

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *CHIRONOMUS CINGULATUS* MEIGEN (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

© А. Г. Истомина, И. И. Кикнадзе, Л. И. Гундерина

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск;
электронный адрес: aist@bionet.nsc.ru

Изучен хромосомный полиморфизм в 7 природных популяциях *Chironomus cingulatus* из Западной Европы, Западной Сибири и Республики Саха (Якутия). Кариофонд вида включает в себя 15 последовательностей дисков. Хромосомный полиморфизм был выявлен в 5 из 7 хромосомных плеч. Наиболее полиморфным является плечо В — в нем обнаружены 4 последовательности дисков. В плече А найдены 3, в плечах D, E и G — по 2 последовательности дисков. В плечах С и F не встречено ни одной хромосомной перестройки. Популяции *Ch. cingulatus* четко различаются по числу и частотам последовательностей дисков. Это свидетельствует о том, что в разных популяциях адаптивны разные порядки генов.

Ключевые слова: *Chironomus cingulatus*, кариотип, хромосомный полиморфизм, дифференциация популяций.

Хромосомная изменчивость вносит значительный вклад в дифференциацию популяций и видов. В связи с этим изучение общих закономерностей и количественных характеристик такой изменчивости приобретает большое значение. Наиболее четко роль хромосомного полиморфизма можно проследить, сравнивая его количественные характеристики в популяциях, удаленных друг от друга на значительные расстояния.

Одним из видов хирономид, у которого наблюдается четкая цитогенетическая дифференциация популяций, является *Ch. cingulatus* Meigen, 1830 — вид с палеарктическим распространением. Его находят во всех странах Западной и Восточной Европы, в северной и центральной частях России, в Западной и Восточной Сибири, Якутии.

Кариотип *Ch. cingulatus* и фотокарты плеч А, Е и F были представлены ранее (Keyl, Keyl, 1959; Keyl, 1962; Кикнадзе и др., 1991, 1996). Сведения о кариотипе этого вида имеются у Бухтеевой (1980) и Беляниной (1983). В работе Инт Паниса с соавторами (Int Panis et al., 1994) приведены описание и фотографии кариотипа *Ch. cingulatus*, но вид не был идентифицирован, а описан как *Chironomus* sp. Ве2. Хромосомный полиморфизм у *Ch. cingulatus* до настоящего времени практически не был изучен. Отмечено лишь наличие гетерозиготных инверсий в плечах А, В, D и E (Keyl, 1962; Кикнадзе и др., 1991). Не были определены точные границы инверсий, за исключением плеча А. Недостаточное количество личинок в сборе не позволяло оценить степень хромосомного полиморфизма в популяциях. Количественных оценок дивергенции географически изолированных популяций не проводили.

Задачи настоящей работы — полное картирование пяти хромосомных плеч в кариотипе *Ch. cingulatus*, проведение количественного популяционного анализа хро-

мосомной вариабельности, определение объема кариофонда и оценка географической изменчивости линейной структуры генома в разных частях ареала.

Материал и методика

Личинки последнего, 4-го, личиночного возраста *Ch. cingulatus* были собраны в России в водоемах Новосибирской и Кемеровской областей (Западная Сибирь), Республики Саха (Якутия), а также в водоемах Бельгии (табл. 1). Кроме этих сборов в нашем распоряжении были единичные личинки *Ch. cingulatus* из р. Латка Ярославской обл., оз. Манатка Томской обл. и Братского водохранилища Иркутской обл.

Для цитогенетического анализа личинок фиксировали в смеси 96%-ного этилового спирта и ледяной уксусной кислоты (3 : 1). Приготовление давленных препаратов политенных хромосом проводили по стандартной методике (Кикнадзе и др., 1991). Картирование хромосомных плеч А, Е и F (Keyl, 1962), С и D (Dévai et al., 1989) проводили с использованием последовательности дисков политенных 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 (D_{cg}) между популяциями (Nei, 1972). Цитогенетические расстояния использовали для построения деревьев, демонстрирующих филогенетические связи между популяциями по методу ближайших соседей (Saitou, Nei, 1987). Для расчетов D_{cg} и построения деревьев применяли пакет программ PHYLIP (Felsenstein, 1993) и MEGA 2 (Kumar et al., 2001).

Таблица 1

Места сборов и объем выборки *Chironomus cingulatus*

Место сбора	Символ популяции	Дата сбора	Число изученных личинок
Р. Ельцовка, устье, окр. г. Новосибирска	RU-NSK-EU	31.10.2006	94
Р. Ельцовка, среднее течение, пруд в с. Нижняя Ельцовка, окр. г. Новосибирска	RU-NSK-EP	12—18.07.2006	15
Пруд на р. Камышевке, окр. г. Новосибирска	RU-NSK-KA	25.05.1996	39
Старица р. Яя, окр. район центра Яя, Кемеровской обл.	RU-KEM-YA	20.05.2004	36
Старица р. Кия около г. Мариинска, Кемеровской обл.	RU-KEM-KI	17.05.2004	48
Вилуйское водохранилище, Республика Саха (Якутия), Мирнинский р-н	RU-YAK-VI	30.07.1989	8
Бельгия, заповедник Waehlenhoek (Niel 8), Глиняные пруды	BE-NI-WA	09.03.94 06.04.94	14

Фотографии политенных хромосом получали на оборудовании Центра коллективного пользования «Микроскопический анализ биологических объектов СО РАН»: микроскоп Axioskop 2 Plus, CCD-камера AxioCam HRC, пакет программ Axio Vision 4 (Zeiss, Германия).

Результаты

Кариотип *Ch. cingulatus* представлен на рис. 1. Число политенных хромосом в кариотипе соответствует гаплоидному числу данного вида ($n=4$) поскольку в слюнных железах хирономид гомологичные хромосомы полностью конъюгируют. Сочетание плеч АВ, CD, EF и G позволяет относить этот вид к цитокмплеску thummi. АВ и CD — метацентрики, EF — субметацентрик, G — телоцентрик. Центромерные районы хорошо выражены, они значительно крупнее, чем у большинства видов рода *Chironomus*. Особенностью кариотипа данного вида в отличие от других видов рода является наличие двух ядрышек, одно в плече G, другое — в плече В вблизи центромеры. Соответственно присутствие ядрышка в плече В — наиболее характерный признак кариотипа *Ch. cingulatus*. Колец Бальбиани три, одно в плече В, два других — в плече G, одно из которых развито во всех клетках слюнной железы, другое же активно только в четырех клетках специальной доли.

Последовательности дисков. Плечо А имеет 3 последовательности дисков (рис. 2 а—д; табл. 2, 3): cinA1 — основная последовательность, встречается в гомо- и гетерозиготе (рис. 2, а, в, з); cinA2 отличается от cinA1 простой инверсией вблизи теломерного конца, встречается как в гомо-, так и в гетерозиготе (рис. 2, б, в, д); cinA отличается от cinA1 простой инверсией в районе 2d-17h, расположенном вблизи центромерного района, встречается

только в гетерозиготах с последовательностями cinA1 и cinA2 (рис. 2, з, д).

cinA1 1a-2c 10a-12a 3f-2h 4d-9e 2d-g 4c-a 13ab 3g-i 12cb 13c-19f C,

cinA2 1a-k 7b-4d 2h-3f 12a-10a 2c-a 7c-9e 2d-g 4c-a 13ab 3g-i 12cb 13c-19f C,

cinA3 1a-2c 10a-12a 3f-2h 4d-9e 17h-13c 12bc 3i-g 13ba 4a-c 2g-d 18a-19f C.

Сравнение последовательностей дисков плеча А с последовательностями из кариофонда рода *Chironomus* показывает, что cinA1 идентична antA2 у *Ch. anthracinus* (Kiknadze et al., 2005).

Плечо В не картировано ввиду сложных перестроек рисунка дисков по сравнению с *Ch. piger*. Оно наиболее полиморфно, и в нем обнаружены 4 последовательности дисков (рис. 3, а—г; табл. 2, 3); cinB1 — основная последовательность дисков (рис. 3, а); cinB2 отличается от cinB1 простой инверсией, которая захватывает район BR (рис. 3, б); cinB3 отличается от последовательности cinB1 сложной включенной инверсией, захватывающей почти все плечо В (рис. 3, а, в); как составную часть она включает в себя последовательность cinB4, которая может существовать самостоятельно; cinB4 отличается от cinB1 простой инверсией, которая в отличие от cinB2 располагается более дистально (рис. 3, а, г).

Плечо С мономорфно и имеет одну основную последовательность дисков cinC1 (рис. 4, а; табл. 2, 3). Она наиболее близка к pluC2 у *Ch. plumosus* и ndtC1 у *Ch. nuditarsis*, отличаясь от них двумя инверсионными шагами.

cinC1 1a-2c 12b-15e 8a-11c 6b-2d 12a-11d 6gh 17a-16a 7d-a 6f-c 17b-22g C,

hyp 1a-2c 6c-f 7a-d 16a-17a 6hg 11d-12a 2d-6b 11c-8a 15e-12b 17b-22g C,

pluC2 = nudC1 1a-2c 6c-f 7a-d 16a-17a 6hg 11d-15e 8a-11c 6b-2d 17b-22g C.

Плечо D полиморфно. В нем обнаружены 2 последовательности дисков — cinD1 и cinD2 (рис. 4, б, в; табл. 2, 3). Последовательность cinD2 отличается от cinD1 простой инверсией в районе 9c-3g и встречается только в гетерозиготе

cinD1 1a-3b 9a-e 10a 13a 12d-a 14h-13b 10b-e 4a-8a 16b-15a 11c-a 3c-g 8d-b 18a-c 16c-24g C,

cinD2 1a-3b 9ab 3g-c 11a-c 15a-16b 8a-4a 10e-b 13b-14h 12a-d 13a 10a 9e-c 8d-b 18a-c 16c-24g C.

Плечо Е представлено наиболее часто встречающейся основной последовательностью дисков cinE1 и значительно реже встречающейся cinE2 (рис. 5, а, б; табл. 2, 3), которая отличается от последовательности cinE1 простой инверсией в центральной части плеча. Последовательность cinE1 относится к базовым и встречается у многих видов рода *Chironomus*. На рис. 5, а представлены картирование по Кайлу (Keyl, 1962) (обозначения под хромосомой), а также картирование по Гольгиной и Кикнадзе (2001) (обозначения над хромосомой), которое, по нашему мнению, более точно отражает инверсионные изменения последовательностей дисков по сравнению с *Ch. piger*.

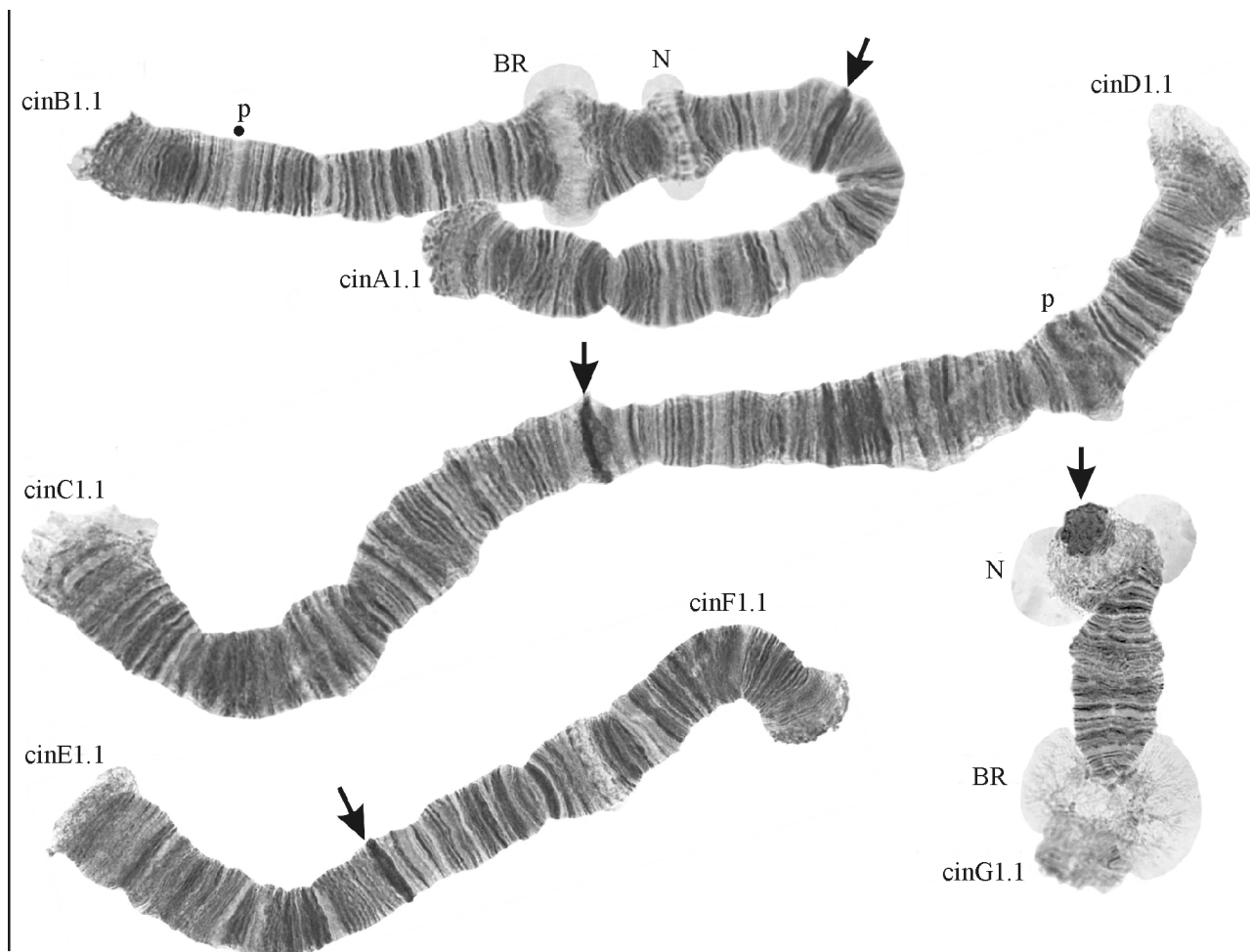
cinE1 1a-3e 5a-10b 4a-3f 10c-13g C (Keyl, 1962),

cinE1 1a-3a 4c-h 5a-10b 3e-b 4ba 3f 10c-13g C (Гольгина, Кикнадзе, 2001),

cinE2 1a-3e 5a-6g 3f-4h 10b-7a 10c-13g C (Keyl, 1962),

cinE2 1a-3a 3f 4ab 3b-e 10b-5a 4h-c 10c-13g C (Гольгина, Кикнадзе, 2001).

Плечо F мономорфно и представлено основной последовательностью cinF1 (рис. 5, в; табл. 2, 3).

Рис. 1. Кариотип *Chironomus cingulatus*.

Здесь и на всех рисунках указаны символы генотипических сочетаний последовательностей дисков в плечах хромосом; BR — кольца Бальбиани, N — ядрышко, p — пuffed; стрелками указаны центромерные районы.

cinF1 1a-2b 4c-7e 17d-15c 7f-8c 4b-2c 8e-15b 8d 18a-23fC.

Плецо G не картировано. Оно полиморфно и представлено двумя последовательностями дисков — cinG1 и cinG2 (рис. 6, a—г; табл. 2, 3); cinG2 отличается от cinG1 простой инверсией, захватывающей значительную часть плеча G, включая район ядрышкового организатора. Основной последовательностью является cinG1, тогда как cinG2 встречается реже. Обе последовательности найдены в гомо- и гетерозиготах (табл. 2, 3). В клетках специальной доли слюнной железы у *Ch. cingulatus* развивается дополнительное кольцо Бальбиани (рис. 6, a) по сравнению с клетками остальной части железы (рис. 6, б).

Хромосомный полиморфизм *Ch. cingulatus* является полиморфным видом, так как в большинстве изученных популяций хромосомные перестройки обнаружены у 70—92%. Исключение составляет популяция из Вилюйского водохранилища (Республика Саха, RU-YAK-VI), она мономорфна. Среднее число гетерозиготных инверсий на особь в полиморфных популяциях колеблется от 0.93 (Бельгия, заповедник Waelenhoek, BE-NI-WA) до 1.59 (Новосибирская обл., устье р. Ельцовки, RU-NSK-EU). Следует отметить, что степень полиморфизма разных хромосомных плеч неодинакова. Наиболее полиморфным является плечо B: в нем обнаружены

4 последовательности дисков. В плече A найдены 3, в плечах D, E и G — по 2 последовательности дисков. Плечи C и F были инвариантными, и в них не встречено ни одной хромосомной перестройки. В общей сложности в изученных популяциях *Ch. cingulatus* выявлено 15 последовательностей дисков, которые составляют кариофонд этого вида (табл. 4).

Число последовательностей в кариофондах разных популяций *Ch. cingulatus* изменяется почти в 2 раза: от 7 в популяции RU-YAK-VI до 15 в популяции RU-NSK-EU. В кариофондах популяций BE-NI-WA и RU-NSK-EP насчитывается 12, а в популяциях RU-NSK-KA, RU-KEM-YA и RU-KEM-KI — 14 последовательностей дисков (табл. 4).

На основании анализа частот встречаемости исследованные нами внутривидовые последовательности дисков у *Ch. cingulatus* подразделяются на 4 группы. Последовательности cinA1, cinB1, cinC1, cinD1, cinE1, cinF1 и cinG1 встречаются во всех популяциях *Ch. cingulatus* с частотами выше 0.5, поэтому их можно рассматривать как основные общие последовательности (main common). Последовательности cinA2, cinB3 и cinG2, представленные в большинстве популяций, но со среднепопуляционной частотой меньше 0.5 являются альтернативными последовательностями (alternative common). Последовательности

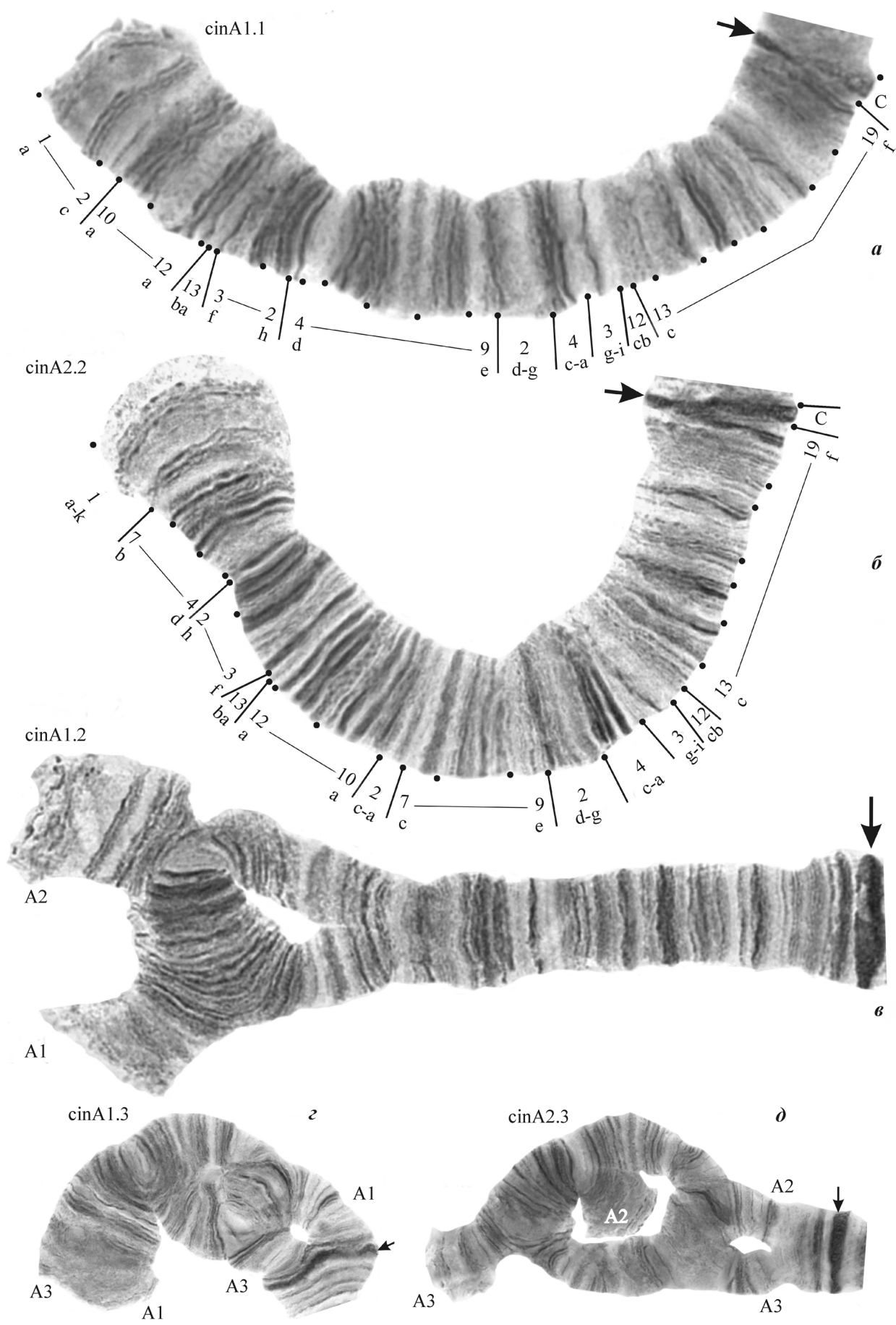


Рис. 2. Последовательности дисков и хромосомный полиморфизм в плече A: гомозиготы cinA1.1 (а), cinA2.2 (б), гетерозиготы cinA1.2 (в), cinA1.3 (з) и cinA2.3 (д).

Здесь и на остальных рисунках цифрами и латинскими буквами обозначены районы хромосом, точками — границы районов.

Таблица 2

**Частоты инверсионных последовательностей дисков
в природных популяциях *Chironomus cingulatus***

Последовательности дисков	Популяции						
	RU-NSK-EU (n = 94)	RU-NSK-EP (n = 15)	RU-NSK-KA (n = 39)	RU-KEM-YA (n = 36)	RU-KEM-KI (n = 48)	RU-YAK-VI (n = 8)	BE-NI-WA (n = 14)
cinA1	0.574	0.567	0.666	0.750	0.854	1.000	0.893
cinA2	0.415	0.433	0.321	0.194	0.104	0	0.107
cinA3	0.011	0	0.013	0.056	0.042	0	0
cinB1	0.771	0.800	0.769	0.778	0.771	1.000	0.678
cinB2	0.005	0.067	0.051	0.056	0.031	0	0.250
cinB3	0.203	0.133	0.141	0.097	0.104	0	0.036
cinB4	0.021	0	0.038	0.069	0.094	0	0.036
cinC1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
cinD1	0.761	0.833	0.833	0.875	0.823	1.000	0.964
cinD2	0.239	0.167	0.167	0.125	0.177	0	0.036
cinE1	0.995	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
cinE2	0.005	0	0	0	0	0	0
cinF1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
cinG1	0.968	0.967	0.923	0.833	0.656	1.000	1.000
cinG2	0.032	0.033	0.077	0.167	0.344	0	0

cinA3, cinB2 и cinB4 — редкие (rare), поскольку встречаются не во всех популяциях и их среднепопуляционная частота не превышает 0.1. Последовательность cinE2 обнаружена только в одной популяции с частотой 0.005, поэтому ее можно обозначить, как уникальную последовательность (unique) (табл. 2).

Популяции *Ch. cingulatus* различаются не только по общему числу последовательностей, но и по их частотам. Так, частоты последовательности cinA1 в популяциях Новосибирской обл. достоверно ниже, а частоты последовательности cinA2 выше, чем в популяциях из других географических районов (табл. 2). В бельгийской популяции

Таблица 3

**Частоты генотипических сочетаний инверсионных последовательностей
в природных популяциях *Chironomus cingulatus***

Генотипическое сочетание	Популяции						
	RU-NSK-EU (n = 94)	RU-NSK-EP (n = 15)	RU-NSK-KA (n = 39)	RU-KEM-YA (n = 36)	RU-KEM-KI (n = 48)	RU-YAK-VI (n = 8)	BE-NI-WA (n = 14)
cinA1.1	0.298	0.400	0.385	0.611	0.750	1.000	0.786
cinA2.2	0.128	0.267	0.051	0.028	0	0	0
cinA1.2	0.553	0.333	0.538	0.250	0.166	0	0.214
cinA1.3	0	0	0.026	0.028	0.042	0	0
cinA2.3	0.021	0	0	0.083	0.042	0	0
cinB1.1	0.543	0.600	0.538	0.556	0.542	1.000	0.358
cinB1.2	0.011	0.133	0.103	0.111	0.062	0	0.500
cinB1.3	0.403	0.267	0.282	0.194	0.208	0	0.071
cinB1.4	0.043	0	0.077	0.139	0.188	0	0.071
cinC1.1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
cinD1.1	0.521	0.667	0.667	0.750	0.646	1.000	0.929
cinD1.2	0.479	0.333	0.333	0.250	0.354	0	0.071
cinE1.1	0.989	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
cinE1.2	0.011	0	0	0	0	0	0
cinF1.1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
cinG1.1	0.936	0.933	0.846	0.667	0.458	1.000	1.000
cinG2.2	0	0	0	0	0.146	0	0
cinG1.2	0.064	0.067	0.154	0.333	0.396	0	0

BE-NI-WA частоты последовательностей cinB2, cinD1 и cinD2 достоверно отличаются от их частот в популяциях Западной Сибири. Частота последовательности cinG1 в популяции RU-KEW-KI достоверно ниже, чем в других популяциях.

Различия цитогенетической структуры изученных популяций *Ch. cingulatus* (т. е. набора и частот последовательностей, входящих в состав кариофона популяции) наглядно видны на полигонах, представленных на рис. 7. Можно видеть, что полигоны цитогенетической структуры популяций *Ch. cingulatus* из Новосибирской обл. сходны между собой. Так же сходны и полигоны популяций из Кемеровской обл. Вместе с тем новосибирские популяции отличаются от кемеровских, и на соответствующих полигонах хорошо видно, что их различия обеспечиваются частотами последовательностей cinA1, cinA2, cinB3 и cinG2. Обращает на себя внимание тот факт, что полигоны цитогенетической структуры бельгийской и якутской популяций, расположенных на западной и восточной границах изученной части ареала *Ch. cingulatus* и разделенных значительным географическим расстоянием, сходны так же, как полигоны западносибирских популяций. При этом форма полигонов показывает, что цитогенетическая структура краевых (бельгийских и якутских) заметно отличается от той, которая характерна для центральных (западносибирских) популяций этого вида.

Анализ набора и частот генотипических сочетаний в популяциях *Ch. cingulatus* (табл. 3) показал их соответствие распределению Харди—Вайнберга. Это означает, что цитогенетическая структура изученных популяций находится в равновесии и не подвергается давлению отбора.

Степень различий цитогенетической структуры природных популяций *Ch. cingulatus* можно охарактеризовать количественно, используя в качестве меры дистанции Нея — D_{cg} (Nei, 1972). Оценки D_{cg} показали значительное разнообразие степени дифференциации изученных популяций (табл. 5). Наиболее близки по цитогенетической структуре новосибирские популяции RU-NSK-EP и RU-NSK-EU. Цитогенетическое расстояние между ними составляет 0.002. Наиболее дифференцированы новосибирская популяция RU-NSK-EU и якутская RU-YAK-VI: D_{cg} между ними значительно больше, чем между новосибирскими популяциями, — 0.040. В среднем цитогенетическое расстояние между популяциями *Ch. cingulatus* равно 0.019. Наименее дифференцированы популяции внутри одного географического района: средние цитогенетические расстояния между ними достигают 0.003 в Новосибирской обл. и 0.008 в Кемеровской. Между популяциями из разных географических районов среднее D_{cg} выше: 0.02—0.33. Исключение составляет степень дифференциации самых удаленных друг от друга популяций *Ch. cingulatus* — бельгийской (BE-NI-WA) и якутской (RU-YAK-VI). Цитогенетическое расстояние между ними составляет 0.013, что в 2—3 раза ниже, чем между популяциями из разных географических районов, и близко к тем, которые наблюдались между популяциями внутри географического района.

Оценки цитогенетических расстояний позволяют установить филогенетические связи между популяциями *Ch. cingulatus*. Можно видеть, что на филогенетическом древе (рис. 8) изученные популяции объединяются в три основных кластера: в один входят новосибирские популяции, в другой — кемеровские, в третий — бельгийская и якутская популяции. Характер ветвления древа и длина ветвей указывают на то, что популяции, расположенные

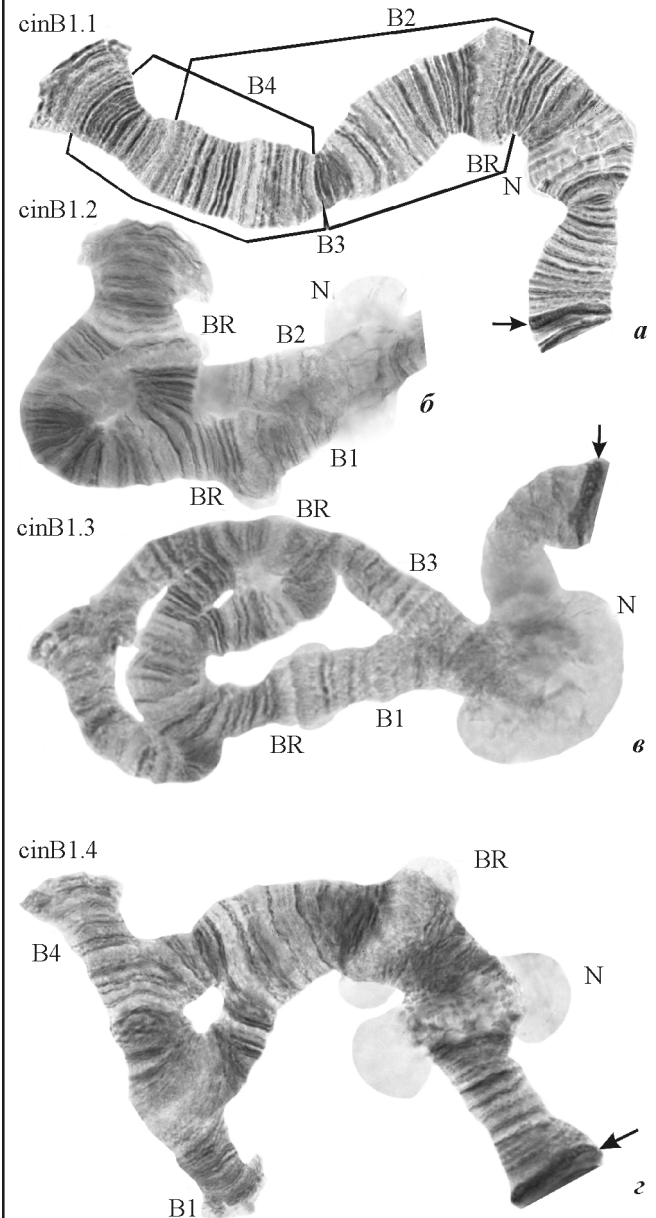


Рис. 3. Последовательности дисков и хромосомный полиморфизм в плече В: гомозигота cinB1.1 (а), гетерозиготы cinB1.2 (б), cinB1.3 (в) и cinB1.4 (г).

Скобки над и под хромосомами указывают локализацию инверсий.

на западной (бельгийской популяции BE-NI-WA) и восточной (якутская популяция RU-YAK-VI) границах изученной части ареала, филогенетически более близки к кемеровским популяциям, чем к новосибирским.

Обсуждение

В настоящей работе провели изучение хромосомного полиморфизма *Ch. cingulatus* в трех районах ареала этого вида — в Западной Европе, Западной Сибири и Республике Саха (Якутия). Анализ показал, что *Ch. cingulatus* является полиморфным видом: 6 из 7 изученных природных популяций демонстрируют хромосомный полиморфизм. Гетерозиготные инверсии наблюдаются в среднем у 70 %

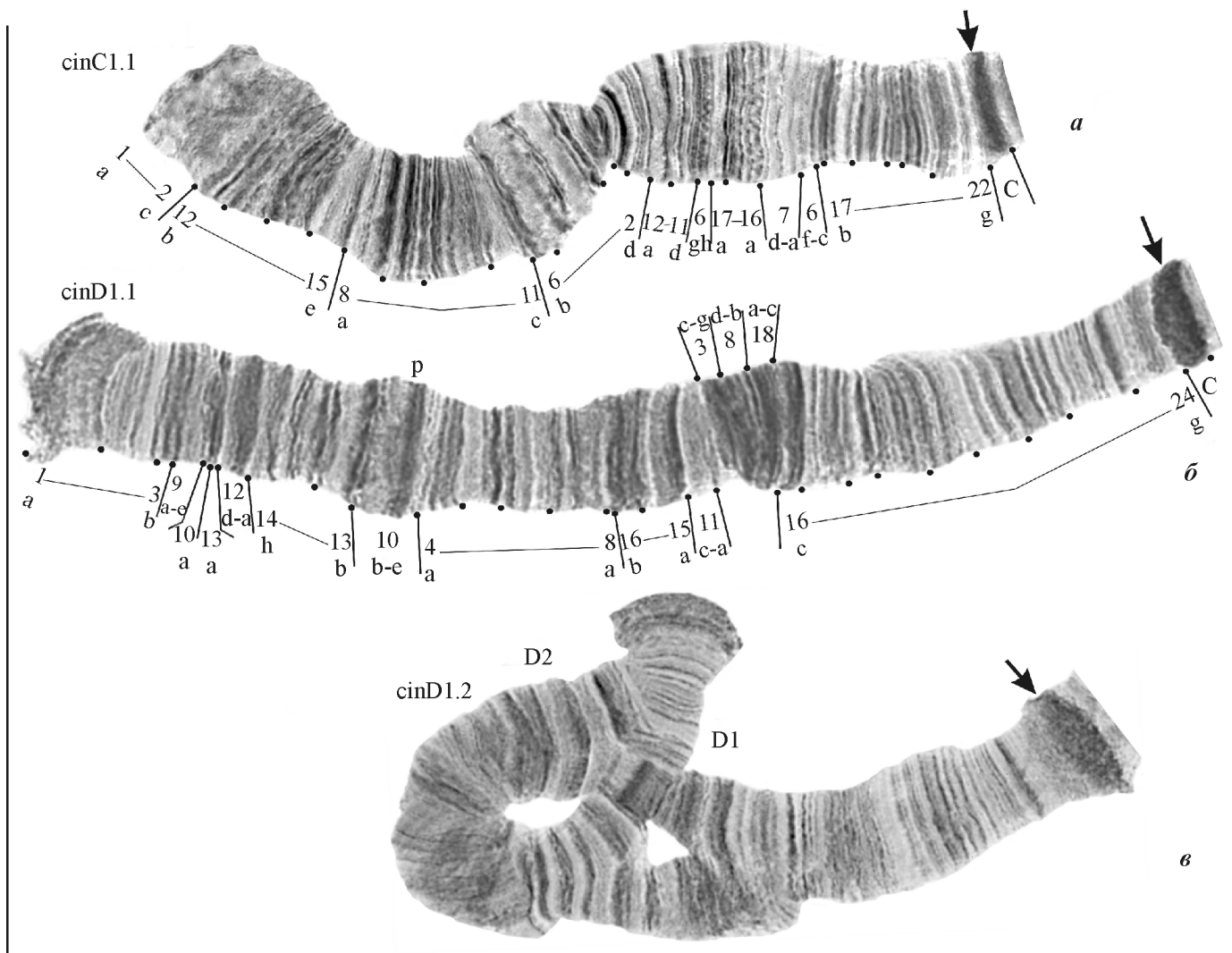


Рис. 4. Последовательности дисков и хромосомный полиморфизм в хромосомных плечах С и D: гомозиготы cinC1.1 (а), cinD1.1 (б) и гетерозигота cinD1.2 (в).

Таблица 4

Характеристики инверсионного полиморфизма в популяциях *Chironomus cingulatus*

Характеристики популяций	Популяции						
	RU-NSK-EU (n = 94)	RU-NSK-EP (n = 15)	RU-NSK-KA (n = 39)	RU-KEM-YA (n = 36)	RU-KEM-KI (n = 48)	RU-YAK-VI (n = 8)	BE-NI-WA (n = 14)
Доля гетерозиготных особей в популяции, %	87.2	73.3	92.3	83.3	83.3	0	71.4
Среднее число гетерозиготных инверсий на особь	1.59	1.13	1.51	1.39	1.46	0	0.93
Число последовательностей дисков	15	12	14	14	14	7	12
Число генотипических сочетаний последовательностей дисков	16	13	15	16	16	7	12

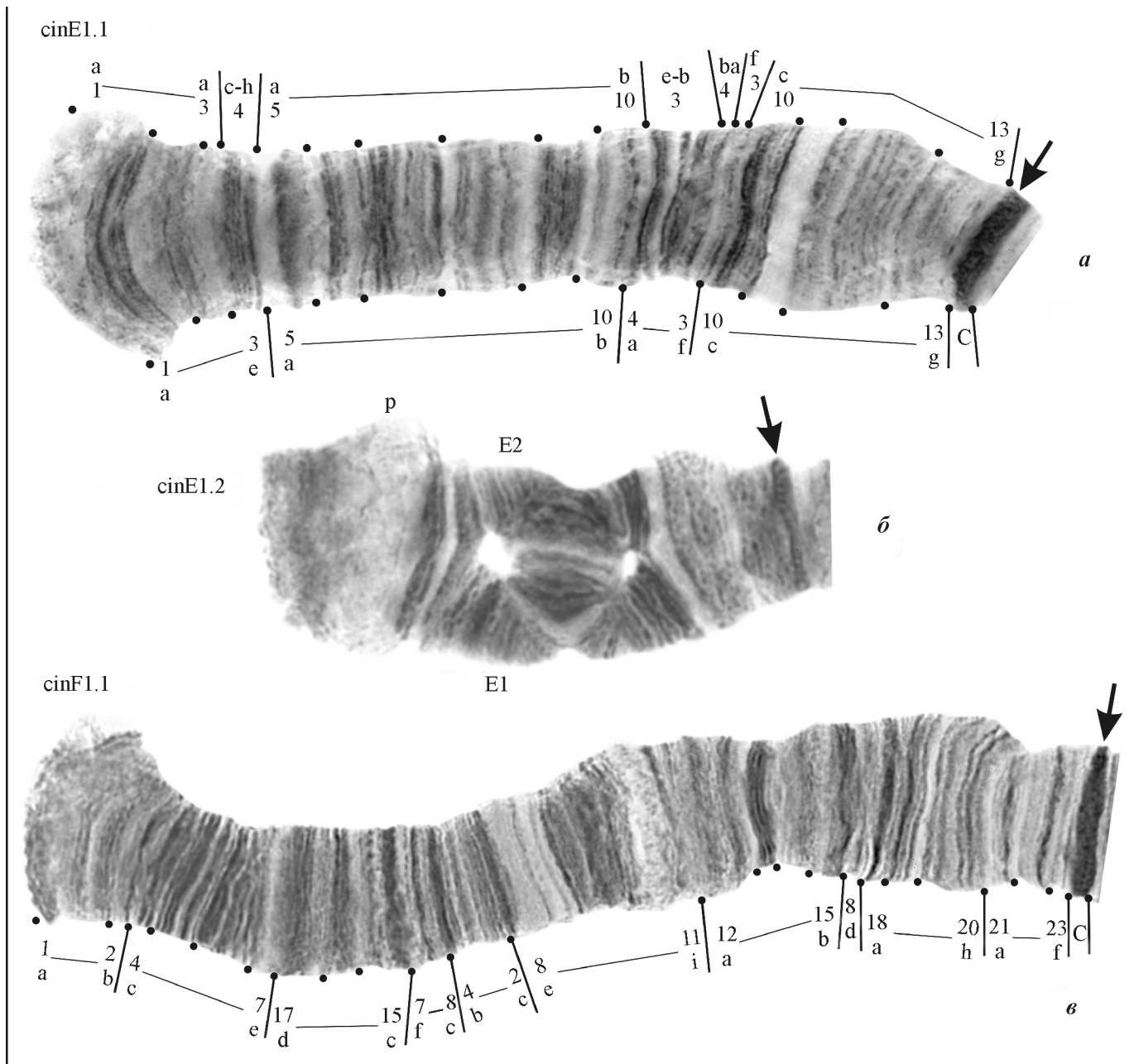


Рис. 5. Последовательности дисков и хромосомный полиморфизм в плечах E и F: гомозиготы cinE1.1 (а), cinF1.1 (в) и гетерозигота cinE1.2 (б).

Таблица 5

Цитогенетические расстояния между природными популяциями *Chironomus cingulatus*

Популяции	RU-NSK-KA	RU-NSK-EP	RU-NSK-EU	RU-KEM-YA	RU-KEM-K	RU-YAK-VI
RU-NSK-KA						
RU-NSK-EP	0.003					
RU-NSK-EU	0.003	0.002				
RU-KEM-YA	0.004	0.012	0.014			
RU-KEM-KI	0.020	0.035	0.035	0.008		
RU-YAK-VI	0.024	0.035	0.040	0.015	0.027	
BE-NJ-WA	0.016	0.025	0.031	0.012	0.028	0.013

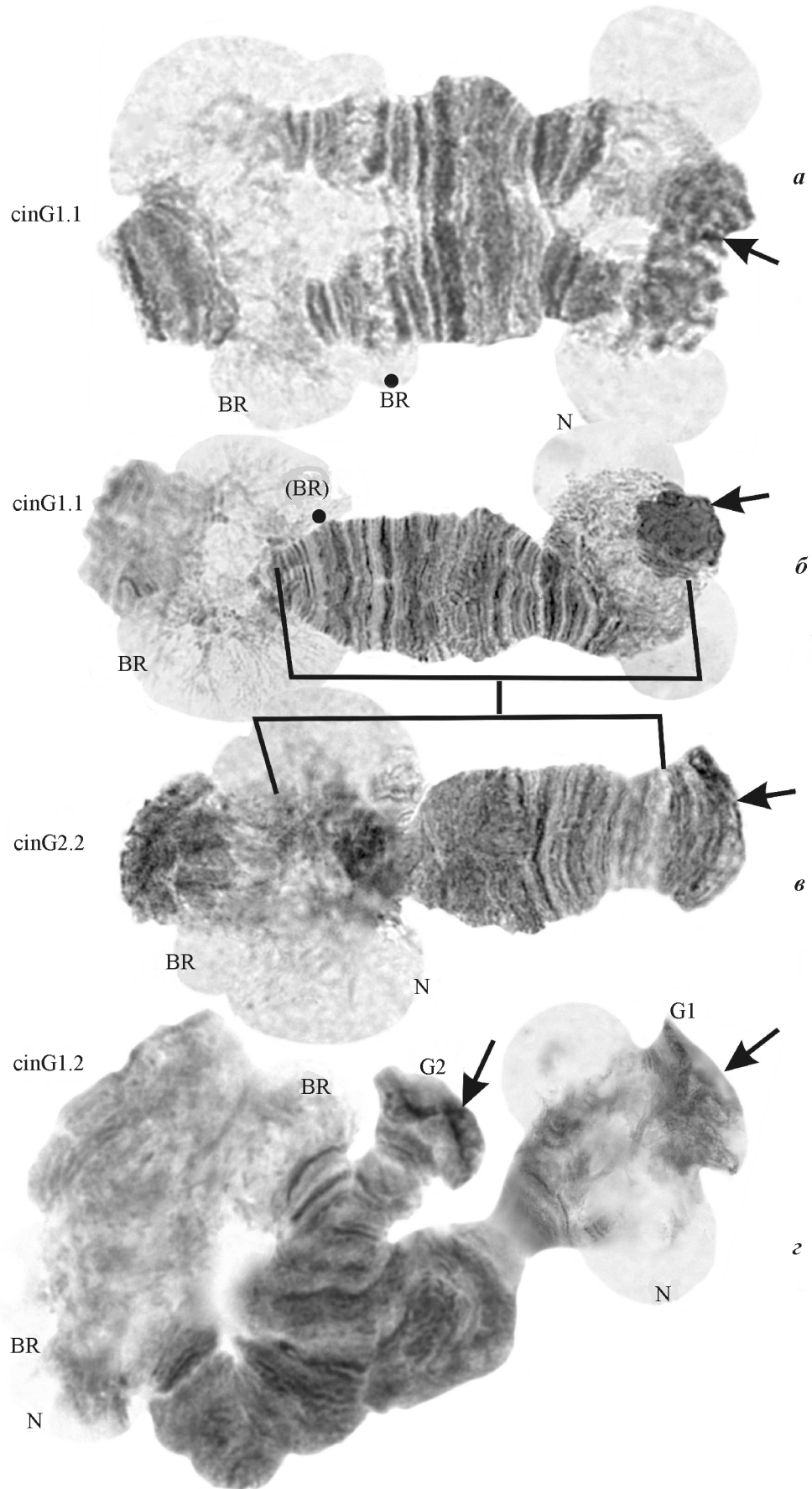


Рис. 6. Последовательности дисков и хромосомный полиморфизм в плече G: гомозиготы cinG1.1 из клеток специальной доли слюнной железы (а), cinG1.1 из клеток основной доли слюнной железы (б), cinG2.2 (в), гетерозигота cinG1.2 (г).

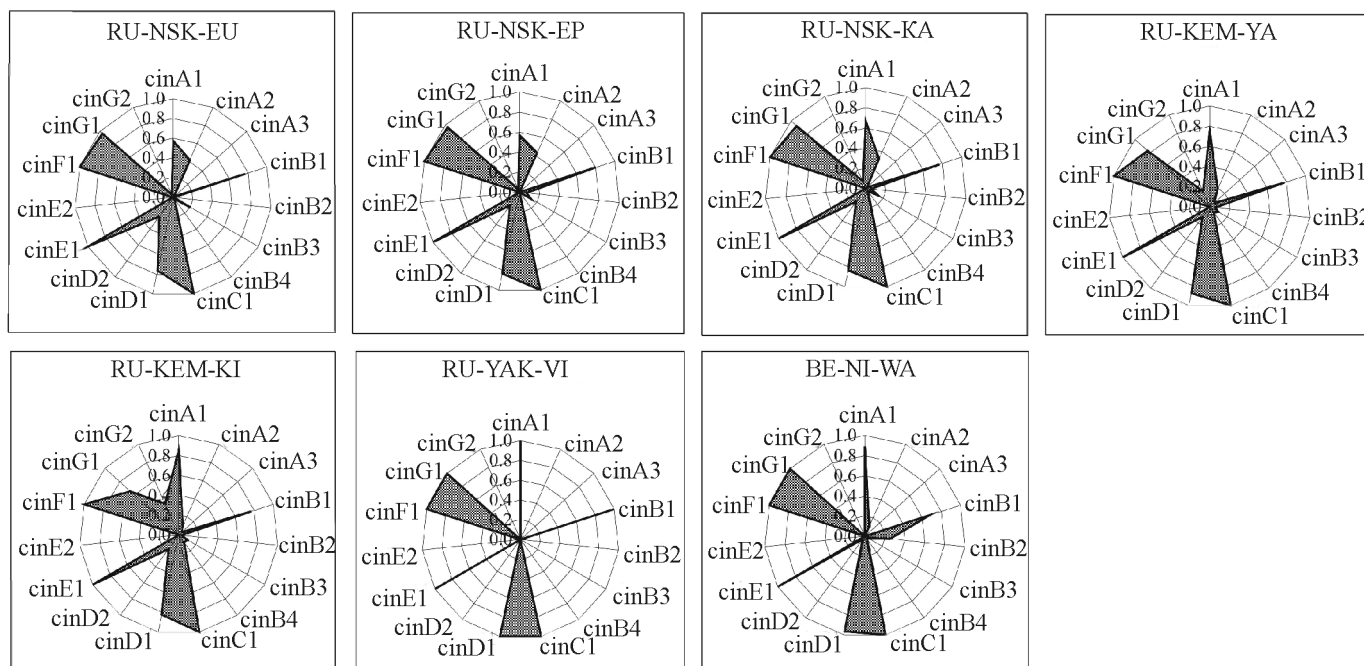


Рис. 7. Полигоны цитогенетической структуры природных популяций *Chironomus cingulatus*.

Число радиусов в круге соответствует числу последовательностей дисков в кариофонде вида. Каждый из радиусов обозначен в соответствии с номенклатурой последовательностей дисков. Длина радиуса соответствует частоте встречаемости соответствующей последовательности дисков в популяции. 0 — в центре круга, 1.0 — на внешней окружности.

личинок, и на каждое хромосомное плечо приходится в среднем по 2 последовательности дисков.

Сравнение цитогенетической структуры популяций *Ch. cingulatus* из разных географических районов ареала свидетельствует о том, что степень их цитогенетической дифференциации полностью соответствует той, которая характерна для дифференциации географически изолированных популяций в Палеарктике у других видов рода *Chironomus* (Kiknadze et al., 1996, 2000; Кикнадзе и др., 2007). Отсутствие значительной дифференциации изученных популяций *Ch. cingulatus* указывает на выравнивание экологических условий в них.

Вместе с тем обращает на себя внимание тот факт, что в изученных популяциях *Ch. cingulatus* нет прямой корреляции между географической удаленностью популяций и степенью цитогенетической дифференциации между ними. Действительно, бельгийская и якутская популяции этого вида разделены расстоянием в несколько тысяч километров. Однако цитогенетическое расстояние между ними близко к тому, которое наблюдается между

популяциями в Новосибирской и Кемеровской областях, хотя географическое расстояние между ними не превышает нескольких десятков километров. В то же время цитогенетические расстояния между западносибирскими и бельгийскими и западносибирскими и якутскими популяциями соответствуют географическому расстоянию между ними. Отсутствие прямой зависимости цитогенетических расстояний между популяциями от географических расстояний между ними наблюдалось и у других видов хирономид (Гундерина и др., 1996, 1999; Кикнадзе и др., 2007). Одно из возможных объяснений этого явления заключается в различии экологических характеристик водоемов, которые влияют на цитогенетическую структуру популяций хирономид в большей степени, чем географическое расстояние между водоемами. Различие глубин, донных субстратов, кислородного режима, трофности и т. д. в разных водоемах может привести к отбору разных последовательностей генов в хромосомах, тех, которые обеспечивают максимальную адаптацию хирономид к сложившимся экологическим условиям.

Авторы благодарят Л. Инт Паниса (Бельгия), Т. А. Салову, В. В. Голыгину и А. В. Катохина за предоставление материала для данного исследования.

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

Белянина С. И. 1983. Кариотипический анализ хирономид (*Chironomidae*, *Diptera*) фауны СССР: Дис. ... д-ра биол. наук. Саратов. 455 с.

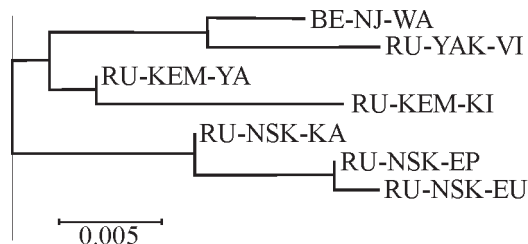


Рис. 8. Дендрограмма цитогенетических расстояний между популяциями *Chironomus cingulatus*.

Обозначения популяций, как в табл. 1. Шкала соответствует генетической дистанции (D_{CG}), равной 0.01.

Бухтеева Н. М. 1980. Кариотипическая характеристика массовых видов бентоса водоемов Прибайкалья: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 125 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., 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.

Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Гундерина Л. И. 2007. Цитогенетическая дифференциация природных популяций *Chironomus obtusidens* (Diptera, Chironomidae). Зоол. журн. 86 (8) : 921—932.

Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Гундерина Л. И., Салова Т. А., Айманова К. Г., Саввинов Д. Д. 1996. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: Триба Chironomini. Новосибирск: Наука. 166 с.

Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Е., Шобанов Н. А., Зеленцов Н. И., Гребенюк Л. П., Истомина А. Г., Прасолов В. А. 1991. Кариотип и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. 113 с.

Dévai Gy., Miskolczi M., Wülker W. 1989. Standardization of chromosome arms B, C and D in *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). Acta Biol. Oecol. Hung. 2 : 79—92.

Felsenstein J. 1993. Phylogeny Inference Package (PHYLIP). Version 3.5. University of Washington, Seattle.

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. 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. Chromosoma. 13 : 464—514.

Keyl H.-G., Keyl I. 1959. Die cytologische Diagnostic 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., Gunderina L. I., Cooper J. K. 1996. Geographic variation in the polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Chironomus (Camptochironomus) tentans* (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 etnic* Shobanov, a Holarctic member of the *C. plumosus* group (Diptera, Chironomidae). Genome. 43 : 857—873.

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 энтотомол. журн. 4 : 13—27.

Kumar S., Tamura K., Jacobsen I. B., Nei M. 2001. MEGA2: Molecular evolutionary genetics analysis software. Tempe, Arizona, USA.

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.

Поступила 25 IX 2008

CHROMOSOMAL VARIABILITY IN NATURAL POPULATIONS OF *CHIRONOMUS CINGULATUS* MEIGEN (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

A. G. Istomina, I. I. Kiknadze, L. I. Gunderina

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk; e-mail: aist@bionet.nsc.ru

Chromosomal polymorphism has been investigated in 7 natural populations from West Europe, West Siberia and Sakha Republic (Yakutia). The pool of polytene chromosome banding sequences of this species includes 15 banding sequences. The chromosomal polymorphism has been revealed in 5 of chromosomal arms. The most polymorphic is the arm B, there are 4 banding sequences in it. There are 3 banding sequences in the arm A. The arms D, E and G have 2 banding sequences. No chromosome rearrangements have been found in the arms C and F. The populations of *Chironomus cingulatus* differ clearly in the number and frequencies of banding sequences. This is evidence of that different gene sequences are adaptive in different populations.