

ХРОМОСОМНЫЙ ИНВЕРСИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ КОМАРА-ЗВОНЦА *CHIRONOMUS TENTANS* (FABRICIUS), 1805 (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ ВОДОЕМОВ Г. КАЛИНИНГРАДА, РОССИЯ

**CHROMOSOMAL INVERSION
POLYMORPHISM OF NON-BITING
MIDGE *CHIRONOMUS TENTANS*
(FABRICIUS), 1805 (DIPTERA,
CHIRONOMIDAE) FROM KALININGRAD,
RUSSIA**

***N. Vinokurova*
E. Stol
*E. Kalinina***

Summary. In this study, we investigated the features of chromosomal polymorphism of *Chironomus tentans* Fabricius, 1805 (Diptera, Chironomidae) larvae, collected from several water bodies of Kaliningrad. In the karyotype of *C. tentans*, there have been found 16 banding sequences, 19 genotypic combinations, and 23 zygotic combinations. The average number of heterozygous inversions per specimen was calculated. The frequencies of banding sequences were calculated. A comparison with the similar data has been carried out. The greatest polymorphism was observed in the shoulders A, B, F.

Keywords: Diptera, Chironomidae, *Chironomus tentans*, polytene chromosomes, karyotype, chromosomal polymorphism, Kaliningrad.

Винокурова Наталья Владимировна

К.б.н, доцент, ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет им. И. Канта» (г. Калининград)

NVinokurova@kantiana.ru

Столь Эдгар Эдуардович

ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет им. И. Канта» (г. Калининград)

ed-wizard@live.ru

Калинина Евгения Анатольевна

Ассистент, ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет им. И. Канта» (г. Калининград)

EAKalinina1@kantiana.ru

Аннотация. В данной работе исследованы особенности хромосомного инверсионного полиморфизма личинок *Chironomus tentans* Fabricius, 1805 (Diptera, Chironomidae) из нескольких водоемов г. Калининграда. В кариотипе личинок *C. tentans* обнаружено 16 последовательностей дисков, 19 генотипических комбинаций и 23 зиготических комбинации. Рассчитаны частоты последовательностей дисков и среднее число гетерозиготных инверсий на особь. Проведено сравнение с подобными данными для популяций *C. tentans* из других регионов. В плечах А, В, F отмечен наибольший полиморфизм.

Ключевые слова: Diptera, Chironomidae, *Chironomus tentans*, политенные хромосомы, кариотип, хромосомный полиморфизм, Калининград.

В последнее время большое внимание уделяется изучению закономерностей и механизмов геномного полиморфизма природных популяций организмов многих видов и его роли в микроэволюционной дивергенции популяций [1]. Так, например, кариотипические исследования природных популяций одного из видов *Chironomus tentans* Fabricius показывают, что одним из механизмов адаптивной пластичности вида является инверсионный полиморфизм. Известно, что хромосомная изменчивость является одним из важных факторов адаптации к условиям окружающей среды [2]. Также хромосомный полиморфизм позволяет оценить микроэволюционные процессы исследуемого вида. Ранее вид *C. tentans* считался политипическим видом, состоящим из нескольких подвидов (европейский, западно-канадский, восточно-канадский и аляскинский) со специфическими цитогенетическими признаками [3]. Позднее Шобанов и соавторы указали на морфологические отличия неарктических и палеарктических

популяций. По этой причине бывший Неарктический *C. tentans* теперь рассматривается как новый вид близнец *Chironomus dilutus* Shobanov [4].

Существует множество работ, указывающих на зависимость уровня хромосомного полиморфизма от особенностей гидрохимического состава воды и донных отложений водоемов [5, 6, 7, 8, 9]. Достоверные данные об уровне хромосомного полиморфизма в природных популяциях являются необходимыми для проведения экологического мониторинга в условиях нарастания антропогенных воздействий на природные экосистемы [10, 11, 12].

Исследования европейских популяций *C. tentans* были сосредоточены главным образом на популяциях Англии, Германии и Швеции, но в целом информации по инверсионному полиморфизму данного вида крайне мало [13, 14, 15, 16, 17].

Таблица 1. Частота последовательностей дисков в популяциях *C. tentans* из Калининграда

Последовательности дисков	Частота
tenC1	0.796
tenC2	0.204
Hob	0.286
Hex	0.325
tenF1	0.796
tenF2	0.071
tenF3	0.133
Hob	0.367
Hex	0.344
tenA1	0.714
tenA2	0.286
Hob	0.490
Hex	0.417
tenB1	0.806
tenB2	0.153
tenB4	0.020
tenB6	0.020
Hob	0.347
Hex	0.324
tenD1	1.0
Hob	0
Hex	0
tenE1	0.908
tenE2	0.092
Hob	0.184
Hex	0.167
tenG1	0.878
tenG2	0.122
Hob	0.245
Hex	0.214

Существующие данные по инверсионному хромосомному полиморфизму *C. tentans* из водоемов Калининградской области являются также недостаточными и требуют дополнения.

В данной работе представлены результаты исследований хромосомного полиморфизма *C. tentans* из нескольких водоемов г. Калининграда. В ходе исследования были рассчитаны частоты встречаемости последовательностей дисков политенных хромосом и изучены геномные комбинации исследуемого вида.

Материал и методы

Исследовали кариотип и хромосомный полиморфизм 49 личинок хирономид 4-го возраста вида *C. tentans*, собранных летом 2012 г. стандартными методами сбора с грунтов литоральной зоны озер Пенькового и Школьного, прудов Мельничный и Ботанического сада г. Калининграда [18]. Все исследуемые водоемы

располагаются в зоне высоких антропогенных рисков, связанных с коллекторными стоками [19]. Личинки для кариотипического анализа фиксировались в смеси спирта и уксусной кислоты (3:1). Приготовление препаратов политенных хромосом из слюнных желез личинок проводилось по стандартной ацето-орсеиновой методике [20]. Картирование *C. tentans* производилось по Берману с использованием цитофотокарт Кикнадзе [15, 21].

Для сравнительного анализа результатов использовались данные хромосомного инверсионного полиморфизма *C. tentans* из западно-европейских популяций, Нижнего Поволжья, Центрального Кавказа, западной и восточной Сибири [7, 16, 20, 21, 22, 23, 24]. Для анализа использовали следующие параметры хромосомного инверсионного полиморфизма: количество последовательностей дисков в популяции, процент гетерозиготных личинок и среднее число гетерозиготных инверсий на особь [23, 25, 26]. Для оценки соответствия фактического распределения частот гетерозиготных особей те-

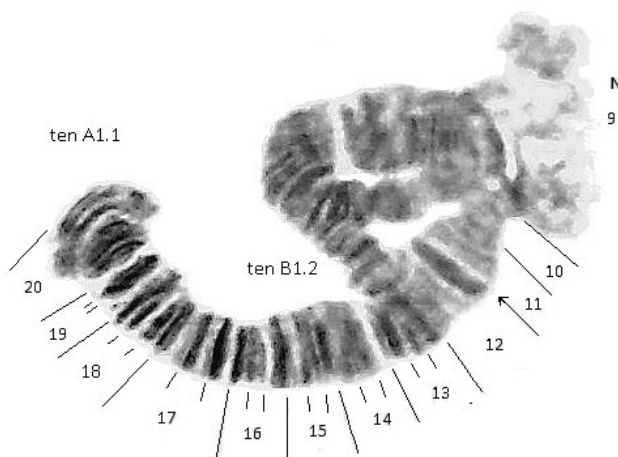


Рис. 1 Последовательности дисков A1.1 и B1.2 *Chironomus tentans* в плечах А и В

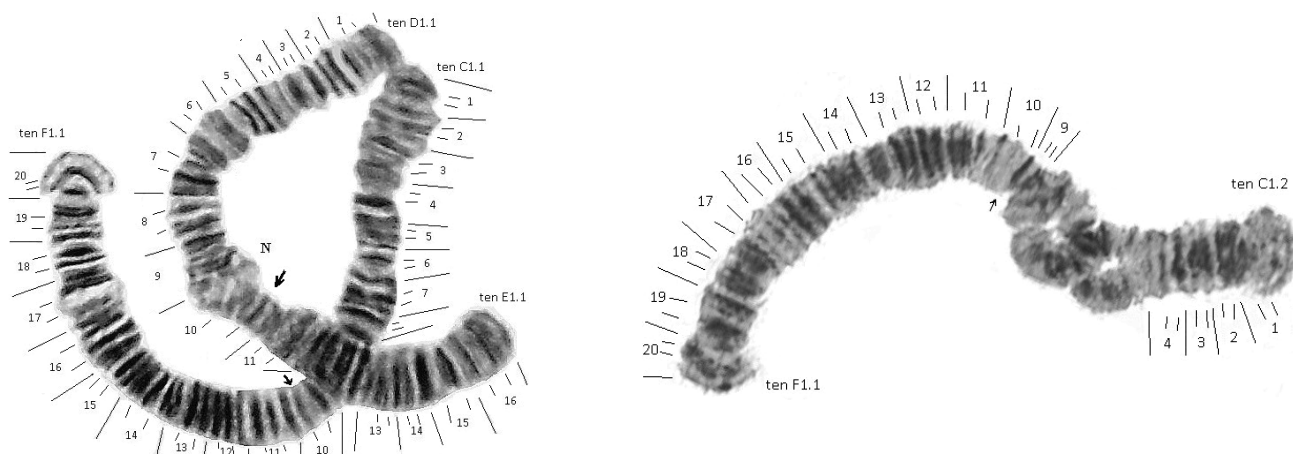


Рис. 2. Стандартные последовательности дисков *Chironomus tentans* в плечах С, F, D, E и гетерозиготная последовательность tenC1.2

оретически ожидаемому распределению был использован метод $\chi^2 (\leq 0.9)$ [27].

Результаты

Хромосомное число кариотипа *C. tentans* составляет $2n=8$, комбинация хромосомных плеч соответствует: АВ, СF, DE и G. В кариотипе присутствуют два ядрышка (N), которые расположены в плече В (район 9ab) и плечо D (район 10a), а также три кольца Бальбиани (BR), которые расположены в плече G.

В исследованных выборках было выявлено 16 последовательностей дисков (таблица 1).

Плечо А представлено двумя последовательностями дисков: tenA1, tenA2 (таблица 1). Стандартная последовательность tenA1 (рисунок 1) преобладала во всех вы-

борках. Обе последовательности были обнаружены как в гомо — (A1.1, A2.2) так и в гетерозиготных состояниях (A1.2).

Плечо В имело четыре последовательности: tenB1, tenB2, tenB4, tenB6 (таблица 1, рисунок 1). Последовательность tenB1 преобладала в популяциях. Остальные последовательности присутствовали с небольшой частотой и были обнаружены во всех популяциях только в гетерозиготных сочетаниях (B1.1, B1.2, B1.4, B2.6).

Плечо С репрезентировано двумя последовательностями: tenC1 и tenC2. Гомозиготная последовательность дисков tenC1 имела наибольшую частоту для плеча С (таблица 1, рисунок 2).

Плечо F представлено тремя последовательностями: tenF1, tenF2 и tenF3 (таблица 1, рисунок 2 и 3). Все

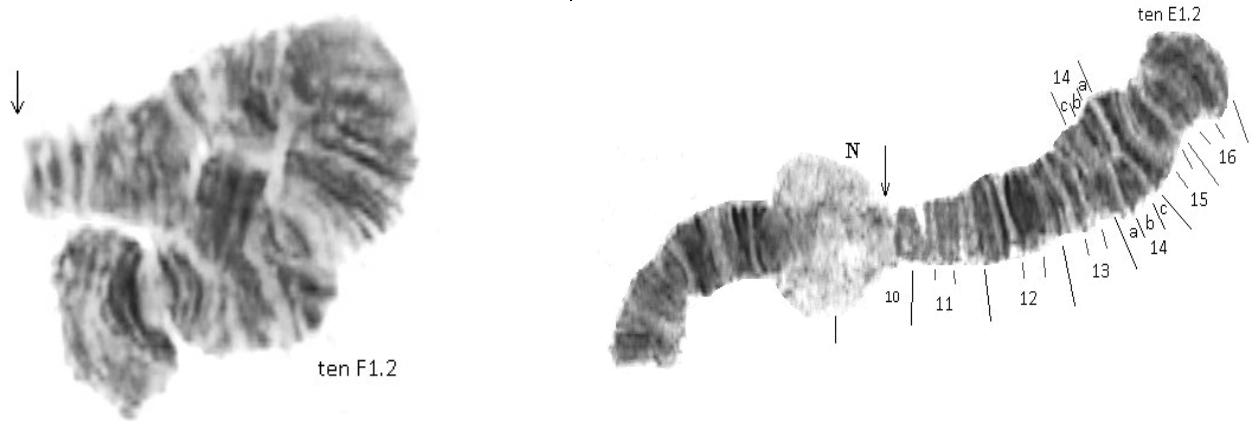


Рис. 3. Гетерозиготные последовательности дисков F1.2 и E1.2 *Chironomus tentans* в плечах F и E

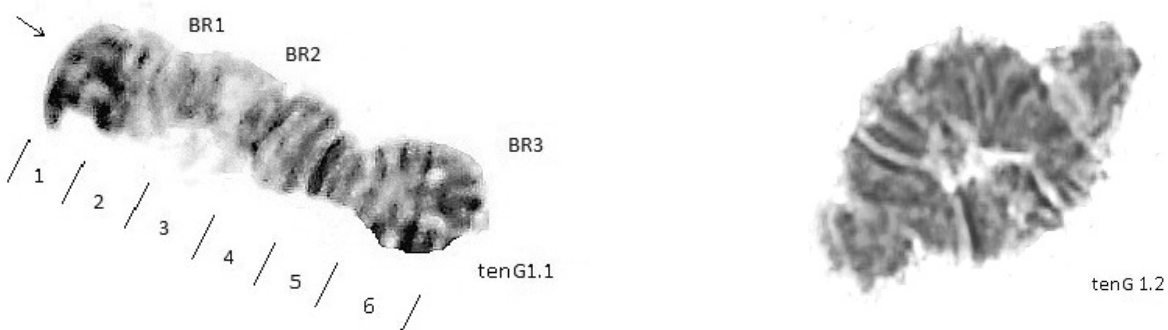


Рис. 4. Последовательности дисков G1.1 и G1.2 *Chironomus tentans* в плече G

последовательности, кроме tenF3 (tenF1.3 и tenF3.3), зафиксированы только в гетерозиготных генотипических комбинациях. Стандартная последовательность дисков tenF1 была преобладающей в популяциях.

Плечо D было мономорфно во всех исследованных популяциях и представлено гомозиготной последовательностью дисков tenD1 (таблица 1, рисунок 2).

Плечо E имело 2 последовательности дисков: tenE1 и tenE2. Гомозиготная последовательность tenE1 преобладала во всех популяциях (таблица 1, рисунок 2). Последовательность tenE2 (рисунок 3) была обнаружена только в гетерозиготном состоянии.

Плечо G репрезентировано двумя последовательностями дисков: tenG1 и tenG2 (таблица 1). Стандартная последовательность дисков tenG1 преобладала во всех популяциях (рисунок 4). Последовательность дисков tenG2 была выявлена только в гетерозиготном состоянии (рисунок 4).

Следует отметить, что хромосомы личинок *C. tentans* всех исследуемых популяций были высокополиморф-

ными. Обнаружена только 1 личинка со стандартным кариотипом. Всего зарегистрировано 23 зиготических комбинаций.

Обсуждение

Таким образом, исследование показало наибольший уровень инверсионного полиморфизма в плечах A, B, F, и максимальное разнообразие последовательностей дисков и их сочетаний в плече B. Кроме того, показано, что кариотип *C. tentans* природных популяций г. Калининграда менее полиморфен (16 последовательностей дисков), чем кариотипы европейских и сибирских популяций (27 и 42 последовательностей дисков соответственно) [16, 28].

Такие различия, скорее всего, связаны с локально и равноудаленно расположенными водоемами г. Калининграда, имеющими близкий гидрохимический состав воды и донных отложений [19].

В калининградских популяциях *C. tentans* было обнаружено 13 общих с сибирскими и европейскими популяциями последовательностей дисков (tenA1,

tenA2, tenB1, tenB2, tenC1, tenC2, tenF1, tenF2, tenD1, tenE1, tenE2, tenG1, tenG2). Кроме того, была зарегистрирована последовательность дисков tenF3, распространенная в европейских популяциях [7, 28]. Последовательности дисков tenB5 и tenD10, выявленные в более ранних исследованиях кариотипа популяций, в 2012 г. в Калининградской области не обнаружены [22, 23].

Следует отметить, различающиеся комплексы генотипических сочетаний для популяций *C. tentans* Калининградской и Ленинградской областей [7]. Так, в ленинградских популяциях встречаются генотипические сочетания tenC1.6, tenF1.4, tenB2.2, tenB2.4, а в калининградских они не обнаружены. Генотипические сочетания tenF1.2 и tenB2.6, идентифицированные в популяциях Калининградской области, напротив, не отмечены в Ленинградской области.

Калининградские популяции *C. tentans* представлены специфическим отличающимся комплексом генотипических сочетаний: tenF1.3, tenF3.3, tenA1.1, tenB1.2, tenB1.4,

tenE1.2 и tenG1.2 непредставленном в кариотипах личинок из водоемов Саратовской области [24].

Описанные выше отличия в комплексах геномных сочетаний можно связать с ежегодными флуктуациями в качественно-количественном составе инверсионного полиморфизма, которые характерны для природных популяций хирономид, существующих в отличающихся по гидрохимическому составу водоемах.

Следует отметить, что инверсионный полиморфизм популяции *C. tentans* Калининградской области имеет высокое число гетерозиготных инверсий на особь 1,92, что соответствует ранее опубликованным данным по Западной и Восточной Европе и отличает его от показателей сибирских популяций [17].

В целом, следует заключить, что результаты исследования показателей хромосомного инверсионного полиморфизма природных популяций *C. tentans* Калининградской области позволяют считать их близкими к природным европейским популяциям данного вида [7, 21, 22, 28].

ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях (3-е перераб. и дополн. изд.). М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 431 с.
2. Vinokurova N.V., Kalinina E. A., Stol' E. E. Karyotype and inversion polymorphism of natural populations of *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) (Diptera, Chironomidae) from small water bodies of Kaliningrad // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2018. № 1. С. 65–73.
3. Acton A.B., Scudder G. E. The zoogeography and races of *Chironomus tentans* // *Limnologia*. 1971. № 8. P. 83–92.
4. Shobanov N.A., Kiknadze I. I., Butler M. G. Palearctic and Nearctic *Chironomus* (*Camptochironomus*) *tentans* (Fabricius) are different species (Diptera: Chironomidae) // *Entomologica Scandinavica*. 1999. № 3. P. 311–322.
5. Michailova P., Petrova N., Ramella L., Sella G., Todorova J., Zelano V., Cytogenetic characteristics of a population of *Chironomus riparius* Meigen 1804 (Diptera, Chironomidae) from a polluted Po river station // *Genetica*. 1996. № 2. P. 161–178.
6. Michailova P., Petrova N., G. Sella, L. Ramella, J. Todorova & S. Bovero, 1997. The effect of some heavy metals on the polytene chromosomes of *Chironomus riparius* Mg. (Diptera, Chironomidae). VIII Int. Balbiani Ring Workshop, Falsterbo, Aug. 30 — Sept. 3, Abstracts, *Hereditas* 127: 26.
7. Ильинская Н. Б., Петрова Н. А. Кариотип и инверсионный полиморфизм природных популяций *Camptochironomus tentans* северо-западного региона России (Diptera, Chironomidae) // *Цитология*. 1997. № 9. С. 848–856.
8. Ильинская Н. Б., Петрова Н. А., Матена И. Зависимость уровня гетерозиготности от типа водоема, сезона и года наблюдений (Diptera, Chironomidae) // *Генетика*. 1998. № 8. С. 908–917.
9. Petrova N.A., Klishko O. K. Atypical puffing of *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) in natural population from Chita region // *Цитология*. 2001. № 2. С. 176–177.
10. Michailova P.V., Cytotaxonomy of Chironomidae (Diptera) from Lake Shabla (Bulgaria): cytogenetic evidence for introgressive hybridization // *Hydrobiologia*. 1996. № 318. P. 25–42.
11. Кикнадзе И. И., Истомина А. Г. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae) // *Сибирский экологический журнал*. 2000. № 4. С. 445–460.
12. Petrova N.A., Michailova P. Cytogenetic characteristics of *Chironomus bernensis* Klotzli (Diptera, Chironomidae) from a heavy metal polluted station in northern Italy // *Annales Zoologici*. 2002. № 2. P. 227–233.
13. Acton A. B. Selective value of chromosome inversions in *Chironomus* // *Proc. R. Phys. Soc. Edinburg*. 1955. № 24. P. 10–14.
14. Acton A. B. Chromosome inversions in natural populations of *Chironomus tentans* // *Journal of Genetics*. 1957. № 55. P. 71–94.
15. Beermann W. Cytogenetic Analysis of *Camptochironomus* — Artbastard. I. Crossing results and the evolution of the karyotype // *Chromosoma*. 1955. № 7. P. 198–259.
16. Gunderina L.I., Kiknadze I. I., Aimanova K. G., Istomina A. G., Proviz V. I., Salova T. A., Rakisheva A. Zh., and Batler M. Dzh. Cytogenetic Differentiation of Natural and Laboratory Populations of *Camptochironomus tentans* Fabricius (Diptera, Chironomidae) // *Genetika*. 1996. № 1. P. 53–67.
17. Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Гундерина Л. И., Салова Т. А., Айманова К. Г., Савинов Д. Д. Кариотипы хирономид криолитозоны Якутии: триба Chironomini. Новосибирск: Наука, 1996. 166 с.

18. Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 251 с.
19. Винокурова Н.В., Калинина Е. А., Столь Э. Э., Куркина М. В., Ващейкин А. С., Садовников П. В. Тяжелые металлы в донных отложениях некоторых водоемов Калининградской области // Вода: химия и экология. 2016. № 12. С. 87–93.
20. Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Н., Шобанов Н. А., Зеленцов Н. И., Гребенюк Л. П., Истомина А. Г., Прасолов В. А. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini: атлас. Новосибирск: Наука, 1991. 115 с.
21. Кикнадзе И. И., Айманова К. Т., Гундерина Л. И., Филлипова М. А., Истомина А. Г. Хромосомный полиморфизм в уральских и сибирских популяциях *Camptochironomus tentans* // Зоологический журнал. 1993. № 11. С. 59–75.
22. Michailova P., Jablonska-Barna I. Chromosome polymorphism of *Camptochironomus tentans* (Fabricius 1805) (Diptera: Chironomidae) from Luknajno (Mazurian Lakeland), Poland // Acta Zoologica Bulgarica. 2008. № 2. P. 155–163.
23. Petrova N.A., Vinokurova N.V., Danilova M.V., Sharton A. lu. Inversion polymorphism in the population of *Camptochironomus tentans* from Kaliningrad City // Tsitologiya. 2011. № 7. P. 580–585.
24. Polukonova N.V., Shaternikov A. N., Karmokov M. K. Inversion polymorphism of non-biting midges *Camptochironomus tentans* (Fabricius) 1805 (Diptera, Chironomidae) from populations of the Lower Volga region and Central Caucasus // Russian Journal of Genetics. 2015. № 1. P. 22–32.
25. Michailova P., Krastanov B. Cytotaxonomical differentiation of *Chironomus plumosus* group (Diptera, Chironomidae) from fish pools near Plovdiv, Bulgaria. // Acta Zoologica Bulgarica. 2000. № 1. P. 29–40.
26. Kiknadze I.I., Golygina V.V., Broshkov A. D., Gunderina L. I., Istomina A. G. Mystery of *Chironomus dorsalis* Maigen karyotype (Diptera: Chironomidae) // Comparative Cytogenetics. 2008. № 1. P. 21–35.
27. Hedrick P.W., 2011. Genetics of populations, fourth ed. Jones and Bartlett. Boston: 2011. 675 pp.
28. Kiknadze I.I., Butler M. G., Aimanova K. G., Gunderina L. I., Cooper K. Geographic variation in the polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Chironomus* (*Camptochironomus*) *tentans* (Fabricius) // Canadian Journal of Zoology. 1996. № 1. P. 171–191.

© Винокурова Наталья Владимировна (NVinokurova@kantiana.ru),

Столь Эдгар Эдуардович (ed-wizard@live.ru), Калинина Евгения Анатольевна (EAKalinina1@kantiana.ru).

Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»



Г. Калининград