pluA1 (0.66–0.94), pluB1 (0.80–1.0), pluD2 (0.26–0.80), pluE1 (0.99–1.00), а в двух ближайших популяциях также и pluF2 (0.036 – р. Капрысак и 0.031 – водоема г. Великий Устюг), причем самая высокая частота этой последовательности (0.17) зарегистрирована в изученной нами популяции.

Обнаруженные в популяции отклонения от равновесия Харди–Вайнберга свидетельствуют о наличии давления, способствующего отбору гетерозигот pluC1.2. Наличие одной особи с сочетанием pluB2.2 и полное отсутствие гетерозигот pluB1.2 можно связать с процессом миграции из водотоков-приемников и их пойменных систем (Shobanov, Bolshakov, 2011). Высокая частота встречаемости сочетаний pluC1.2, pluD1.2, pluD2.2 и pluF1.2, а также уровень гетерозиготности, который, как известно, создает генетический резерв вида, обеспечивают преимущество своим носителям (Дубинин, 1966). Вероятно, это связано с несколько повышенным содержанием в воде кремния, а также кальция и магния, так как этим элементом отводят важную роль в метаболизме личинок хирономид (Berezina, 2017; Martemyanov, Markiyanova, 2018). К сожалению, оценить корреляцию цитогенетической структуры с химическим составом воды не представляется возможным из-за отсутствия литературных данных по химическому анализу в других водных объектах. Также стоит отметить, что для руч. Чешошур характерен меньший диапазон колебаний температуры воды в течение всего года.

Цитогенетические расстояния до трех ближайших популяций, несмотря на их географическую удаленность, соответствуют внутривидовой изменчивости вида 0.016 ± 0.006 (Shobanov, Bolshakov, 2011), в нашем случае 0.013, 0.014 и 0.021. Следует отметить, что до ближайших точек с минимальным цитогенетическим расстоянием может быть 500–1900 км, но разница в широте составляет лишь $\sim 4^\circ$ (~ 440 км), и, наоборот, популяции с наибольшими цитогенетическими расстояниями находятся на большем удалении по широте. Исключение – популяция из Рыбинского водохранилища, в которой преобладают последовательности pluB2 и pluC2. При расстоянии в ~ 800 км разница по широте составляет < 20 км, что снова подтверждает значимость факторов среды в формировании цитогенетической структуры популяции.

Выводы. Кариофонд популяции *Ch. plumosus* из руч. Чешошур представлен 12 последовательностями дисков политемных хромосом, форми-

рующих 17 зиготических комбинаций. Для изученной популяции обнаружена высокая частота встречаемости последовательности pluF2 – 0.17. Результаты анализа цитогенетической структуры популяции *Ch. plumosus* из руч. Чешошур подтверждают предположение о приуроченности определенных последовательностей дисков хромосом и их сочетаний к конкретным условиям окружающей среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.В. Крылову (Институт биологии внутренних вод РАН) и И.В. Поздееву (Пермский филиал ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии) за ценные советы и рекомендации при подготовке рукописи, а также С. Поздееву (жителю с. Чура) за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации “Физиолого-биохимические и иммунологические реакции гидробионтов под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды” (Регистрационный номер № АААА-А18-118012690123-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голыгина В.В. 1999. Дивергенция кариотипов голарктических видов *Chironomus* группы *plumosus* в Палеарктике и Неарктике: *Diptera, Chironomidae*: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск.
- Дубинин Н.П. 1966. Эволюция популяций и радиация. Москва: Атомиздат.
- Кикнадзе И.И., Керкис И.Е. 1986. Сравнительный анализ рисунков дисков политемных хромосом видов-двойников комаров хирономусов группы PLUMOSUS из Западной Сибири // *Цитология*. Т. 28. № 4. С. 430.
- Максимова Ф.Л. 1976. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* L. // *Цитология*. Т. 18. № 10. С. 1164.
- Шобанов Н.А. 1994а. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (*Diptera, Chironomidae*). I. Стандартизация дисков политемных хромосом в системе Максимовой // *Цитология*. Т. 36. № 1. С. 117.
- Шобанов Н.А. 1994б. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (*Diptera, Chironomidae*). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч // *Цитология*. Т. 36. № 1. С. 123.
- Belyanina S.I. 2015. Chromosomal variation in *Chironomus plumosus* (L.) (*Diptera, Chironomidae*) from populations of Bryansk region, Saratov region (Russia) and Gomel region (Belarus) // *Russ. J. Genet.* V. 51. № 2. P. 138.
<https://doi.org/10.1134/S1022795415020040>
- Berezina N.A. 2017. Tolerance of freshwater invertebrates to changes in water salinity // *Russ. J. Ecol.* 2003.

- V. 34. № 4. P. 261.
<https://doi.org/10.1023/A:1024597832095>
- Butler M.G., Kiknadze I.I., Golygina V.V. et al. 1999. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) // Genome. V. 42. № 5. P. 797.
- Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Golygina V.V. 1999. Intraspecific differentiation of the cytogenetic structure in natural populations of *Chironomus plumosus* L., the central species in the group of sibling species (Chironomidae: Diptera) // Russ. J. Genet. V. 35. № 2. P. 142.
- Keyl H.-G., Keyl I. 1959. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden I // Arch. Hydrobiol. Bd 56. Hft. 1/2. P. 43.
- Keyl H.G. 1962. Chromosomen evolution bei *Chironomus*. II Chromosomenum bauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. V. 13. № 4. P. 464.
- Kiknadze I.I., Istomina A.G., Golygina V.V., Gunderina L.I. 2016. Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*. Novosibirsk: GEO.
- Martemyanov V.I., Markiyanova M.F. 2018. Threshold Concentrations of Cations in the Water Necessary for Maintaining the Ionic Balance Between Organism of *Chironomus balatonicus* Devai et al. Larvae and Environment // Inland Water Biology. V. 11. № 1. P. 81.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917040071>
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations // Am. Nat. V. 106. P. 283.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. V. 6. P. 288.
- Peakall R., Smouse P.E. 2012. GENALEX 6.5 genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update // Bioinformatics. V. 28. P. 2537.
- Shobanov N.A., Bolshakov V.V. 2011. Karyofund of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae): V. Terminal and Interstitial Populations // Cell and Tissue Biology. V. 5. № 2. P. 196.
<https://doi.org/10.1134/S1990519X11020155>

Specific Features of the Cytogenetic Structure of the Population of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) in a Small Creek (Chemoshur Creek, Udmurt Republic, Russia)

R. A. Lozhkina^{1, *}, **N. A. Shobanov**¹, I. A. Antipov², and V. V. Bolshakov¹

¹Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²FSEI Yaroslavl State Agricultural Academy, Yaroslavl, Russia

*e-mail: Lozhkina.roza@yandex.ru

Chromosomal polymorphism has been investigated for the first time in the samples of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) from Udmurtia. The pool of polytene chromosome banding sequences of this species includes 12 banding sequences. A high proportion of the sequence pluF2 0.17 was found. A cytogenetic distance between the known populations is determined.

Keywords: *Chironomus plumosus*, polytene chromosomes, polymorphism, adaptation, inversion, Udmurt Republic