

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДИСКОВ
ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ КОМАРА-ЗВОНЦА *CHIRONOMUS PSEUDOTHUMMI* STR.
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)**

© И. И. Кикнадзе,¹ А. Д. Брошков,¹ А. Г. Истомина,¹ Л. И. Гундерина,¹ Х. Валлендук²

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

² Spoorven 431, 5464 PA, Veghel, Нидерланды;
e-mail: kiknadze@bionet.nsc.ru

Исследованы кариотипы и хромосомный полиморфизм у *Chironomus pseudothummi* из разных частей ареала. Установлено, что популяционная хромосомная изменчивость у данного вида связана в основном с инверсионным полиморфизмом плеча G. В плечах C, D и E обнаружены лишь редкие и уникальные инверсии, встречающиеся только в гетерозиготе. Всего выявлено 14 последовательностей дисков политенных хромосом, составляющих кариофонд *Ch. pseudothummi*. Установлены географические различия в распределении последовательностей дисков по ареалу. Для западноевропейских популяций характерно присутствие последовательностей pstG1 и pstG2, в западносибирских популяциях pstG1 исчезает, возрастают частоты pstG2 и появляется новая инверсионная последовательность pstG3. Между западноевропейскими и западносибирскими популяциями также обнаружаются различия в наборе редких и уникальных последовательностей дисков в плечах C, D и E.

Ключевые слова: хирономиды, кариотип, хромосомный полиморфизм, популяционная изменчивость, *Chironomus pseudothummi*.

Успехи сравнительной геномики в значительной мере зависят от полноты исследования молекулярных и цитологических характеристик изучаемых геномов. В частности, большое значение имеет глобальное изучение кариофонда каждого вида, позволяющего оценить хромосомную изменчивость в популяциях вида по всему ареалу. Удобной моделью для сравнительной геномики оказались виды рода *Chironomus* (Kiknadze et al., 2003; Кикнадзе и др., 2004). Их гены включают в себя всего семь групп сцепления генов (хромосомные плечи A, B, C, D, E, F и G), а диски политенных хромосом являются хорошими маркерами для изучения роли хромосомных перестроек в адаптации популяций и дивергенции видов. Согласно Кейлу (Keyl, 1962), все виды рода *Chironomus* можно сгруппировать в несколько цитокомплексов на основании сочетания плеч в хромосомах кариотипа. Наиболее многочисленными по числу видов являются цитокомплексы thummi (сочетание плеч в хромосомах AB, CD, EF и G) и pseudothummi (сочетание плеч AE, CD, BF и G). Виды цитокомплекса pseudothummi широко распространены и встречаются на всех континентах мира, виды цитокомплекса thummi характерны в основном для Северного полушария (Keyl, 1962; Wüller, 1980). К настоящему времени кариотипы и хромосомный полиморфизм подавляющего большинства видов хорошо изучены у видов цитокомплекса thummi, так как личинки этих видов крупные и обитают в хозяйствственно важных водоемах (водохранилищах, больших озерах и т. д.). К сожалению, кариотипы и в особенности хромосомный полиморфизм видов цитокомплекса pseudothummi, личинки которых мельче и

живут в малых водоемах, до сих пор изучены недостаточно, и это сильно затрудняет анализ хромосомной эволюции и развитие сравнительной геномики у хирономид.

В настоящей работе впервые представлено полное картирование пяти хромосомных плеч в кариотипе одного из видов цитокомплекса pseudothummi — *Chironomus pseudothummi* Str., проведен популяционный анализ хромосомной вариабельности, определен объем кариофонда и оценена географическая изменчивость линейной структуры генома в разных частях ареала.

Материал и методика

Личинки последнего 4-го личиночного возраста *Ch. pseudothummi* были собраны в России в водоемах Новосибирской обл. (Западная Сибирь), Челябинской обл. (Урал) и Ярославской обл. (Восточная Европа). Кроме того, была исследована популяция из Западной Европы (Нидерланды) (табл. 1). В некоторых сборах число особей было недостаточным для популяционного анализа, но мы приводим полный список наших сборов для определения ареала изучаемого вида, так как его распространение в России практически неизвестно. Личинки *Ch. pseudothummi* обитают в заводях мелких рек и в мелких стоячих водоемах. Часто их можно найти в баках с водой на садовых участках. Обычно личинки *Ch. pseudothummi* встречаются в сообществе с другими видами цитокомплекса pseudothummi (*Ch. dorsalis*, *Ch. aprilinus*, *Ch. luridus*, *Ch. melanescence* и *Ch. pankratovae*) (Кикнадзе и др.,

Таблица 1

Места сборов и объем выборки *Chironomus pseudothummi*

Место сбора	Дата сбора	Символ популяции	Число личинок
Россия			
Новосибирская обл., окр. Академгородка:			
бассейн р. Обь, с/т «Маяк»	10.06.83	RU-NSK-MA	20
бассейн р. Ельцовка, с/т «Кристалл»	02.08.94 29.09.02	RU-NSK-KR	9 3
бассейн р. Зырянка, с/т «Цитолог»	03.10.85	RU-NSK-TS	19
бассейн р. Зырянка, с/т «Нива»	29.08.87	RU-NSK-NI	15
Ярославская обл., пос. Борок, р. Латка	29.05.86	RU-YAR-BL	5
Челябинская обл., ПО «Маяк», Кашкаров пруд	04.10.91	RU-CHE-KP	1
Нидерланды			
Хилваренбек, Робертс Хей, торфяное болото	02.04.07	NL-HIL-RH	33

^a Садовое товарищество.

1988). Поэтому бывает затруднительно получить необходимую популяционную выборку для каждого из видов в разных частях ареала.

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

Картирование хромосомных плеч A, E и F проводили по Кейлу (Keyl, 1962), плеч C и D — по Девай с соавторами (Dévai et al., 1989) с использованием последовательности дисков политетенных хромосом *Ch. piger* в качестве стандарта.

Определяли число инверсионных последовательностей дисков в семи плечах хромосом кариотипа и частоты, с которыми они встречались в популяциях. На основании данных о частотах инверсионных последовательностей рассчитывали цитогенетические расстояния между популяциями (Dcg) по методу Нея (Nei, 1972). Цитогенетические расстояния использовали для построения филогенетических отношений между популяциями по методу ближайших соседей (Saitou, Nei, 1987). Для расчетов Dcg и построения деревьев использовали пакет программ PHYLIP (Felsenstein, 1993) и MEGA 2 (Kumar et al., 2001).

Для получения фотографий политетенных хромосом использовали оборудование Центра коллективного пользования «Микроскопический анализ биологических объектов СО РАН»: микроскоп Axioskop 2 Plus, CCD-камера AxioCam HRc и пакет программ AxioVision 4 (Zeiss, Германия).

Результаты

Кариотип *Ch. pseudothummi*. Кариотип *Ch. pseudothummi* был описан Кейлом (Keyl, Keyl, 1959; Keyl, 1962). Краткие сведения о кариотипе данного вида име-

ются также в работах Кикнадзе и соавторов (1988, 1991) и Михайловой (Michailova, 1989). Цитофотокарты трех плеч из семи (плечи A, E и F) были представлены Кейлом (Keyl, 1962), остальные плечи до настоящего времени оставались некартированными.

Кариотип *Ch. pseudothummi* представлен на рис. 1. Число политетенных хромосом в кариотипе соответствует гаплоидному числу данного вида ($n = 4$). Субметацентрическая хромосома I включает в себя плечи A и E, метацентрическая хромосома II — плечи C и D, метацентрическая хромосома III — плечи B и F, телоцентрическая хромосома IV имеет одно плечо G. Центромерные диски тонкие, негетерохроматизированные. Крупными транскрипционно активными сайтами являются ядрышко (N), расположенные близ центромерно-теломерного конца плеча G, и кольца Бальбиани (BR), три из которых локализованы в плече G, а одно — в плече B. Кольца Бальбиани плеча G у *Ch. pseudothummi* по морфологии очень сходны с таковыми у *Ch. riparius* (*Ch. thummi*), хорошо изученными молекулярно-цитологическими методами (Kiknadze et al., 1985; Кикнадзе и др., 1989). Поэтому мы использовали для их обозначения символы, принятые у *Ch. riparius*: BRa, BRb и BRc (рис. 1). У *Ch. pseudothummi*, так же как и у *Ch. riparius*, BRb и BRc функционируют во всех клетках слюнной железы, тогда как BRa развивается только в четырех клетках специальной доли.

Все исследованные популяции *Ch. pseudothummi* оказались низкополиморфными. Редкие и единичные инверсионные гетерозиготы наблюдались в плечах C, D и E, часто встречались лишь гетерозиготы в плече G.

Кариотип *Ch. pseudothummi* в сибирских популяциях. Кариотипы *Ch. pseudothummi* во всех исследованных сибирских популяциях оказались идентичными кариотипу *Ch. pseudothummi*, описанному Кейлом (Keyl, 1962) для европейских популяций. Исключение составило плечо G, в котором в Сибири появилась инверсионная последовательность pstG3 и изменились частоты pstG2.

Плечо A мономорфно, имеет одну последовательность дисков — pstA1 (рис. 2, a; табл. 2, 3). Она отличается от стандарта pigA1 простой инверсией (здесь и далее инверсии подчеркнуты).

pstA1 1a—3i 12c—4a 13a—19f C.

Плечо B мономорфно с единственной последовательностью дисков pstB1 (рис. 2, b; табл. 2, 3). Из-за сложных перестроек по сравнению со стандартом это плечо не удается картировать.

Плечо C, как правило, мономорфно с последовательностью pstC1 в гомозиготе. В отдельных популяциях обнаружены редкие гетерозиготы pstC1.2 (рис. 2, b; табл. 2, 3).

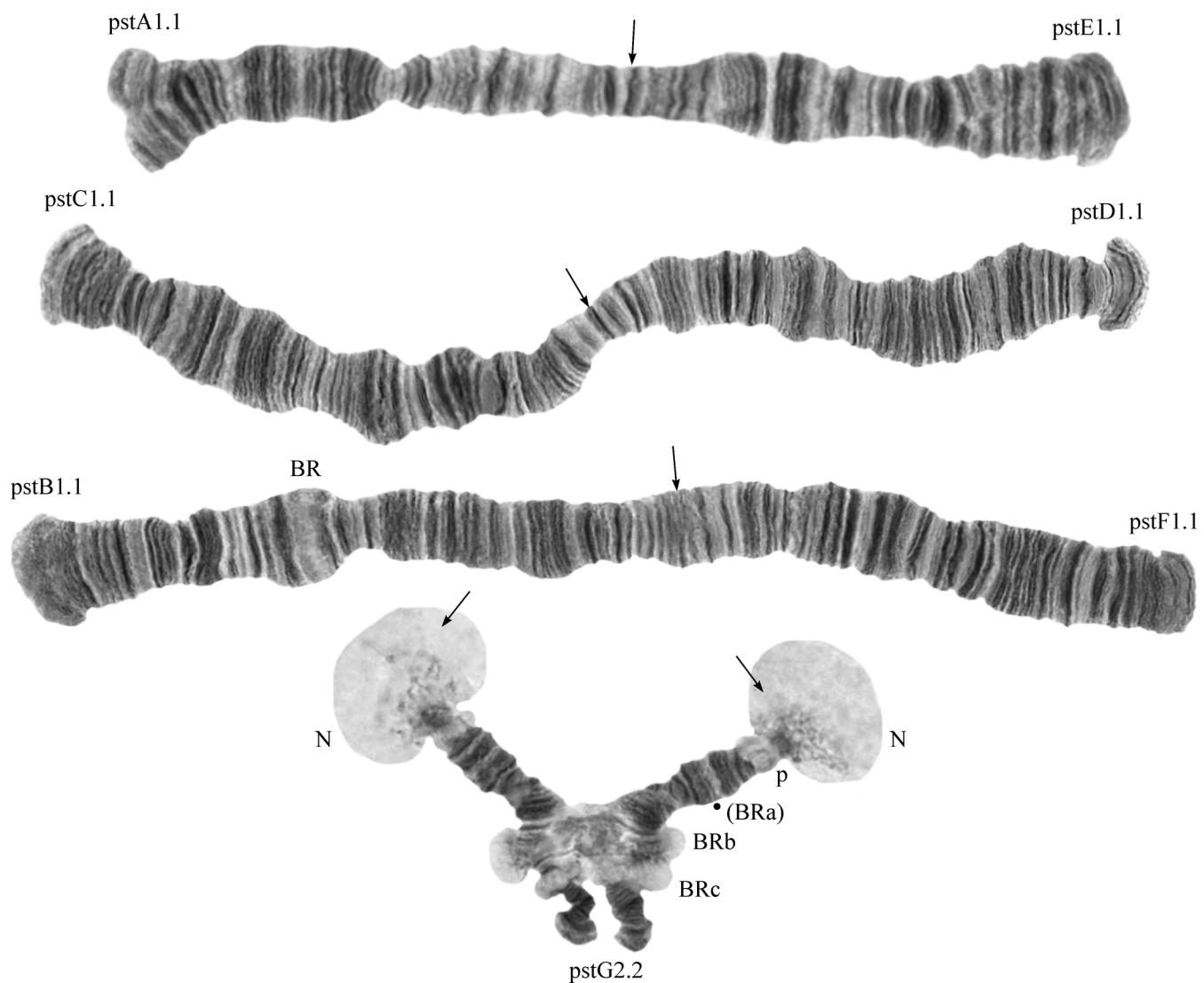
pstC1 1a—e 13d—11d 2h—6h 9a—11e 2g—1f 13e—15e

8a—g 16h—a 7d—a 17a—22g C,

pstC2 1a—e 6c—h 9a—11e 2g—1f 6b—2h 16a—h 8g—a

15e—13e 11d—13d 7d—a 17a—22g C.

По сравнению со стандартом *piger* C1 (1a—22g) pstC1 имеет сложную инверсию, захватывающую всю центральную часть, она отличается пятью перекрывающимися инверсиями.

Рис. 1. Кариотип *Chironomus pseudothummi* из западносибирских популяций.

Обозначения здесь и на рис. 2—5: pstA1.1, pstB1.1, pstC1.1 и т. д. — символы генотипических сочетаний последовательностей дисков в плечах хромосом; N — ядрышко BR — кольца Бальбиани, p — пуффи; стрелками указаны центромерные районы.

Таблица 2

Частоты последовательностей дисков в популяции *Chironomus pseudothummi*

Последовательность	Частоты последовательностей в популяциях								
	Западная Сибирь				Восточная Европа ^a	Западная Европа ^a			
	RU-NSK-MA	RU-NSK-KR	RU-NSK-TS	RU-NSK-NI		NL-HIL-RH	DE-DAM ^b	DE-FAL ^b	DE-KNY ^b
pstA1	1.000	1.000	1.000	1.000	+	1.000	+	+	+
pstB1	1.000	1.000	1.000	1.000	+	1.000	+	+	+
pstC1	0.975	0.900	0.974	1.000	+	1.000	+	+	+
pstC2	0.025	0.100	0.026	0	0	0	0	0	0
pstD1	1.000	0.950	1.000	1.000	+	0.955	+	+	+
pstD2	0		0	0	0	0.045	0	0	0
pstD3	0	0.050	0	0	0	0	0	0	0
pstE1	1.000	1.000	1.000	1.000	+	0.985	+	+	+
pstE2	0	0	0	0	0	0.015	0	0	0

Таблица 2 (продолжение)

Последовательность	Частоты последовательностей в популяциях								
	Западная Сибирь				Восточная Европа ^a	Западная Европа ^a			
	RU-NSK-MA	RU-NSK-KR	RU-NSK-TS	RU-NSK-NI		NL-HIL-RH	DE-DAM ^b	DE-FAL ^b	DE-KNY ^b
pstE3	0	0	0	0	0	0	0	0	+
pstF1	1.000	1.000	1.0	1.000	+	1.000	+	+	+
pstG1	0	0	0	0	+	0.576	+	+	+
+pstG2	0.750	0.700	0.816	0.167	0	0.424	0	0	0
pstG3	0.250	0.300	0.184	0.833	0	0	0	0	0
Общее число последовательностей	9	10	9	8	7	10	7	7	8
Доля гетерозиготных личинок, %	55	60	37	33		64			
Среднее количество гетерозиготных инверсий на особь	0.550	0.900	0.421	0.333		0.7			

^a В популяциях Dammberg (DE-DAM), Falkau (DE-FAL) и Клурфусен (DE-KNY), а также в популяциях из р. Латка Ярославской обл. (RU-YAR-BL) количественного популяционного анализа не проводили, поэтому вместо частот указано присутствие (+) или отсутствие (0) тех или иных последовательностей дисков. ^b По данным Кейла (Keyl, 1962).

Инверсионная последовательность pstC2 (рис. 3, а) отличается от pstC1 сложной инверсией. Мы приводим ее предварительное картирование. Особенностью данной последовательности является появление крупного гетерохроматинового блока на границе инверсии.

Плечо D имеет доминирующую последовательность pstD1, в одной популяции с низкой частотой обнаружена последовательность pstD3 в гетерозиготном состоянии (рис. 2, 2; 3, 6; табл. 2, 3).

pstD1 1a—g 13a—15b 8a—10c 19f—15c 7g—2a
12d—10e 19g—24g C,
pstD3 не картирована.

Последовательность pstD1 отличается от стандарта сложной инверсией, довольно крупная инверсия отличает pstD3 от pstD1 (рис. 3, 6).

Плечо E мономорфно, имеет последовательность pstE1 (рис. 2, 6; табл. 2, 3). Порядок дисков в pstE1 совпадает со стандартом pigE1 (1a—13f).

pstE1 1a—8 9a—10g 11a—13g C.

Во всех исследованных популяциях часто обнаруживается неполная коньюгация гомологов в плече E, но без видимых нарушений порядка дисков. Выявленная Кейлом (Keyl, 1962) в германской популяции гетерозиготная инверсия в районе 5—6 (pstE3) не была обнаружена в сибирских популяциях.

Плечо F мономорфно с последовательностью pstF1 (рис. 2, 6; табл. 2, 3).

pstF1 1a—i 19d—16a 2a—10d 15i—11a 20a—23f C.

Последовательность pstF1 отличается от стандарта pigF1 (1a—23f) сложной инверсией в три инверсионных шага.

Плечо G высокополиморфно. Обнаружены две последовательности дисков pstG2 и pstG3, встречающиеся как в

Генотипическое сочетание	Частоты генотипических сочетаний в популяциях				
	Западная Сибирь				Западная Европа
	RU-NSK-MA	RU-NSK-KR	RU-NSK-TS	RU-NSK-NI	
pstA1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
pstB1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
pstC1.1	0.95	0.80	0.947	1.0	1.0
pstC1.2	0.05	0.20	0.053	0	0
pstD1.1	1.0	0.90	1.0	1.0	0.909
pstD1.2	0	0	0	0	0.091
pstD1.3	0	0.10	0	0	0
pstE1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	0.970
pstE1.2	0	0	0	0	0.030
pstE1.3	0	0	0	0	0
pstF1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
pstG1.1	0	0	0	0	0.273
pstG2.2	0.5	0.40	0.632	0	0.121
pstG3.3	0	0	0	0.667	0
pstG1.2	0	0	0	0	0.606
pstG2.3	0.5	0.60	0.368	0.333	0

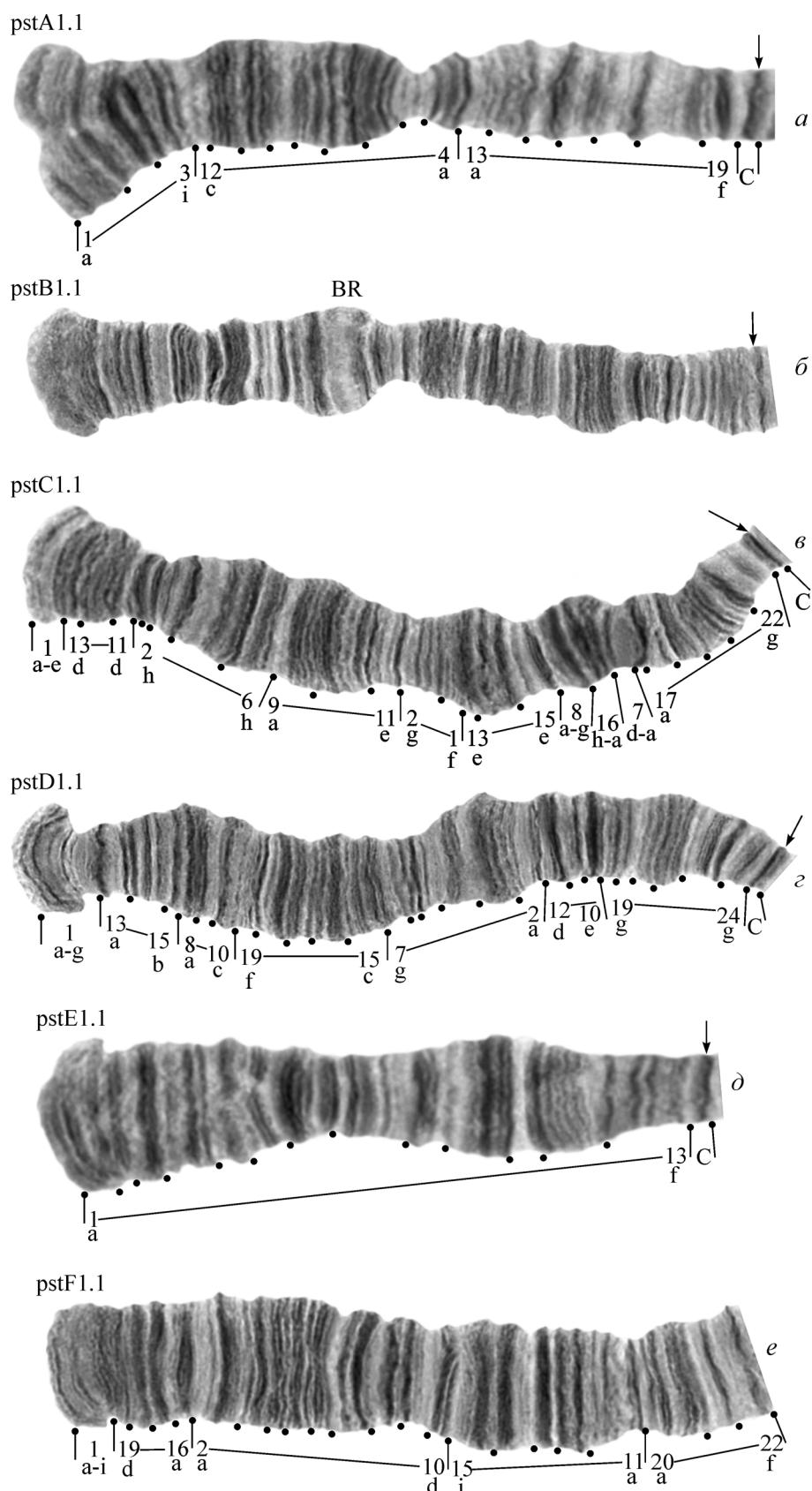


Рис. 2. Рисунок дисков в плечах А, В, С, Д, Е и F.

Гомозиготы *pstA1.1* (*a*), *pstB1.1* (*b*), *pstC1.1* (*c*), *pstD1.1* (*d*), *pstE1.1* (*e*) и *pstF1.1* (*f*). Цифрами и латинскими буквами обозначены районы хромосом.

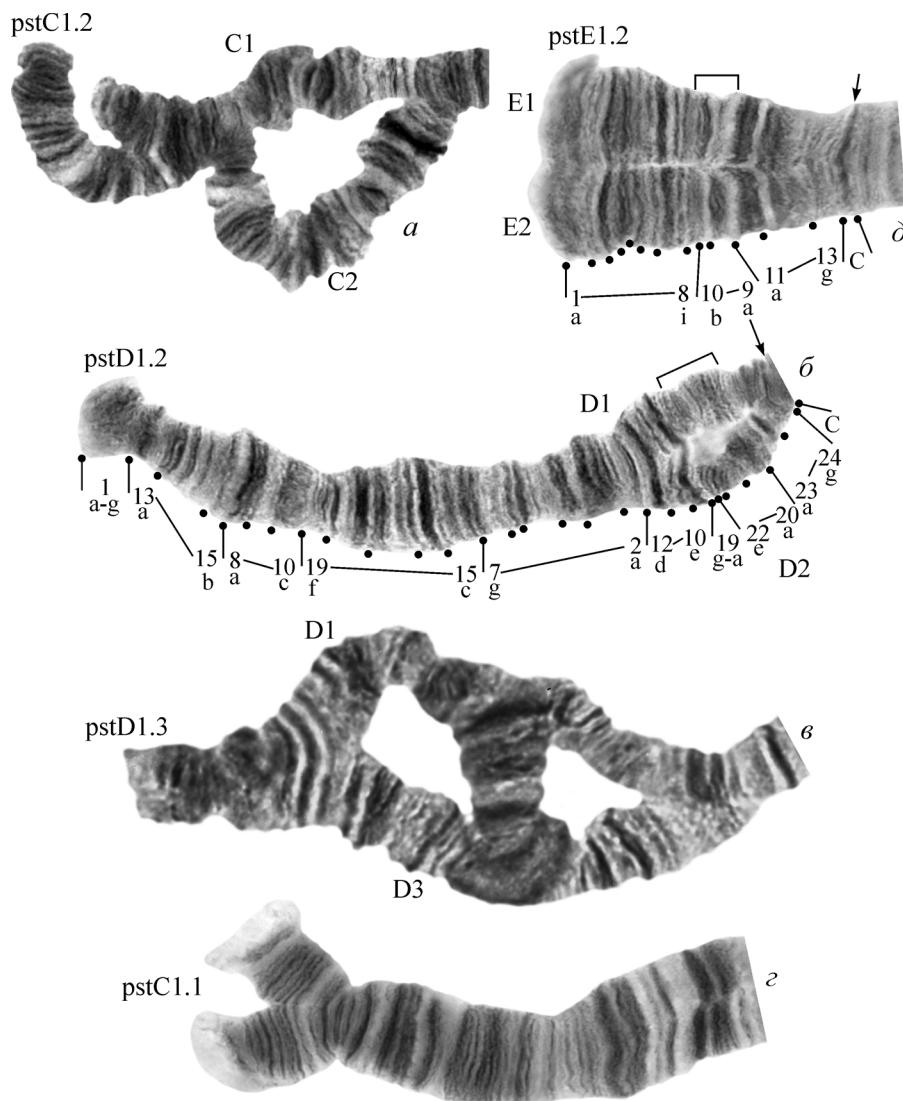


Рис. 3. Полиморфизм в плечах С, Д и Е.
pstC1.2 (а), pstD1.2 (δ), pstD1.3 (ε) и pstE1.2 (δ). Расхождение гомологов в плече С (ε).

гомозиготах, так и в гетерозиготах (рис. 4, б, в, е, ж; табл. 2, 3). Последовательность pstG1, описанная Кейлом в германских популяциях (Keyl, Keyl, 1959), не была обнаружена в Сибири.

Последовательности дисков в плече G не картируются из-за сложных перестроек по сравнению со стандартом, но инверсионные последовательности в плече G легко идентифицируются благодаря изменению положения колец Бальбиани. Как уже указывалось выше, в плече G у *Ch. pseudothummi* имеются три BR. По морфологии и по локализации *in situ* клонированных последовательностей ДНК (Кикнадзе et al., 1985; Кикнадзе и др., 1989) BR у *Ch. pseudothummi* можно идентифицировать с BR у *Ch. riparius* (*Ch. thummi*). Порядок расположения BRa, BRb и BRc у *Ch. pseudothummi* инвертирован в последовательностях pstG2 по сравнению с pstG1 (рис. 4, а, б, в, г) и в pstG3 по сравнению с pstG2 (рис. 4, б, в, е, ж).

Последовательность pstG2 отличается от pstG1 простой инверсией, меняющей положение колец Бальбиани, pstG3 возникла из pstG2 путем более крупной инверсии, захватывающей 2/3 плеча G (рис. 4, а—ж). Границы ин-

версий в pstG2 и pstG3 четко определяются в гетерозиготах pstG1.2 и pstG2.3 из клеток специальной доли слюнной железы, благодаря тому что меняется положение BRa, развивающегося только в этих клетках (рис. 4, д, ж).

Интересно отметить большую разницу в частотах pstG2 и pstG3 в разных сибирских популяциях: pstG2 доминирует в популяциях из садовых товариществ «Маяк», «Цитолог» и «Кристалл», где она встречается как в гомо-, так и в гетерозиготах (pstG2.2 и pstD 2.3). Но ее частота резко уменьшается в популяции из «Нивы». Там начинает доминировать pstG3 в гомо- и гетерозиготах (табл. 2, 3).

Следует отметить, что для политеческих хромосом *Ch. pseudothummi* характерна сравнительно низкая плотность коньюгации гомологов, в связи с чем нередко наблюдается расконьюгация гомологов на концах плеч или в интерстициальных районах хромосом. Особенно часто она встречается на концах плеч С, Е и F (рис. 3, г). Как правило, расконьюгированными бывают гомологи плеча G вблизи ядрышка. Нам не удалось обнаружить какие-либо перестройки в местах расконьюгации.

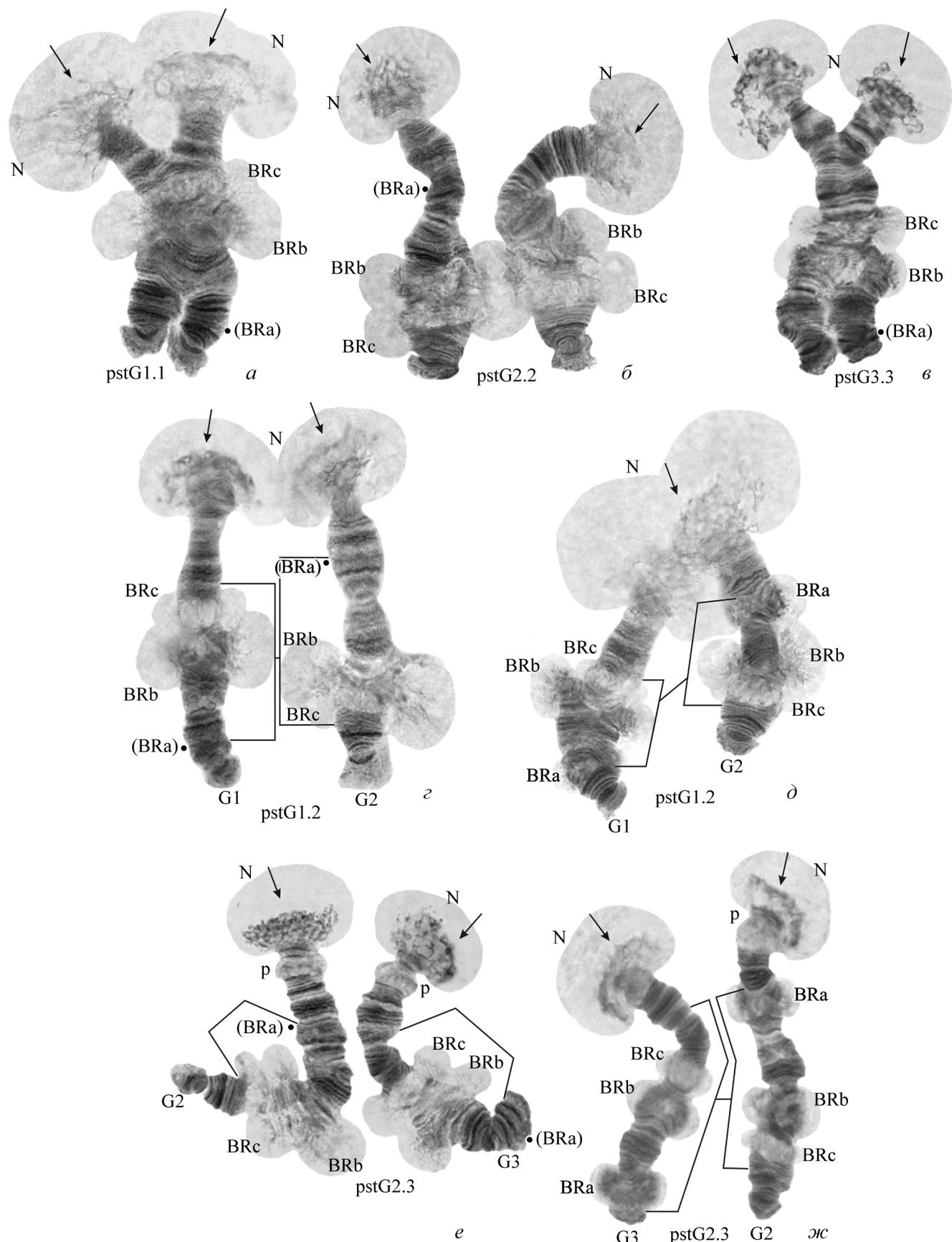


Рис. 4. Рисунок дисков в плече G.

Гомозиготы *pstG1.1* (*α*) *pstG2.2* (*δ*), *pstG3.3* (*ε*), гетерозиготы *pstG1.2* (*ζ*) и *pstG2.3* (*η*) из клеток основной доли, *pstG1.2* (*δ*) и *pstG2.3* (*η*) из клеток специальной доли слюнной железы. Скобки над хромосомами показывают локализацию инверсий.

Кариотип *Ch. pseudothummi* в уральской популяции. На территории ПО «Маяк» в Кашкаровом пруду, имеющем высокий уровень радиоактивного загрязнения после Кыштымской ядерной катастрофы, была обнаружена одна личинка *Ch. pseudothummi*. Хромосомных нарушений у нее не наблюдали. В плечах А, В, С, D, Е и F имелись основные последовательности дисков, характерные для данного вида. В плече G выявлена pstD3, свойственная западносибирским популяциям.

Кариотип *Ch. pseudothummi* в восточноевропейской популяции. Из р. Латки Ярославской обл. изучены кариотипы пяти личинок. Все они были мономорфными. В плечах А, В, С, D, Е и F присутствовали основные последовательности дисков, в плече G наблюдалась pstG1, характерная для западноевропейских популяций.

Кариотип *Ch. pseudothummi* в западноевропейской популяции. Структура кариотипа из Нидерландов в основном идентична таковой из Западной Сибири. Однако наблюдаются и четкие различия, связанные с появлением в Сибири новой фиксированной последовательности pstG3 и исчезновением pstG1. Так, для нидерландской популяции характерно доминирование последовательности pstG1, обнаруженной Кейлом (Keyl, Keyl, 1959) в германских популяциях, но не найденной в Сибири. Эта последовательность встречается в гомо- и гетерозиготах (рис. 4, а, г, д; табл. 2, 3). Кроме pstG1 в нидерландской популяции выявляется pstG2, чаще всего в гетерозиготах, и частота встречаемости ее по сравнению с pstG1 ниже.

Плечи А, В, С, D, Е и F в нидерландской популяции практически мономорфны, как и в сибирской популяции. Очень редко встречаются гетерозиготы в плечах D и Е (рис. 3, б, д; табл. 2, 3).

pstD2 1a—g 13a—15b 8a—10c 19f—15c 7g—2a

12d—10e 19g—a 22—20 23a—24g C,

pstE2 1a—8 10b—9a 10c—g 11a—13g C.

Инвертированная последовательность, найденная в плече D, была другой, чем в сибирских популяциях (табл. 2, 3). Последовательность pstD2 имеет небольшую простую инверсию в районе 20—22 по сравнению с pstD1. Последовательность pstE2 отличается от pstE1 инверсией в районе 9a—10b, захватывающей всего несколько дисков.

Хромосомный полиморфизм. Закономерности хромосомного полиморфизма оказались общими для всех исследованных популяций: высокополиморфным было лишь одно плечо G, в плечах С, D и Е наблюдались лишь редкие инверсии в отдельных популяциях. Из-за высокой гетерозиготности плеча G общая гетерозиготность исследованных популяций оказывается достаточно высокой — доля гетерозиготных особей в популяциях колеблется от 30 до 78 %, но, поскольку гетерозиготным чаще всего является одно плечо, среднее число гетерозиготных инверсий на особь оказывается низким — 0.3—0.7 (табл. 2). Особенностью кариотипа *Ch. pseudothummi* служит часто наблюдающаяся расконъюгация концов или интерстициальных районов хромосом (рис. 3, г) без морфологических нарушений рисунков дисков.

Обсуждение

Кариотип *Ch. pseudothummi* служит основным диагностическим признаком для идентификации данного вида, так как по морфологическим признакам личинки, куколки и имаго у него практически не различаются с видами-близнецами *Ch. uliginosus* и *Ch. aprilinus*. Соответственно детальное описание кариотипа и хромосомной изменчивости у *Ch. pseudothummi* и его близнецов приобретает особое значение. В настоящей работе впервые было проведено детальное описание кариотипа этого вида у особей из разных частей ареала, впервые были картированы плечи С и D и изучен хромосомный полиморфизм. Как показали данные настоящей работы, общая структура кариотипа *Ch. pseudothummi* сходна во всех исследованных популяциях. Хромосомный полиморфизм также имеет сходную картину, при которой полиморфным является, как правило, одно плечо G, а в трех плечах (С, D и Е) наблюдаются единичные гетерозиготные инверсии, различные в разных популяциях.

Соответственно цитогенетическая дифференциация популяций у *Ch. pseudothummi* определяется прежде всего полиморфизмом плеча G. Это особенно четко проявляется при сравнении западноевропейских и сибирских популяций: в Западной Европе доминирующей последовательностью является pstG1, хотя pstG2 присутствует в некоторых популяциях (Нидерланды), но отсутствует в других (Германия; Keyl, 1962), в западносибирских популяциях pstG1 исчезает и заменяется pstG3, а частоты pstG2 возрастают. Таким образом, по географическому распределению последовательностей в плече G наблюдается западно-восточный клин, определяющий четкую цитогенетическую дифференциацию популяций на границе ареала. Наличие редких инвертированных последовательностей в плечах С, D и Е, различающихся в западноевропейских и западносибирских популяциях, усиливает их цитогенетическую дифференциацию (рис. 5).

Географическое распространение *Ch. pseudothummi* достаточно хорошо изучено в Европе (Fauna Europeae), показано, что этот вид может быть отнесен к палеарктическим видам. В России распространение *Ch. pseudothummi* практически не изучалось. Наши данные по встречаемости его в восточноевропейской части России, на Урале и в Западной Сибири свидетельствуют о том, что этот палеарктический вид распространяется от Западной Европы до Сибири. Сравнение его хромосомного полиморфизма с таковым у других палеарктических видов показывает, что, по всей видимости, у них имеется общая тенденция образовывать западно-восточные клины отдельных последовательностей дисков. Такие клины наблюдались у

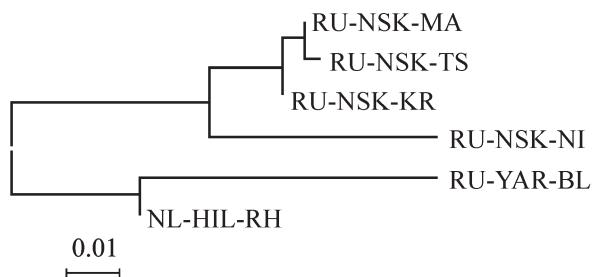


Рис. 5. Дендрограмма цитогенетических расстояний между популяциями *Chironomus pseudothummi*.

Шкала соответствует генетической дистанции (Dcg), равной 0.01.

Ch. nuditarsis, *Ch. tentans*, *Ch. acutiventris*, *Ch. heterodentatus* и т. д. (Гундерина и др., 1996; Истомина и др., 1999; Сирин и др., 2002; Кикнадзе и др., 2006). Адаптивное значение инверсионных последовательностей дисков, доминирующих в тех или иных популяциях хирономид, связывают с типом водоемов, глубиной обитания личинок, насыщенностью воды кислородом и другими факторами (Петрова и др., 1996).

Общий уровень хромосомного полиморфизма в популяциях *Ch. pseudothummi* невелик по сравнению с другими видами рода *Chironomus*, что и определяет небольшой объем кариофонда этого вида. Всего в исследованных популяциях выявлено 14 последовательностей дисков (табл. 2). Это существенно меньше, чем у многих высокополиморфных видов рода *Chironomus* с кариофондами в 50—60 последовательностей дисков (Кикнадзе и др., 2004).

Установленный инверсионный полиморфизм в кариофонде *Ch. pseudothummi* обеспечивает цитогенетическую адаптацию популяций в разных частях ареала и тем самым поддерживает гомеостаз на обширной территории его обитания.

Авторы благодарят И. Е. Керкис, М. А. Филиппову, Л. П. Гребенюк, А. В. Катохина и Х. Моллер-Пилота за помощь в сборе материала.

Работа выполнена в рамках программы президиума РАН, проекты «Динамика генофондов растений, животных и человека, № 24.4» и «Происхождение и эволюция геобиосистем, № 25.2».

Список литературы

- 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 *Campochironomus tentans* (Fabricius) (Chironomidae: Diptera). Генетика. 32 (1) : 53—67.
- Истомина А. Г., Кикнадзе И. И., Сирин М. Т. 1999. Кариологический анализ видов *Chironomus* gr. obtusidens Алтая (Diptera, Chironomidae). Цитология. 41 (12) : 1022—1031.
- Кикнадзе И. И., Блинов А. Г., Колесников Н. Н. 1989. Молекулярно-цитогенетическая организация генома хирономид. В кн.: Структурно-функциональная организация генома. Новосибирск: Наука. 5—8.
- Кикнадзе И. И., Голыгина В. В., Истомина А. Г., Гундерина Л. И. 2004. Закономерности хромосомного полиморфизма при дивергенции популяций и видов у хирономид (Diptera: Chironomidae). Сибир. экологич. журн. 11 (5) : 635—652.
- Кикнадзе И. И., Гребенюк Л. П., Филиппова М. А., Керкис И. Е. 1988. Кариологический анализ видов комплекса *pseu-*dothummi из водоемов СССР. В кн.: Информационный бюллетень «Биология внутренних вод». Л.: Наука. 79 : 56—59.
- Кикнадзе И. И., Михайлова П., Истомина А. Г., Голыгина В. В., Инт Панис Л., Красстанов Б. 2006. Хромосомный полиморфизм и дивергенция популяций у *Chironomus nuditarsis* Str. (Diptera, Chironomidae). Цитология. 48 (7) : 596—609.
- Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Е. и др. 1991. Кардиотип и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. 113 с.
- Петрова Н. А., Ильинская Н. Б., Кайданов Л. З. 1996. Адаптивный характер инверсионного полиморфизма у мотыля *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). Пространственное распределение инверсий по ареалу. Генетика. 32 (12) : 1629—1642.
- Сирин М. Т., Кикнадзе И. И., Истомина А. Г. 2002. Цитогенетическая дифференциация популяций у видов *Chironomus heterodentatus* и *Ch. sokolovae* из группы obtusidens (Diptera, Chironomidae). Зоол. журн. 81 (12) : 1476—1486.
- Dévai Gy., Miskolci M., Wülker W. 1989. Standardization of chromosome arms B, C and F in *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). Acta Biol. Hung. 2 : 79—92.
- Fauna Europaea: <http://www.faunaeur.org/distribution-table.php>.
- Felsenstein J. 1993. Phylogeny Inference Package (PHYLIP). Version 3.5. Seattle: University of Washington.
- 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., Zainiev G. A., Panova T. M., Istomina A. G., Zakharenko L. P. 1985. Identification of BRs in *Chironomus thummi*. Biol. Zbl. 104 : 113—123.
- Keyl H.-G. 1962. Chromosomenrevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. Chromosoma. 13 : 464—514.
- Keyl H.-G., Keyl I. 1959. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden I. Bestimmungstabelle fuz die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrusen-Chromosomen. Arch. Hydrobiol. 56 : 43—57.
- Kumar S., Tamura K., Jakobsen I. B., Nei M. 2001. MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software. Arizona State University, Tempe, Arizona, USA.
- Michailova P. V. 1989. The polytene chromosomes and their significance to the systematics of the family Chironomidae, Diptera. Acta Zool. Fenn. 186 : 108 p.
- Nei M. 1972. The genetic distance between populations. Amer. Natur. 106 : 283—291.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol. 4 : 406—425.
- Wülker W. 1980. Basic patterns in the chromosome evolution of genus *Chironomus* (Diptera). Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 18 : 112—123.

Поступила 2 VIII 2007

THE GEOGRAPHIC VARYABILITY OF THE POLYTENE CHROMOSOME BANDING SEQUENCE OF NON-BITING MIDGE *CHIRONOMUS PSEUDOTHUMMI* STR. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

I. I. Kiknadze,¹ A. D. Broshkov,¹ A. G. Istomina,¹ L. I. Gunderina,¹ H. Vallenduuk²

¹ Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk 630090, Russia,
and ² Spoorven 431, 5464 PA, Veghel, the Netherlands; e-mail: kiknadze@bionet.nsc.ru

The karyotypes and chromosomal polymorphism of *Chironomus pseudothummi* were investigated in different parts of its range. It was established that chromosomal variability in the natural populations of this species was represented mainly by the inversion polymorphism of arm G. Only rare and unique inversions were found

as heterozygous in arms C, D, and E. In total, the 14 banding sequences of polytene chromosomes form the banding sequences pool of *Ch. pseudothummi*. Geographic differences in distribution of chromosomal banding sequences throughout the range were established. The presence of banding sequences pstG1 and pstG2 is characteristic of European populations. Banding sequence pstG1 was completely vanished with simultaneous increase in frequency of pstG2 and appearance of new inversion banding sequence pstG3 in Siberian populations. The differences in the set of the rare and unique inversions in arms C, D, and E between west-European and west-Siberian populations were revealed.

Key words: Chironomidae, karyotype, chromosomal polymorphism, populations variability, *Chironomus pseudothummi*.