

М. Ф. Маркиянова

**ОСНОВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ
ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ
CHIRONOMUS BALATONICUS DÉVAI ET AL.
ИЗ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

Исследование цитогенетической структуры показало, что достаточно высокие значения имели такие показатели, как число гетерозиготных инверсий на особь и доля гетерозиготных особей. В кариофонде популяции полиморфными были все хромосомные плечи. Наиболее полиморфно было плечо D, которое представлено четырьмя последовательностями дисков хромосом. В популяции преобладают стандартные последовательности дисков хромосом, их зиготические и геномные сочетания. Присутствие в кариофонде популяции *Ch. balatonicus* последовательностей *balD5*, *balD7*, ранее отмеченных только в восточных популяциях, а также трех новых инверсионных последовательностей (*balB8*, *balF8*, *bal(EF)X*) характеризует цитогенетическую структуру популяции как отчасти уникальную, сложившуюся под воздействием специфических условий солоноватоводного водоема.

The analysis of *Ch. balatonicus* population cytogenetic structure shows that all seven chromosomal arms are polymorphous, the most polymorphous one is arm D, which was presented by four chromosome band sequences. Standard sequences as well as their zygotic and genome combinations prevail in the population. The presence of *balD5*, *balD7* sequences in the population karyofund earlier recorded only in eastern populations and three new inversion band sequences (*balB8*, *balF8*, *bal(EF)X*) characterizes the cytogenetic structure as partly unique, formed under specific conditions of brackish water reservoir.

Ключевые слова: Вислинский залив, *Chironomus balatonicus*, цитогенетическая структура, инверсионные и стандартные последовательности дисков.

Keywords: the Vistula lagoon, *Chironomus balatonicus*, cytogenetic structure, inversion and standard band sequences.

Введение

Ch. balatonicus Dévai et al. стал известен сравнительно недавно. Впервые был описан в 1983 г. вид из озера Балатон (Венгрия) [10]. Этот вид хирономид относится к группе видов-двойников *plumosus*, определение которых возможно только по кариотипу.

Ведущее в настоящее время всестороннее изучение *Ch. balatonicus* показало, что это массовый и широко распространенный вид. Его кариофонд обладает высоким уровнем инверсионного полиморфизма. Тем не менее, на настоящий момент ареал вида еще окончательно не установлен, а хромосомный полиморфизм изучен недостаточно.



Вислинский залив, расположенный в юго-восточной части побережья Балтийского моря и соединенный с ним через канал, представляет собой опресненный морской водоем со средней соленостью 3,8 ‰. Площадь водного зеркала составляет 838 км², из которых 510 км² — это акватория России, остальная часть является территориальными водами Польши [4, с. 17–19]. Максимальная глубина составляет 5,2 м, средняя — 2,8 м.

Несмотря на то что личинки *Ch. balatonicus* являются типичными представителями пресноводной фауны, их численность и биомасса в солоноватоводном заливе достигают высоких значений [4, с. 146–164]. Такая экологическая пластичность *Ch. balatonicus*, возможно, обусловлена высоким уровнем инверсионного полиморфизма его кариофонда, на основе которого происходит адаптация к конкретным условиям обитания через формирование своеобразной цитогенетической структуры популяции [7].

Определенный интерес представляет исследование цитогенетической структуры популяции *Ch. balatonicus* и в связи с планируемым республикой Польша строительством морского канала, который соединит Вислинский залив с акваторией Балтийского моря в его юго-западной части [9]. Заток соленых вод Балтийского моря по второму каналу может привести к увеличению солености в центральной части Вислинского залива и Эльблонгском заливе в среднем на 2–3 ‰ и как следствие изменить функционирование всей экосистемы. Поэтому данные, полученные в ходе исследования, могут оказаться полезными в качестве материала для сравнения и выявления возможных механизмов адаптации популяции через изменение основных параметров цитогенетической структуры.

Цель данной работы — изучение основных показателей цитогенетической структуры популяции пресноводного *Ch. balatonicus* Вислинского залива в условиях солоноватоводного водоема, а также в связи с возможной антропогенной трансформацией экосистемы.

Материал и методы исследования

Личинки *Ch. balatonicus* IV возраста были собраны автором в открытой части Вислинского залива в составе экспедиций АтлантНИРО в 2004 и 2007 годах. Всего было изучено 297 особей.

Личинок фиксировали в смеси 96%-ного этилового спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1). Давленные препараты политенных хромосом из слюнных желез готовили по этил-орсеиновой методике [3].

Картирование хромосомных плеч проводили по системе Ф.Л. Максимова [8], в которой за образец принят стандартный рисунок дисков *Ch. plumosus*. Идентификацию районов дисков плеч А, С, D, E, F и G вели с использованием стандартных цитофотокарт [5; 6]. Картирование плеча В уточняли по картам, представленным в работе В.В. Гольгиной и И.И. Кикнадзе [11]. При обозначении последовательностей дисков указывали сокращенное латинское название вида, прописной буквой обозначали символ плеча и номер последовательности дисков согласно работе В.В. Гольгиной с соавторами [1].



Анализ цитогенетической структуры популяции осуществляли по следующим показателям: количество последовательностей дисков хромосом, доля гетерозиготных особей (%), число гетерозиготных инверсий на одну особь, частота личинок с гомо- и гетерозиготными инверсиями (%), частота встречаемости геномных комбинаций (%) [7].

Результаты

Кариотип *Ch. balatonicus*, полученный в работе, относится к цитоккомплексу *thummi* с комбинацией плеч АВ, CD, EF, G и полностью соответствует описанному ранее [10].

Плечо А имело две последовательности дисков — стандартную *balA1* и инверсионную *balA2*, со средними частотами 0,979 и 0,022 (таблица). Первая последовательность отмечена в гомо- и гетерозиготном состоянии. Последовательность *balA2* обнаружена только в гетерозиготах (см. таблицу). **Плечо В** представлено стандартной последовательностью *balB1* и новой для кариофонда инверсионной последовательностью дисков (рисунок). Эта последовательность отличается от стандартной порядком дисков в районах 23 (а–е) — 24: 12v 13 14 15a–f **24 25a–k 23a–e** 23–f 15g–r 21t–с 22n–а 16a 17 18 19 20 21b 22o–u 25l–s.

Следуя правилам описания новых последовательностей, обнаруженная последовательность может быть обозначена как *balB8*. Данная последовательность найдена в гетерозиготном состоянии (*balB1.8*) в 2007 г. с частотой 0,007 (см. таблицу).

Плечо С, наряду со стандартной последовательностью *balC1*, представлено последовательностью *balC2*. Частоты встречаемости в среднем составляют 0,800 и 0,200 (см. таблицу) соответственно. Эти последовательности представлены в гомо- и гетерозиготном состоянии.

Плечо D представлено четырьмя последовательностями: одной стандартной *balD1* и тремя инверсионными: *balD2*, *balD5*, *balD7*. Частоты встречаемости данных последовательностей представлены в таблице. Последовательности *balD1* и *balD2* найдены в гетеро- и гомозиготном состоянии. Последовательности *balD5* и *balD7* представлены только в гетерозиготах — *balD1.5*, *balD1.7*. Были также обнаружены дигетерозиготы *balD1.2/1.5*.

Плечо Е представлено стандартной последовательностью *balE1* со средней частотой за период исследования 0,999.

Плечо F представлено стандартной последовательностью *balF1* со средней частотой 0,999 и впервые обнаруженной инверсионной, имеющей следующий порядок дисков (рис.): 11 12 **15 14 13** 18 17 16 21 20 19 22.

Запись этой последовательности: *balF8*. Данная последовательность обнаружена в гетерозиготном состоянии *balF1.8*, с частотой встречаемости 0,004, только в 2004 году (см. таблицу).

Кроме того, в хромосоме III (EF) в 2007 году была зарегистрирована новая для кариофонда сложная перичентрическая инверсия — *bal(EF)X*, захватывающая районы с 10-го по 13-й. Точное картирование данной инверсии не проводили из-за плохой дисковой структуры хромосом (см. рисунок). Эта последовательность отмечена только в гетерозиготном состоянии с частотой 0,004 (см. таблицу).

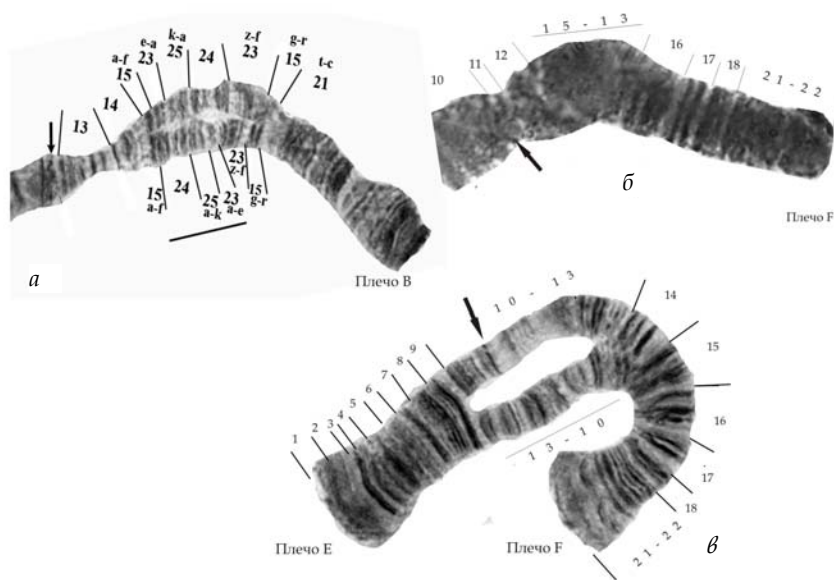


Рис. Новые инверсионные последовательности дисков в карионде *Ch. balatonicus*

В, Е, F — плечи хромосом; BR — кольца Бальбиани;

цифры над хромосомами — обозначение отделов по Ф. Л. Максимовой [1976];

центромеры указаны стрелками; линии над хромосомами — район инверсии;

а — последовательность balB1.8; б — последовательность balF1.8;

в — последовательность bal(EF)1.X

Плечо G представлено последовательностями *balG1* и *balG2*. Средние частоты встречаемости за два года исследований — 0,975 и 0,025 соответственно. Инверсионные последовательности встречены только в гетерозиготном состоянии.

Доля гетерозиготных особей за период исследования составила в среднем 54,996 %. Число гетерозиготных инверсий на одну особь — 0,690.

За период исследования обнаружены 24 различных геномных сочетания последовательностей дисков хромосом, из которых наиболее распространены следующие: A1.1B1.1C1.1D1.1E1.1F1.1G1.1; A1.1B1.1C1.2D1. 1E1.1F1.1G1.1 и A1.2B1.1C1.1D1.1E1.1F1.1G1.1. Средние частоты встречаемости данных геномных сочетаний составляют 0,422, 0,256 и 0,250 соответственно.

Таблица

Частота встречаемости последовательностей дисков хромосом и их зиготических сочетаний

ва	те	ль	но	ст	Частота встречаемости	че	ск	ие	со	че	Частота встречаемости
----	----	----	----	----	-----------------------	----	----	----	----	----	-----------------------



	Последовательностей дисков				зиготических сочетаний последовательностей дисков		
	23.04.04	04.05.07	Среднее значение		23.04.04	04.05.07	Среднее значение
balA 1	0,970	0,987	0,979	balA 1.1	0,940	0,974	0,957
balA 2	0,030	0,013	0,022	balA 1.2	0,060	0,026	0,043
balB 1	1,000	0,993	0,997	balB 1.1	1,000	0,987	0,994
balB 8	–	0,007	0,004	balB 1.8	–	0,013	0,007
balC 1	0,825	0,775	0,800	balC 1.1	0,649	0,596	0,623
balC 2	0,175	0,225	0,200	balC 1.2	0,351	0,358	0,355
balD 1	0,862	0,884	0,873	balC 2.2	–	0,046	0,023
balD 2	0,116	0,109	0,113	balD 1.1	0,746	0,768	0,757
balD 5	0,022	0,033	0,028	balD 1.2	0,172	0,166	0,169
balD 7	0,004	–	0,002	balD 2.2	0,029	–	0,015
balE 1	1,000	0,997	0,999	balD 1.2/1.5	0,030	0,053	0,042
bal (EF)X	–	0,003	0,002	balD 2.2/1.5	0,007	–	0,004
balF 1	0,996	0,997	0,997	balD 1.5	0,007	0,013	0,010
balF 8	0,004	–	0,002	balD 1.7	0,007	–	0,004
balG 1	0,970	0,980	0,975	balE 1.1	1,000	0,993	0,997
balG 2	0,030	0,020	0,025	bal (EF)1.X	–	0,007	0,004
				balF 1.1	0,993	0,993	0,993
				balF 1.8	0,007	–	0,004
				balG 1.1	0,940	0,960	0,950
				balG 1.2	0,060	0,040	0,050

Обсуждение

В исследованной популяции обнаружено 16 последовательностей дисков хромосом, три из которых впервые описаны для кариофонда *Ch. balatonicus*.

Все хромосомные плечи исследованных кариотипов были полиморфны (имели более одной последовательности дисков). Наиболее полиморфно плечо D, которое представлено четырьмя последовательностями дисков: *balD1*, *balD2*, *balD5*, *balD7*. Следует отметить, что отсутствие мономорфных плеч характерно и для других изученных популяций [2].

Анализ накопленных данных о распространении и роли хромосомного полиморфизма в природных популяциях хирономид показал, что кариофонд любого вида может быть разделен на две части: константную и варьирующую. Константную часть кариофонда составляют инверсионные последовательности, распространенные по всему ареалу. Варьирующая часть, как правило, формируется под действием локальных условий среды и представлена уникальными последовательностями дисков. Константная часть кариофонда вида представлена в изу-



ченной популяции стандартными последовательностями дисков (*balA1*, *balB1*, *balC1*, *balD1*, *balE1*, *balF1*, *balG1*), доминирующими во всех хромосомных плечах и, согласно литературным данным, распространенными на протяжении всего ареала в Палеарктике [2]. Варьирующая часть кариофонда представлена в популяции Вислинского залива следующими последовательностями: *balA2*, *balC2*, *balD2*, *balD5*, *balD7*, *balG2*, *balF8*, *bal(EF)X*, *balB8*. Последовательности *balF8*, *bal(EF)X* и *balB8* уникальны и отмечены только в кариофонде изученной популяции.

В исследованной популяции, так же как и в других западноевропейских популяциях, обнаружена последовательность *balC2*, которая до сих пор не была встречена на востоке России [1]. Напротив, последовательности *balD5* и *balD7*, ранее описанные только для Алтая и Западной Сибири и не отмеченные в Западной Европе, присутствуют в кариофонде популяции *Ch. balatonicus* Вислинского залива. Хотя и в том и в другом случае они достаточно редки. Это подтверждает ранее высказанный тезис об отсутствии географического градиента в распределении определенных последовательностей по ареалу вида.

Еще большую специфику цитогенетической структуре популяции *Ch. balatonicus* Вислинского залива придает обнаружение трех ранее не известных и не описанных последовательностей: *balB8*, *balF8*, *bal(EF)X*. Последняя из перечисленных последовательностей образована за счет перичентрической инверсии. Этот тип хромосомных перестроек достаточно редко встречается в полиморфной системе вида, где преобладают парацентрические инверсии.

В кариофонде популяции всего обнаружено 20 различных зиготических сочетаний дисков (см. таблицу). Среди них по частоте встречаемости преобладают стандартные гомозиготы.

В результате менделевского расщепления соответствующих гетерозигот в кариофонде популяции должны были бы присутствовать гомозиготы *balA2.2*, *balD5.5*, *balD7.7* и *balG2.2*. Исходя из уравнения Харди – Вайнберга ожидаемые частоты встречаемости этих гомозигот равны соответственно 0,02; 0,01; 0,008; 0,04. С одной стороны, отсутствие данных гомозигот может быть следствием ошибки выборки. С другой стороны, зиготические сочетания последовательностей дисков с аналогичными значениями частот присутствуют в материале исследования, а значит, отсутствие указанных выше гомозигот может быть результатом действия естественного отбора, который элиминирует их носителей на более ранних этапах онтогенеза.

Выводы

1. Исследование цитогенетической структуры показало, что число гетерозиготных инверсий на особь и доля гетерозиготных особей высокие. В кариофонде исследованной популяции полиморфными были все семь плеч хромосом. Наиболее полиморфно плечо D, которое было представлено четырьмя последовательностями дисков хромосом. В по-



пуляции преобладают стандартные последовательности дисков хромосом, их зиготические и геномные сочетания.

2. Наличие в кариофонде популяции *Ch. balatonicus* последовательностей *balD5*, *balD7*, ранее отмеченных только в восточных популяциях, а также трех новых, не описанных инверсионных последовательностей дисков (*balB8*, *balF8*, *bal(EF)X*), одна из которых образована за счет редкой перичентрической инверсии, позволяет характеризовать цитогенетическую структуру как отчасти уникальную, сложившуюся под воздействием специфических условий солоноватоводного водоема.

Список литературы

1. Голыгина В.В. и др. Новые последовательности дисков политенных хромосом в кариофонде хирономиды *Chironomus balatonicus* // Цитология. 1996. №8. С. 869–883.
2. Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Голыгина В.В. Дифференциация цитогенетической структуры природных популяций видов-двойников группы *plumosus* *Chironomus balatonicus*, *Chironomus entis*, *Chironomus muratensis*, *Chironomus nudiventris* (Chironomidae: Diptera) // Общая генетика. 1999. №5. С. 34–37.
3. Демин С.Ю., Шобанов Н.А. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в Европейской части СССР // Цитология. 1990. Т. 32. №10. С. 1046–1054.
4. Закономерности гидрологического режима водоемов разного типа. М., 2004.
5. Кикнадзе И.И., Керкис И.Е. Сравнительный анализ рисунка дисков политенных хромосом видов двойников хирономусов группы *plumosus* из Западной Сибири // Цитология. 1986. Т. 28. №4. С. 430–435.
6. Кикнадзе И.И. и др. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini: атлас. Новосибирск, 1991. С. 113.
7. Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сибирский экологический журнал. 2000. №4. С. 445–460.
8. Максимова Ф.Л. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* L. усть-ижорской популяции Ленинградской области // Цитология. 1976. Т. 18. №10. С. 1264–1269.
9. Chubarenko I., Tchepikova I. Modelling of man-made contribution to salinity increase into the Vistula Lagoon (Baltic Sea) // Ecological Modelling. 2001. Vol. 138. P. 87–100.
10. Devai C., Wulker W., Scholl A. Revision der gattung *Chironomus* Melg. (Diptera). IX. *Chironomus balatonicus* sp. n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta zool. Acad. sci. hung. 1983. Vol. 29. S. 357–374.
11. Golygina V.V., Kiknadze I.I. The revision of chromosome I (AB) mapping in *Chironomus plumosus* group (Diptera: Chironomidae) // Comparative Cytogenetics. 2008. Vol. 2. №1. P. 37–55.

Об авторе

М. Ф. Маркиянова — ст. преп., РГУ им. И. Канта.

Author

M.F. Markiyanova — Assistant Professor, IKSUR.

