Документ подписан простой электронной подписью
Информация о владельце:
ФИО: Махаева Наталья Юрьевна
Должность: Проректор по учебной и воспитательной работе, молодежной политике ФГБОУ ВО "Ярославский ГАУ"
Дата подписания: 02.02.2024 11:01:58
Уникальный программный ключ:
fa349ae3f25a45643d89cfb67187284ea10f48e8

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2019, № 4, выпуск 2, с. 98–101

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[a], *, Н. А. Шобанов[a], И. А. Антипов[b], В. В. Большаков[a]

[a] *Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия*

[b] *Ярославская 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 внутриконтинентального климата с жарким летом и холодными многоснежными зимами. Регион имеет густую, сложную речную сеть с большим количеством подземных водных источников, в результате чего формируются уникальные 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 м^2 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. Чемошур

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 GenAIEx 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*) встречена 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 элементам 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. Чемошур характерен меньший диапазон колебаний температуры воды в течение всего года.

Цитогенетические расстояния до трех ближайших популяций, несмотря на их географическую удаленность, соответствуют внутрипопуляционной 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 ~4° (~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. Чемошур представлен 12 последовательностями дисков политенных хромосом, формирующих 17 зиготических комбинаций. Для изученной популяции обнаружена высокая частота встречаемости последовательности pluF2 – 0.17. Результаты анализа цитогенетической структуры популяции *Ch. plumosus* из руч. Чемошур 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 политенных 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 политенных 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 Atten // 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. Antipov[2], and V. V. Bolshakov[1]

[1]*Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*
[2]*FSEI 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