

№16 2001 год

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ *CHIRONOMUS PLUMOSUS* В ПАЛЕАРКТИКЕ И ПОТОК ГЕНОВ МЕЖДУ ПРИРОДНЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ

Введение

Согласно теории географического видообразования этот процесс начинается с изоляции популяций. Независимое существование приводит к накоплению в них генетических различий, их количество нарастает и приводит к репродуктивной изоляции. В связи с этим возникает вопрос, насколько генетически разнородны природные популяции в ареале вида, какие генетические факторы обеспечивают это разнообразие и каков их вклад в этот процесс. Интегральной характеристикой генофонда популяции является ее кариофонд. Задача настоящей работы состоит в изучении цитогенетической подразделенности *Chironomus plumosus* L. в Палеарктике, вкладе изменчивости различных плеч хромосом в дифференциацию цитогенетической структуры природных популяций и в характеристике генетического потока между природными популяциями.

Материалы и методы

В работе использовали 35 природных популяций *C. plumosus*: из Швейцарии (1), Германии (1), Венгрии (1), Болгарии (3), Беларуси (1), Украины (2), Литвы (1), России — из Ленинградской (1), Московской (1), Владимирской (2), Вологодской (2), Нижегородской (1), Саратовской (1), Ярославской (2), Архангельской (1), Свердловской (2), Новосибирской (4), Томской (1), Кемеровской (1), Иркутской (2) областей, Алтайского (2) и Краснодарского (1) краев и Якутии (1).

В каждой популяции охарактеризованы последовательности дисков в каждом плече хромосом и определены их частоты.

Степень цитогенетической подразделенности популяций *C. plumosus* в Палеарктике оценивали коэффициентом дифференциации генов (GST) (Nei, 1973). $GST = (HT - HS) / HT$, где HT — гетерозиготность, ожидаемая при выполнении равновесия Харди-Вайнберга в целой популяции, а HS — соответствующая гетерозиготность внутри субпопуляции. Генетическая изменчивость подразделенной популяции обеспечивается изменчивостью как внутри субпопуляций, так и между субпопуляциями. Параметр GST определяет ту долю генетической изменчивости популяции, которая обеспечивается межсубпопуляционным различием генных частот. Если популяция однородна, GST равен 0. Приближение его значений к 1.0 свидетельствует о подразделенности популяции и увеличении степени генетической дифференциации составляющих ее субпопуляций.

Расчеты проводили с использованием программы DISPAN (Ota, 1993). Коэффициент миграции определяли по методу «редких аллелей» (Slatkin, 1981; Slatkin, Barton, 1989).

Результаты

Данные таблицы 1 показывают, что в ареале Палеарктики *C. plumosus* представлен не единой, а в значительной степени подразделенной популяцией. Степень подразделенности различна в разных географических районах ареала и снижается с запада на восток. Это обеспечивается разной стратегией изменения HT и HS в разных районах Палеарктики: в Западной Европе и Поволжье уровень как HT, так и HS ниже, чем в Палеарктике в целом. В Сибири же снижение HT сопровождается ростом HS.

Таблица 1

Степень дифференциации популяций *C. plumosus* в разных географических районах Палеарктики

	Географический район				
	Палеарктика (35)*	Европа (22)	Западная Европа (11)	Поволжье (8)	Сибирь (13)
H _T	0.245	0.256	0.229	0.199	0.207
H _S	0.133	0.118	0.112	0.121	0.160
G _{ST}	0.456	0.538	0.508	0.394	0.231

Вклад разных плеч хромосом в обеспечение цитогенетической дифференциации популяций *C. plumosus* в Палеарктике не одинаков (табл. 2). Плечо G мономорфно во всех исследованных популяциях *C. plumosus*, а в плече F H_T и H_S сходны, что свидетельствует о том, что вклад этих плеч в возникновение цитогенетической дифференциации популяций либо отсутствует,

либо мал. Для остальных плеч величина H_T выше H_S , что указывает на существенный вклад межпопуляционной компоненты в цитогенетическую дифференциацию популяций.

Таблица 2

Вклад разных плеч хромосом в цитогенетическую дифференциацию популяций *C. plumosus*

	Плечо хромосомы						
	A	B	C	D	E	F	G
H_T	0.358	0.482	0.338	0.366	0.169	0.0052	0
H_S	0.207	0.240	0.205	0.212	0.066	0.0051	0
G_{ST}	0.422	0.503	0.394	0.422	0.608	0.021	0

Вклад одного и того же хромосомного плеча в дифференциацию популяций *C. plumosus* может быть различным в разных географических районах (табл. 3). Плечо E, например, вносит наибольший вклад в дифференциацию популяций Европы, хотя в разных частях и этого географического района он не одинаков: в Западной Европе существенно ниже, чем в Поволжье. Наименее гетерогенны по частотам последовательностей в этом хромосомном плече популяции Сибири.

Таблица 3

Вклад плеча E в дифференциацию популяций *C. plumosus* в разных географических районах

	Географический район				
	Палеарктика (35)	Европа (22)	Западная Европа (11)	Поволжье (8)	Сибирь (13)
H_T	0.169	0.210	0.058	0.279	0.093
H_S	0.066	0.055	0.042	0.080	0.086
G_{ST}	0.608	0.739	0.284	0.712	0.080

* Число популяций.

Степень дифференциации популяций *C. plumosus* определенного типа цитогенетической структуры существенно ниже, чем для всего набора популяций во всех географических районах. Причем, как видно на примере популяций с цитогенетической структурой типа B, это характерно не только для того плеча хромосом, частоты которого определяют тип цитогенетической структуры популяции, но и для всех остальных, частоты которых не детерминированы (табл. 4).

Таблица 4

Цитогенетическая подразделенность популяций *C. plumosus* типа B

	Плечо хромосомы						
	A	B	C	D	E	F	G
H_T	0.177	0.374	0.192	0.252	0.106	0.0092	0
H_S	0.162	0.352	0.173	0.226	0.100	0.0090	0
G_{ST}	0.089	0.060	0.092	0.102	0.057	0.015	0

Поток генов между популяциями снижает степень их дифференциации. Величины коэффициента миграции Nm между популяциями *C. plumosus* на всем пространстве Палеарктики составили 2.36, в Европе – 3.01, в Поволжье – 5.85, в Сибири – 7.37. Все эти значения больше 1.0 и потому свидетельствуют об отсутствии изоляции между исследованными популяциями *C. plumosus*. Коэффициент миграции между популяциями *C. plumosus* возрастает по направлению от Европы к Сибири.

Обсуждение

Полученные результаты показали, что в Палеарктике *C. plumosus* представлен не единым панмиктическим кариофондом, а сложной системой цитогенетически дифференцированных отдельных популяций. Вклад разных плеч хромосом в дифференциацию популяций различен. Действительно, плечо G мономорфно, что свидетельствует об отсутствии дифференциации популяций *C. plumosus* в Палеарктике. И в тех же популяциях существенно варьируют частоты последовательностей в хромосомных плечах E и B, демонстрируя высокую дифференциацию популяций. Такая закономерность может быть следствием разной адаптивной значимости генных комплексов в разных плечах хромосом. Плечо G консервативно и не зависит от условий внешней среды. Плечо B, напротив, высокополиморфно, и спектр и частоты последовательностей дисков в этом плече коррелируют с таким фактором, как концентрация кислорода в воде (Vest Pedersen, 1984).

Вместе с тем степень подразделенности *C. plumosus* в Палеарктике существенно снижается для популяций одного типа цитогенетической структуры. Тип цитогенетической структуры популяции определяется тем, в каких плечах хромосом частоты МСР-последовательностей больше 0.5. В популяциях типа B частота МСР-последовательности pluB1 больше 0.5. Частоты последовательностей дисков в остальных плечах хромосом не детерминированы. Тем не менее в популяциях этого типа GST низок не только в плече B, но и в остальных плечах, что демонстрирует низкую подразделенность популяций одного типа цитогенетической структуры. Это предполагает, что объединение хромосомных плеч в кариотипе не является нейтральным, возникает не случайно и находится под действием естественного отбора.

Существенный вклад в дифференциацию популяций вносит поток генов. Дифференциация популяций растет, если между ними нет обмена генами, и снижается, если между ними существует миграция. Популяции изолированы, если коэффициент миграции между ними $Nm < 1$. Если $Nm > 1$, миграция между популяциями существует и они не изолированы (Wright, 1978). Коэффициент миграции между популяциями *C. plumosus* ни в одном из географических районов Палеарктики не был ниже 1. Это означает, что в Палеарктике популяции *C. plumosus* не изолированы друг от друга и между ними возможен поток генов. Другая ситуация наблюдается между популяциями Палеарктики и Неарктики. Расчет по данным, имеющимся в литературе (Butler et al., 1999), показал, что коэффициент миграции между группами популяций с разных континентов, разделенных двумя океанами, составляет 0.169, что предполагает отсутствие заметного обмена генами между ними.

В Палеарктике степень дифференциации популяций *C. plumosus* убывает, а коэффициент миграции растет в направлении с запада на восток — от европейских к сибирским популяциям. Эта тенденция может служить свидетельством направления, в котором идет распространение этого вида.

Литература

1. Butler M.G., Kiknadze I.I., Golygina V.V. et al. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Gene. 1999. V. 42. P. 797-815.
2. Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1973. V. 70. P. 3321-3323.
3. Ota Y. DISPAN: Genetic distance and phylogenetic analysis, version 1.1. University Park, Pennsylvania: Pennsylvania State University. 1993.
4. Slatkin M. Estimating level of gene flow in natural populations // Genetics. 1981. V. 99. P. 323-335.
5. Slatkin M., Barton N.H. A comparison of three indirect methods for estimating the average level of gene flow // Evolution. 1989. V. 43. P. 1349-1368.
6. Vest Pedersen B. The effect of anoxia on the survival of chromosomal variants in larvae of the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Hereditas. 1984. V. 101. P. 75-77.
7. Wright S. Evolution and the genetics of population. V.4. Variability within and among natural populations. The University Chicago Press, Chicago, London. 1978. 580 p.

Л.И.Гундерина, к.б.н., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск