ISSN 2224-6150

www.medconfer.com

БЮЛЛЕТЕНЬ МЕДИЦИНСКИХ ИНТЕРНЕТ-КОНФЕРЕНЦИЙ

Bulletin of Medical Internet Conferences

2016 Том 6 Выпуск 9
2016 Volume 6 Issue 9

Бюллетень медицинских Интернет-конференций

ISSN 2224-6150

2016. Том 6. Выпуск 9 (Сентябрь)

Учредитель журнала – Общество с ограниченной ответственностью «Наука и Инновации» (Россия, Саратов)

Главный редактор
В.М. Попков, докт. мед. наук (Россия, Саратов)

Зам. главного редактора
Ю.В. Черненков, профессор, докт. мед. наук (Россия, Саратов)

Ответственный секретарь
А.Р. Киселев, докт. мед. наук (Россия, Саратов)

Редакционный совет
В.Ф. Киричук, засл. деятель науки РФ, профессор, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
А.И. Кодочигова, профессор, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
А.П. Ребров, профессор, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
Ю.Г. Шапкин, профессор, докт. мед. наук (Россия, Саратов)

Редакционная коллегия
Е.А. Анисимова, доцент, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
Г.А. Афанасьева, доцент, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
Н.В. Булкина, профессор, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
В.И. Гриднев, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
И.В. Нейфельд, канд. мед. наук (Россия, Саратов)
О.М. Посненкова, канд. мед. наук (Россия, Саратов)
С.Н. Потахин, канд. мед. наук (Россия, Саратов)
И.Е. Рогожина, доцент, докт. мед. наук (Россия, Саратов)
Д.Е. Суетенков, доцент, канд. мед. наук (Россия, Саратов)
В.А. Шварц, канд. мед. наук (Россия, Москва)

Руководитель Интернет-проекта
И.М. Калмыков (Россия, Саратов)

Помощник ответственного секретаря
Ю.В. Попова, канд. мед. наук (Россия, Саратов)

Технический редактор
А.Н. Леванов (Россия, Саратов)

Адрес редакции:
410033, г. Саратов, просп. 50 лет Октября, 101.
E-mail: info@medconfer.com

Электронная версия журнала – на сайте www.medconfer.com

Общественное рецензирование публикуемых материалов осуществляется на сайте www.medconfer.com.
Материалы публикуются в авторской редакции.
Сведения обо всех авторах находятся в редакции.
© Бюллетень медицинских Интернет-конференций, 2016

Bulletin of Medical Internet Conferences

ISSN 2224-6150

2016. Volume 6. Issue 9 (September)

Publisher – Limited Liability Company "Science and Innovation" (Saratov, Russia)

Editor-in-Chief
V.M. Popkov, D.Sc., MD (Saratov, Russia)

Deputy Chief Editor
Y.V. Chernenkov, Professor, D.Sc., MD (Saratov, Russia)

Executive Secretary
A.R. Kiselev, D.Sc., MD (Saratov, Russia)

Drafting Committee
V.F. Kirichuk, Professor, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
A.I. Kodochigova, Professor, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
A.P. Rebrov, Professor, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
Yu.I. Shapkin, Professor, D.Sc., MD (Saratov, Russia)

Editorial Board
E.A. Anisimova, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
G.A. Afanasyeva, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
N.V. Bulkina, Professor, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
V.I. Gridnev, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
I.V. Neyfeld, PhD, MD (Saratov, Russia),
O.M. Posnenkova, PhD, MD (Saratov, Russia)
S.N. Potakhin, PhD, MD (Saratov, Russia)
I.E. Rogojina, D.Sc., MD (Saratov, Russia)
D.E. Suetenkov, PhD, MD (Saratov, Russia)
V.A. Schvartz, PhD, MD (Moscow, Russia)

Head of the Internet Project
I.M. Kalmikov (Saratov, Russia)

Assistant Executive Secretary
Yu.V. Popova, PhD, MD (Saratov, Russia)

Technical Editor
A.N. Levanov, MD (Saratov, Russia)

E-mail: info@medconfer.com

URL: www.medconfer.com

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

VI международная конференция по кариосистематике беспозвоночных животных

Организаторы: ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России

Дата проведения очной сессии: 27-30 августа 2016 года
Подробная информация о мероприятии на сайте: http://medconfer.com/node/7131

Анненкова Н.В. Использование транскриптомов для изучения эволюции динофлагеллят 1477
Алешкина Д.Д., Галкина С.А., Михайлова Н.А. Локализация районов ядрышкового организатора и теломерных повторов методом FISH в кариотипе морского литорального моллюска Littorina saxatilis..... 1478
Аникин В.В., Демин А.Г. Тождество результатов установления времени дивергенции семейства Coleophoridae (Insecta, Lepidoptera) на основе молекулярных часов с палеонтологическими данными сестринских групп 1479
Анохин Б.А., Кузнецова В.Г. Локализация рибосомальных генов и теломерных последовательностей в хромосомах представителей разных групп беспозвоночных животных 1480
Барабанова Л.В., Михайлова Е.И. Изучение кариотипа байкальского рачка-вселенца Gmelinoides fasciatus 1481
Бахтадзе Н.Г., Чакветадзе Н.Л., Бахтадзе Г.И., Мумладзе Л.Д., Цхадая Э.А. Хромосомные числа наземных моллюсков (Mollusca, Gastropoda) Грузии..... 1482
Белянина С.И. Полиплоидия в популяциях хирономид (Chironomidae, Diptera) из водоемов на территориях, затронутых чернобыльским выбросом 1483
Большаков В.В. Особенности цитогенетической структуры популяции Chironomus plumosus из Рыбинского водохранилища 1484
Вишневская М.С., Лухтанов В.А., Сайфитдинова А.Ф. Молекулярная филогенетика и кариосистематика бабочек комплекса Polyommatus ripartii (Lepidoptera, Lycaenidae) Балканского полуострова 1485
Голуб Н.В., Голуб В.Б., Анохин Б.А., Кузнецова В.Г. Локализация 18S рДНК в кариотипах клопов-кружевниц (Tingidae, Heteroptera) 1486
Голыгина В.В., Гундерина Л.И., Брошков А.Д., Ермолаева О.В. Закономерности хромосомной локализации и дивергенции генов видов рода Chironomus (Diptera, Chironomidae)..... 1487
Гохман В.Е. Хромосомное исследование паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera) как источник данных по систематике и эволюции кариотипа этой группы..... 1488
Дурнова Н.А., Полуконова Н.В., Дёмин А.Г., Мюге Н.С. Время возникновения способности к обрастанию и минированию погруженных субстратов у хирономид (Diptera): анализ генов мтДНК - COI, COII..... 1489
Жиров С.В., Петрова Н.А., Крашенинников А.Б. Chironomus albimaculatus и Chironomus tuvanicus (Diptera, Chironomidae) с архипелага Новая Земля..... 1490
Карагян Г.А., Калашян М.Ю. Данные о кариотипах четырех видов жуков-усачей из Армении с обзором кариотипов в семействе (Coleoptera, Cerambycidae)..... 1491
Кармоков М.Х., Полуконова Н.В. Кариотип и хромосомный полиморфизм комара-звонца Chironomus Polonicus Michailova, Kownacki & Langton, 2013 (Diptera, Chironomidae) Северного Кавказа 1492
Кириченко Н.И., Акулов Е.Н., Пономаренко М.Г., Триберти П., Лопез-Ваамонде К. Изучение таксономического разнообразия минирующих молей Gracillariidae на древесной растительности в Сибири с применением молекулярно-генетической диагностики 1493
Климова Ю.В., Оглезнева А.А. Новые данные по хромосомному полиморфизму Glyptotendipes glaucus mg. (Diptera, Chironomidae) из водоемов Саратовской области 1494
Лухтанов В.А. Хромосомные признаки как ядерные генетические маркеры в исследованиях по систематике животных..... 1495
Мазманян М.А., Карагян Г.А., Степанян И.Э., Нестерова О.Л. Кариологический анализ некоторых партеногенетических популяций Bromius obscurus (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae) 1496
Маркиянова М.Ф. Эколого-физиологические различия между видами-двойниками Chironomus balatonicus Dévai et al., 1983 и Chironomus plumosus (Linnaeus), 1758 (Diptera: Chironomidae) 1497
Michailova P., Ilkova J., Szarek-Gwiazda E., Kownacki A., Ciszewski D. Воздействие длительного загрязнения тяжелыми металлами на изменение генома хирономид в водоемах южной Польши..... 1498
Натяганова А.В. Кариотипическая изученность гидробионтов озера Байкал..... 1499
Оглезнева А.А., Дурнова Н.А. Популяционно-кариологический анализ фитофильного Endochironomus tendens F. (Diptera, Chironomidae) из водоемов Саратовской и Волгоградской областей..... 1500
Паженкова Е.А., Лухтанов В.А., Захаров Е.В. ДНК-баркодинг бабочек группы Melitaea didyma (Lepidoptera, Nymphalidae)..... 1501
Полуконова Н.В., Дёмин А.Г., Мюге Н.С. Диапазон изменчивости гена мтДНК COI у Chironominae и Orthocladiinae (Chironomidae, Diptera) как таксономический критерий рода, трибы и подсемейства 1502
Полуконова Н.В. Хромосомная, молекулярно-генетическая и морфологическая дивергенция в эволюции близкородственных видов родов Chironomus и Camptochironomus (Chironomidae, Diptera)..... 1503
Полуконова Н.В., Кармоков М.Х. Ревизия хромосомных последовательностей у видов Chironomus группы plumosus (Ch. plumosus, Ch. balatonicus, Ch. usenicus) 1504
Сигарева Л.Е., Дурнова Н.А., Оглезнева А.А. Влияние на дисковую структуру политенных хромосом хирономид предобработок, применяемых для получения G- и C-окраски метафазных хромосом..... 1505

Столь Э.Э., Калинина Е.А., Винокурова Н.В. Структурно-функциональная вариативность политенных хромосом двух видов хирономид из водоёмов Калининградской области 1506
Страдомский Б.В., Тихонов В.В., Фомина Е.С. Polyommatus cyaneus (Lepidoptera, Lycaenidae) и его кавказские подвиды..... 1507
Филинкова Т.Н. Геномный полиморфизм видов Chironomus (Diptera: Chironomidae) Урала и Южного Зауралья..... 1508
Шаповал Н.А., Лухтанов В.А. Рибосомная ДНК в кариосистематике и молекулярной филогенетике бабочек-голубянок рода Polyommatus (Lepidoptera, Lycaenidae)..... 1509
Гохман В.Е. Исследование хромосом паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera): подходы, методы, результаты..... 1510
Полуконова Н.В. Цитогенетические и молекулярно-генетические методы в реализации комплексного подхода к решению проблем систематики и эволюции комаров-звонцов подсемейства Chironominae 1515
Грозева С., Стоянова Д., Кузнецова В.Г., Симов Н. Ахиазматический мейоз у самцов: распространение и роль для понимания родственных отношений в надсемействе Corixoidea (Hemiptera, Heteroptera) 1525
Вершинина А.О., Кузнецова В.Г. Распространение партеногенеза у представителей класса скрыточелюстные и у насекомых с неполным превращением (Hexapoda: Entognatha, Insecta) 1526
Maryańska-Nadachowska A., Anokhin B.A., Gnezdilov V.M., Kuznetsova V.G. Cytogenetic homogeneity of the family Issidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) revealed by conventional chromosome staining techniques and fish with telomeric (TTAGG)n and 18S RDNA probes..... 1527
Стоянова Д., Грозева С., Анохин Б.А., Кузнецова В.Г. Первые данные о картировании хромосом модельных видов клопов из базальных инфраотрядов Nepomorpha, Leptopodomorpha и Gerromorpha (Heteroptera) 1528
Хабиев Г.Н., Кузнецова В.Г., Анохин Б.А., Кривохатский В.А. Цитогенетические особенности муравьиных львов и аскалафов (Neuroptera: Myrmeleontidae and Ascalaphidae) 1529

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9307 Тезис

Анненкова Н.В.

Использование транскриптомов для изучения эволюции динофлагеллят

ФГБУН Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Россия

Annenkova N.V.

Transcriptomes in the evolutionary study of dinoflagellates

Благодаря удешевлению массового параллельного секвенирования ДНК оно всё чаще используется для анализа немодельных организмов. Многообещающим направлением является анализ транскриптома, то есть совокупности транскриптов, синтезирующихся с активных в данный момент генов организма. Транскриптом заведомо меньше генома, кроме этого его сборка возможна и в отсутствие расшифрованного генома (de novo).

Объект наших исследований — динофлагелляты (водные простейшие). Нами описана группа панцирных динофлагеллят, возникшая в ходе недавней радиации. Её представители имеют разную степень толлерантности к солености воды, обитают в Северном Ледовитом и Антарктическом океанах, Антарктических озерах, Балтийском море и в озере Байкал. Две линии из этой группы успешно культивированы при 0, 3 и 30‰ солености, а одна – при 0 и 3‰. Расшифрованные транскриптомы этих восьми культур использовались для решения двух различных, хотя и взаимосвязанных вопросов. Во-первых, проведен филогеномный анализ на основе 792 белков, принадлежащих 11 различным динофлагеллятам. Благодаря этому удалось определить эволюционные связи между интересующими нас линиями: пресноводная*Peridinium aciculiferum* Lemmermann чётко отделена от двух своих близких родственников из солоноватых вод, хотя последние обитают в разных полушариях. Во-вторых, сравнительный анализ экспрессии генов показывает различия в реагировании данных линий на изменение солености среды. Нашей второй системой являются два вида беспанцирных близкородственных динофлагеллят из Балтийского моря и озера Байкал. Эти виды также имеют разную адаптацию к солёности, и их изучение и сравнение с вышеописанной группой поможет глубже разобраться в процессах видообразования простейших.

В целом, транскриптомика — активно развивающееся направление, которое предоставляет большой объем данных для аккуратного изучения.

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ # 16-04-01704

Ключевые слова: транскриптом, эволюция, адаптация, простейшие, динофлагелляты

Keywords: transcriptome, evolution, adaptation, Protozoa, Dinoflagellata

ID: 2016-09-4353-T-9309 Тезис

Алешкина Д.Д., Галкина С.А., Михайлова Н.А.

Локализация районов ядрышкового организатора и теломерных повторов методом FISH в кариотипе морского литорального моллюска Littorina saxatilis

ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

Aleshkina D., Galkina S., Mikhailova N.

FISH mapping of nucleolus organizer region (nor) and telomeric repeats in the periwinkle Littorina saxatilis (Gastropoda, Caenogastropoda)

Литториниды группы“saxatilis” представлены тремя криптическими видами, два из которых – *L. saxatilis* Olivi, 1972 и *L.arcana* Hannaford-Ellis, 1978 – виды-двойники. Криптические виды обладают сходной морфологией, однако характеризуются существенными генетическими различиями. Репродуктивная изоляция видов-двойников может быть обусловлена хромосомными перестройкам. Актуальность исследования заключается в изучении кариотипической изменчивости криптических видов группы “*saxatilis*”, как одного из механизмов симпатрического видообразования.

Цель работы: поиск видоспецифичных цитогенетических маркеров и исследование внутривидового полиморфизма кариотипа *L. saxatilis*.

В **задачи исследования** входило картирование теломерных повторов и районов ядрышкового организатора (18SрДНК) (ЯОР) с помощью метода флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) у моллюсков из трех географически удаленных друг от друга популяций с побережий Шотландии (г. Данбег), России (пос. Дальние Зеленцы) и Франции (г. Роскофф).

Результаты. Метафазные хромосомы, полученные из особей побережья Шотландии и России, не различались по числу хромосом (2n=34), в то время как у особей с побережья Франции наблюдались кариотипы 2n=35. Дополнительная акроцентрическая хромосома предположительно является В-хромосомой. FISH с зондами к 18SрДНК позволил выявить от 13 до 15 пар хромосом, содержащих ЯОР.Результаты FISH с зондом к теломерному повтору (TTAGGG)n показали, что теломерный повтор локализуется как на концевых участках,так и в интерстициальных районахxромосом у особей из всех трех популяций.

Заключение. Результаты работы свидетельствуют о наличии внутривидового полиморфизма *L. saxatilis,* что, возможно, связано с разной степенью изоляции географических популяций в ходе последнего оледенения.

Работа выполнена с использованием приборной базы кафедры зоологии беспозвоночных и РЦ "Хромас" СПбГУ, при поддержке гранта РФФИ 15-04-08210.

Ключевые слова: литториниды, группы saxatilis, Littorina saxatilis, L. arcana, FISH

Keywords: littoriidae, group saxatilis, Littorina saxatilis, L. arcana, FISH

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9311 Тезис

Аникин В.В.[1], Демин А.Г.[2]

Тождество результатов установления времени дивергенции семейства Coleophoridae (Insecta, Lepidoptera) на основе молекулярных часов с палеонтологическими данными сестринских групп

[1]ФГБОУ ВО СГУ им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия
[2]ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

Anikin V.V., Demin A.G.

The identity results of divergence time in the family Coleophoridae (Insecta, Lepidoptera) based on molecular data with paleontological records of sister groups

Чешуекрылые являются одной из самых разнообразных групп насекомых-фитофагов. Несмотря на их значение в наземных экосистемах, история эволюции данного отряда остается малоизученной. Однако, использование гипотезы молекулярных часов в совокупности с методами молекулярно-генетического реконструирования филогенетических деревьев делает возможным объединение данных молекулярной генетики, классической таксономии и палеонтологии, что позволяет не только анализировать картину эволюционного разделения таксона, но и оценивать вероятные экологические факторы, спровоцировавшие и сопровождавшие подобное разделение.

Авторами были проведены исследования (Аникин и др., 2016) по реконструкции времени дивергенции основных таксонов семейства Coleophoridae (Lepidoptera) на основе анализа изменчивости гена COI мтДНК с использованием двух точек калибровки хронограммы. Полученные данные позволили оценить временные интервалы формирования большинства таксонов подсемейства Coleophorinae на рубеже олигоцена и миоцена и показать историческое предшествование пустынных видов неморальным. Изучение окаменелостей, их переопределение и сопоставление с методами калибровки используемые в молекулярных исследования позволили дать оценку полученных результатов на основе работ американских энтомологов из Смитсоновского института во главе с Конрадом Лабандейрой (Labandeira, 2015; Sohn et al., 2015). Ими было установлено, что отпечатки представителей молеобразных из Восточно-евразийских месторождений (из северной части Мьянмы и др.) соотносимы с датой в 102 млн.л.н. Это открытие позволяет говорить о ранней эволюции чешуекрылых и свидетельствует о ее структурном многообразии. Сравнение полученных авторами молекулярных данных с данными американских энтомологов свидетельствует о «совпадение» времени расхождения основных филогенетических узлов молевидных семейств с палеонтологическими данными.

Ключевые слова: систематика, филогения, молекулярные часы, моли-чехлоноски, Coleophoridae, COI

Keywords: systematics, phylogeny, molecular clock, casebearer moths, Coleophoridae, COI

ID: 2016-09-4353-T-9313 Тезис

Анохин Б.А., Кузнецова В.Г.

Локализация рибосомальных генов и теломерных последовательностей в хромосомах представителей разных групп беспозвоночных животных

ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Anokhin B.A., Kuznetsova V.G.

Chromosome mapping of ribosomal genes and telomeric repeats in some invertebrate animals

С применением метода флуорисцентной *in situ* гибридизации (FISH) изучена молекулярная организация теломерных районов и локализованы рибосомальные гены на хромосомах нескольких видов цикадовых (Homoptera), клопов (Heteroptera), сеноедов (Psocoptera), перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) и бабочек (Lepidoptera), а также модельного вида *Hydra magnipapillata* Ito, 1947 (Cnidaria, Hydrozoa).

Подтверждено, что у большинства изученных насекомых - сеноедов, бабочек, цикадовых - теломеры состоят из повторяющейся последовательности TTAGG. Однако в некоторых группах этот распространённый мотив был утерян. Так мотив (TTAGG)n не был выявлен ни у одного из изученных нами видов паразитических перепончатокрылых. В тоже время известно, что эта последовательность характерна для теломер большинства других Hymenoptera. Впервые показано также, что представители семейства Tingidae (Heteroptera) наравне со многими другими клопами утратили теломерный повтор TTAGG. Напротив, этот повтор был выявлен нами в инфраотряде клопов Nepomorpha, который принимается в качестве базального для Heteroptera в целом, и, по полученным нами данным, демонстрирует плезиоморфную молекулярную структуру теломер.

Помимо насекомых, наши объектами нашего исследования стали пресноводные полипы рода *Hydra,* которые характеризуются распространенной среди животных теломерной последовательностью (TTAGGG)n.

Методом FISH с 18S-рибосомальной пробой было показано, что у большинства изученных нами видов насекомых, относящихся к разным отрядам, крупный рибосомальный кластер имеет тенденцию локализоваться в одной паре аутосом и реже выявляется в половых хромосомах. При этом близкие виды, в том числе виды одного рода, могут отличаться по количеству и локализации рДНК-локусов. Например, у разных видов перепончатокрылых было выявлено от 1 до 3 рибосомальных сигналов в гаплоидном наборе.

Наши исследования подтвердили, что у насекомых с голокинетическими хромосомами существует тенденция к локализации сайтов рибосомных генов ближе к концу хромосомы, тогда как у изученных нами видов насекомых с моноцентрическими хромосомами (перепончатокрылые), гены 18S рРНК локализованы преимущественно интерстициально.

Ключевые слова: FISH, теломерный повтор, рибосомальные гены, хромосомы

Keywords: FISH, telomeric repeats, ribosomal genes, chromosomes

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9315 Тезис

Барабанова Л.В., Михайлова Е.И.

Изучение кариотипа байкальского рачка-вселенца Gmelinoides fasciatus

ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра генетики и биотехнологии, г. Санкт-Петербург, Россия

Barabanova L.V., Mikhailova E.I.

Karyotype analysis of Baikal invader-amphipoda Gmelinoides fasciatus

Байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) относится к группе видов, которые претерпели интродукцию благодаря антропогенному вмешательству. В настоящее время этот рачок из озера Байкал широко распространился в водоемах Северо-Запада России. Отмеченная успешная адаптация амфиподы *Gmelinoides fasciatus* к новым условиям существования, которая произошла в сравнительно короткий промежуток времени, предполагает существование конкретных биологических механизмов. Среди них большое значение может иметь механизм эволюционной адаптации, в основе которого лежат изменения, происходящие на генетическом уровне и, таким образом, наследующиеся в ряду последовательных поколений. В свою очередь, имеющие место изменения генетического материала могут затрагивать как значительную перестройку кариотипа в целом, так и отдельные структурные нарушения хромосом. Чтобы ответить на вопрос о возможном участии генетического материала в биологической адаптации вида *G. fasciatus* необходимо иметь полную кариологическую характеристику представителей автохтонной и инвазионной популяций изучаемого рачка-вселенца. Поставленная задача также представляет большой интерес в силу широкого распространения данной амфиподы и ряду особенностей ее жизненного цикла, которые делают данный объект удобным биоиндикатором состояния окружающей среды. Предварительная оценка стабильности генетического материала у рачков, обитающих в местах без видимой антропогенной нагрузки в аборигенной и инвазионной популяциях, продемонстрировала отсутствие достоверных различий по частоте хромосомных аберраций (Barabanova, Dukelskaya, Daev, 2015). В свете решения поставленных перед исследователями задач будут представлены результаты использования современных молекулярно-цитогенетических методов для изучения кариотипа *G. fasciatus*.

Ключевые слова: вселенцы, амфипода Gmelinoides fasciatus, кариотип, молекулярно-цитогенетические методы

Keywords: invasive, Amphipoda, Gmelinoides fasciatus, karyotype, molecular cytogenetic techniques

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9317 Тезис

Бахтадзе Н.Г., Чакветадзе Н.Л., Бахтадзе Г.И., Мумладзе Л.Д., Цхадая Э.А.

Хромосомные числа наземных моллюсков (Mollusca, Gastropoda) Грузии

Государственный университет Илии, Институт зоологии, г. Тбилиси, Грузия

Bakhtadze N.G., Chakvetadze N.L., Bakhtadze G.I., Mumladze L.J., Tskhadaia E.A.

Chromosome numbers of terrestrial mollusks (Mollusca, Gastropoda) of Georgia

Наземная малакофауна (Mollusca, Gastropoda) Грузии насчитывает с выше 250 видов. 25 % видов относятся к эндемикам Грузии, а до 65 % - эндемы Кавказа. В фауне Грузии наземные моллюски сравнительно полно изучены в таксономическом и фаунистическом плане. С кариологической точки зрения группа в Грузии не изучалась. Первые данные о хромосомных числах наземных моллюсков Грузии представлены в наших публикациях (Bakhtadze et al., 2014, 2015).

К настоящему времени хромосомные числа установлены у представителей 6 родов малакофауны Грузии (семейства: Helicidae Rafinesque, 1815, Hygromiidae Tryon, 1866 и Limacidae Lamarck, 1801). Среди них, в основном эндемики Кавказа. Разные базальные числа хромосом регистрировано нами в родах семейства Helicidae: n=26 (*Caucasotachea* C. Boettger, 1909) и n=27 (*Helix* Linnaeus, 1758). Разные базальные числа выявлены также в родах Hygromiidae: n=23 (*Circassina* P. Hesse, 1921 и *Fruticocampylaea* Kobelt, 1871. Для последнего данные получены впервые) и n=26 (*Xeropicta* Monterosato, 1892). Соматическое хромосомное число 2n=60–62 отмечено в роде *Gigantomilax* O. Boettger, 1883 из семейства Limacidae.

Регистрированные нами хромосомные числа n=23, n=26, n=27 и 2n=60–62, находятся в диапазонах варьирования хромосомных чисел, характерных для семейств Helicidae (n=22–31), Hygromiidae (n=21–30) и Limacidae (n=20–25 и n=30–35) (Barker, 1999, 2001; Thiriot-Quiévreux, 2003). Поскольку данные хромосомные числа выявлены в представителях эндемичной малакофауны Кавказа, то являются характерными хромосомными числами наземных моллюсков Кавказа в целом.

Ключевые слова: Грузия, моллюски, наземная малакофауна, эндемы, хромосомные числа

Keywords: Georgia, molluscs, terrestrial malacofauna, endemics, chromosome numbers

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9319 Тезис

Белянина С.И.

Полиплоидия в популяциях хирономид (Chironomidae, Diptera) из водоемов на территориях, затронутых чернобыльским выбросом

ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия

Belyanina S.I.

Polyploidy in the populations of chironomids (Chironomidae, Diptera) in the territories of reservoir affected by the Chernobyl emissions

Гидробионты способны накапливать трансурановые элементы,их содержаниев организмах выше, чем в воде (Зубарева, 2012). У насекомых радиочувствительны эмбрионы и личинки. Нарушение процесса клеточного деления (и как результат – полиплоидия (П.) у них – самая распространенная причина поражения радиацией (Криволуцкий, 1986). До 1986 г. П. у хирономид была очень редка, отмечена у*Chironomusplumosus* (2n=8) в окрест. Саратова, Харькова (Белянина, 1983) и в Новгородскойобл. (Ильинская, Дёмин, 1985). Нами с 2009 по 2015 гг. анализировались кариофонды хирономид Брянской обл. и Белоруссии. П. устанавливалась: по картине частичного асинапсиса ряда участков гомологов хромосом I, II, III по длине, расщеплению их теломерных районов и по числу гомологов хромосомы IV.

У *Ch.plumosus* из р. Ипуть у г. Новозыбкова Брянской обл. и водоёма у Гомеля обнаружены триплоиды. В р. Ипуть из 160 особей 15% были с 3n, у 1,8% из которых наблюдали соматический мозаицизм по степени политении, что, вероятно, связано с нарушением репликации хромосомного материала. У *Ch.plumosus* из р. Ипуть отмечено два случая тетраплоидии (4n); у Гомеля из 80 личинок одна была с 3n. Триплоидия зарегистрирована впервые у: *Ch.annularius* из р. Ипуть у Новозыбкова (из 20 личинок одна с 3n) и из п. у села Святское (из 38 - одна с 3n); *Ch.curabilis* из р. Ипуть (из 20одна - с 3n); *Ch.muratensis* из оз.Стратива Стародубского р-на Брянской обл. (из 5 - однас 3n), у *Glyptotendipesglaucus* (2n=8) из водоема у с. Несвоевка Новозыбковского р-на (из 40 три - с 3n) и из этого же водоема у *Endochironomusalbipennis*(2n=6) (из 10одна - с 3n).

По Инге-Вечтомову (2011) в основе нерасхождения хромосом и полиплоидизации лежат повреждения не в ДНК хромосом, а в белках веретена деления. Это события модификационного типа, хотя они и ведут к изменениям генетического материала, традиционно относимым к геномным мутациям. Полиплоидные клетки обладают усиленной системой защиты от неблагоприятных воздействий (Бродский, Урываева, 1985; Анацкая, Виноградова, 2010). По-видимому, П. у хирономид из водоемов на территориях, затронутых чернобыльским следом, – следствие этого загрязнения и, возможно, один из механизмов адаптации популяций хирономид в сложившихся условиях среды.

Ключевые слова: Chironomus plumosus, Ch. annularius, Ch. muratensis, Ch. curabilis, Glyptotendipes glaucus, Endochironomus albipennis, полиплоидия, геномный полиморфизм, радиация

Keywords: Chironomus plumosus, Ch. annularius, Ch. muratensis, Ch. curabilis, Glyptotendipes glaucus, Endochironomus albipennis, polyploidy, genomic polymorphism, radiation

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9321 Тезис

Большаков В.В.

Особенности цитогенетической структуры популяции Chironomus plumosus из Рыбинского водохранилища

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославская обл., Россия

Bolshakov V.V.

Some features of cytogenetic structure of Chironomus plumosus from Rybinsk reservoir

Особи с разным порядком генов по-разному приспосабливаются к условиям существования (Дубинин, 1966). Объектом для исследования влияния микроусловий среды обитания на цитогенетическую структуру популяции послужили личинки *Chironomus plumosus* L. (1758) из Рыбинского водохранилища. Водохранилища обладают большой изменчивостью морфометрических, гидрологических, гидрохимических характеристик во времени. В разных областях водохранилища формируются разнообразные биотопы, особенно в зонах смешения речных вод с водной массой водохранилища. Точки сбора относились к разным речным системам. В результате анализа в 2013–2015 гг. обнаружено 15 последовательностей, формирующих 64 геномные комбинации. В плече A: *pluA1,pluA2,pluA3,pluA4* (Кикнадзе, Керкис, 1986; Шобанов, 1994). В плече B: *pluB1* и *pluB2.* В плече C: *pluC1* и *pluC2.* В плече D: *pluD1* и *pluD2*. В плече E: *pluE1* и *pluE2*. В плече F: *pluF1 и pluF2*. Выделены геномные комбинации, формирующие единую популяцию “Рыбинское водохранилище”, найдены последовательности, характерные для обобщённой популяции и для каждой из точек. Хотя бы одна гетерозигота встречена у 86% особей; количество гетерозигот на особь варьирует от 1.4 до 2.2. Обнаружены гибриды *C. muratensis* x *C. plumosus* (1 особь) и *C. entis* x *C. plumosus* (2 особи). Во всех случаях обнаружены последовательности *pluB2* и *pluC2*, можно предположить, их адаптивную значимость. Благодаря высокому разнообразию микроусловий среды обитания формируются популяции хирономид с уникальным набором геномных комбинаций, которые способны их осваивать. Складывается ситуация, когда во всех районах водоёма обнаруживается один высокополиморфный вид; обладающий высокой изменчивостью на цитогенетическом и на биохимическом уровнях организации (Большаков, Андреева, 2012; и др.).

Исследование выполнено при поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-34-00124 мол_а.

Ключевые слова: адаптации, популяция, хромосомы, Chironomus plumosus

Keywords: adaptation, population, chromosome, Chironomus plumosus

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9324 Тезис

Вишневская М.С.[1], Лухтанов В.А.[1,2], Сайфитдинова А.Ф.[1]

Молекулярная филогенетика и кариосистематика бабочек комплекса Polyommatus ripartii (Lepidoptera, Lycaenidae) Балканского полуострова

[1]ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
[2]ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Vishnevskaya M.S., Lukhtanov V.A., Saifitdinova A.F.

Molecular phylogenetics and karyosystematics of Polyommatus ripartii complex (Lepidoptera, Lycaenidae) from Balkan peninsula

Комплекс *Polyommatusripartii* представляет особый интерес в силу наличия большого числа криптических видов. Его активное изучение началось с работ французского исследователя де Лесса, показавшего невероятное разнообразие хромосомных чисел в группе. В настоящее время установлено, что у разных видов группы гаплоидные хромосомные числа варьируют от n=19 до n=125.

Однако, хромосомные числа не всегда являются хорошим диагностическим признаком. Для более точной делимитации видов также используют методы молекулярной филогенетики.

В нашем исследовании мы попытались установить филогенетические взаимоотношения между таксонами группы P.*ripartii* с территории Балканского полуострова. С помощью анализа кариотипов и молекулярных маркеров COI и ITS2 мы исследовали шесть таксонов, известных с этой территории: *ripartii*, *admetus*, *nephohiptamenos*, *aroaniensis*, *orphicus* и *eleniae*. Полученные данные позволили сделать следующие предварительные выводы для видов, собранных на Балканском полуострове: вид *ripartii* представлен самостоятельным подвидом *pelopi*; таксон *admetus*, образует отдельный кластер от особей из Передней Азии; таксон *nephohiptamenos* имеет точечный ареал обитания в Северной Греции; таксоны *eleniae* и *orphicus* представляют самостоятельные виды; таксон *aroaniensis* является самостоятельным видом с ареалом обитания в Южной Греции.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 14-14-00541.

Ключевые слова: Polyommatus ripartii complex, Agrodiaetus, криптические виды, кариотип, COI

Keywords: Polyommatus ripartii complex, Agrodiaetus, cryptic species, karyotype, COI

ID: 2016-09-4353-T-9326 Тезис

Голуб Н.В.[1], Голуб В.Б.[2], Анохин Б.А.[1], Кузнецова В.Г.[1]

Локализация 18S рДНК в кариотипах клопов-кружевниц (Tingidae, Heteroptera)

[1]ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия
[2]ФГБОУ ВО Воронежский государственный университет, г. Воронеж, Россия

Golub N.V., Golub V.B., Anokhin B.A., Kuznetsova V.G.

Localization of 18S rDNA in the karyotypes of lace bugs (Tingidae, Heteroptera)

Семейство растительноядных клопов Tingidae (кружевницы) включает около 2200 видов из 280 родов. Данные о кариотипах имеются для 31 вида (18 родов) (Ueshima, 1979; Grozeva, Nokkala, 2011; Golub et al., 2015).

Семейство характеризуется кариотипическим консерватизмом: все изученные виды имеют 12 аутосом, 27 видов имеют систему XX/XY, 4 вида – систему XX/X(0). Последняя обнаружена у всех трех изученных видов рода *Acalypta* и у единственного изученного вида рода *Kalama*. До недавнего времени кариотипы тингид изучались с использованием стандартных методов, в том числе С-бэндинга (Grozeva, Nokkala, 2011), который выявил различия между видами с одинаковыми кариотипами: виды *Acalypta* отличаются по расположению С-блоков.

Мы впервые применили для изучения тингид метод FISH и показали, что виды рода *Tingis* отличаются по локализации сайтов 18S рДНК: у *T. crispata* они находятся в X и Y хромосомах, а у *T. cardui* – в крупной паре аутосом. У *Agrammafemorale* сайты 18S рДНК выявлены в половой хромосоме, у *Elasmotropistestacea* – в крупной паре аутосом (Golub et al., 2015).

У видов из родов *Stephanitis* (2 вида), *Physatocheila* (1) и *Lasiacantha* (1) сайты 18S рДНК находятся в одной из крупных пар аутосом. Виды *Dictyla* отличаются друг от друга по локализации рибосомальных генов (Golub et al., in press).

Имеющиеся данные демонстрируют перспективность использования признака «локализация 18S рДНК» как маркера для выявления различий между видами тингид с одинаковым кариотипом, разработки вопросов систематики на родовом и видовом уровнях и понимания механизмов эволюции Tingidae.

Работа выполнена в рамках гостемы No 01201351193 и при поддержке РФФИ (гранты №№ 14-04-01051-а, 15-04-02326-а).

Ключевые слова: FISH, рибосомальные гены, Tingidae, Hemiptera

Keywords: FISH, ribosomal genes, Tingidae, Hemiptera

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9328 Тезис

Голыгина В.В.[1,2], Гундерина Л.И.[1], Брошков А.Д.[1,2], Ермолаева О.В.[1,2]

Закономерности хромосомной локализации и дивергенции генов видов рода Chironomus (Diptera, Chironomidae)

[1]ФГБНУ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия
[2]ФГАОУ ВО Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия

Golygina V.V., Gunderina L.I., Broshkov A.D., Ermolaeva O.V.

Chromosomal locations and divergence of genes in the genus Chironomus (Diptera, Chironomidae)

Для изучения закономерностей эволюции геномов видов рода *Chironomus* проведён анализ хромосомной локализации ДНК 14-тигеновядерногогенома. Анализ FISH-гибридизацииДНК-зондов позволил установить места локализации использованных генов на хромосомах изученных видов, составить хромосомные карты маркерных ДНК. Выявлены гены, являющиеся наиболее перспективными для дальнейшего использования в качестве молекулярных маркеров для изучения хромосомной эволюции в роде *Chironomus: rpl11, rpl13, rpl15, gcs, ef1a, hsp70, pgd* и *h3.*

Был проведён анализ нуклеотидных последовательностей генов из ядерного генома у видов рода *Chironomus* и показано, что они различаются по степени изменчивости. Причем нуклеотидная изменчивость всех генов из ядерного генома меньше, чем изменчивость митохондриального гена *col*. В нуклеотидных последовательностях всех изученных генов выявлены видоспецифические участки, позволяющие идентифицировать виды.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 14-04-01126.

Ключевые слова: Chironomus, политенные хромосомы, локализация генов, картирование хромосом, эволюция геномов, дивергенция кариотипов

Keywords: Chironomus, polythene chromosomes, gene localization, chromosomal mapping, evolution of genomes, karyotype divergence

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9330 Тезис

Гохман В.Е.

Хромосомное исследование паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera) как источник данных по систематике и эволюции кариотипа этой группы

Ботанический сад Московского государственного университета, г. Москва, Россия

Gokhman V.E.

Chromosomal study of parasitoid Hymenoptera as a source of data on systematics and karyotype evolution of this group

Паразитические перепончатокрылые, или наездники, – одна из наиболее таксономически сложных и практически важных групп насекомых. Использование хромосомных признаков для целей систематики наездников наиболее эффективно на видовом уровне. В частности, обнаружено, что под названием *Anisopteromaluscalandrae* (Howard) (Pteromalidae) скрывались два всесветно распространенных синантропных вида с разным числом хромосом (n = 5 и 7), причем один из них, *A. quinarius* Gokhman et Baur, оказался новым для науки. Два различных вида с аналогичным распространением, имеющие n = 5 и 6, выявлены в пределах комплекса *Lariophagusdistinguendus* (Förster) s.l. из того же семейства.

Изучение хромосом наездников в сочетании с данными филогенетического анализа позволяет определять общие тенденции эволюции хромосомных наборов. Например, исследование кариотипов рода *Aphelinus*Dalman (Aphelinidae) показало, что гаплоидные наборы видовых комплексов *daucicola* и *mali* включают пять метацентриков, тогда как у большинства представителей группы *varipes* такой набор содержит две метацентрические и две акроцентрические хромосомы.

Использование специфичных флуорохромов и флуоресцентной гибридизации *insitu* (FISH) продемонстрировало, что единственным классом хромосомных сегментов, обогащенных ГЦ-парами, у паразитических Hymenoptera являются районы ядрышкового организатора (кластеры рибосомной ДНК). Кроме того, методом FISH показано, что теломерные повторы (TTAGG)n, ранее обнаруженные у муравьев и пчел, отсутствуют у наездников.

Ключевые слова: Hymenoptera, паразитические перепончатокрылые, систематика, хромосомы, эволюция кариотипа

Keywords: Hymenoptera, parasitic Hymenoptera, taxonomy, chromosome, karyotype evolution

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9332 Тезис

Дурнова Н.А.[1], Полуконова Н.В.[1], Дёмин А.Г.[2], Мюге Н.С.[3]

Время возникновения способности к обрастанию и минированию погруженных субстратов у хирономид (Diptera): анализ генов мтДНК - COI, COII

[1]ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия
[2]ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
[3]ФГБУН Институт биологии развития им. Н.И. Кольцова РАН, г. Москва, Россия

Durnova N., Polukonova N., Djomin A., Mugue N.

Time of ability to fouling and mining shipped substrates have chironomids (Diptera): analysis of mtDNA genes - COI, COII

Анализ генов мтДНК: цитохромоксидазы I (*COI*) -с 100 по 634 п.н. (всего 535 п.н.) и цитохромоксидазы II (*COII*) – с 22 по 583 п.н. (всего 561 п.н.), позволил установить, что возникновение фитофилии у личинок хирономид (Diptera) происходило в разных таксономических группах и в разное время.

В подсемействе ортокладиин обрастателями погруженных субстратов являются представители *Orthocladius*. Среди представителей *Cricotopus* есть как «обрастатели» (*C. trifascia* и др.), так и фитофильные виды (*C. sylvestris* и *C. glacialis*). Время дивергенции *Orthocladius* и *Cricotopus* – около 33-31 млн. л.н. Возникновение хирономид-обрастателей камней и других погруженных субстратов в эволюционной ветви ортокладиин дало начало переходу личинок на водную растительность и массовому образованию видов-обрастателей высшей водной растительности, процветающих в настоящее время.

Stenochironomusgibbus, минирующий древесину, относится к представителям наиболее древних хирономид, он обособился вместе с предковой формой двух подсемейств Chironominae и Orthocladiinae около 130-109 млн.л.н.

Возникновение фитофилии у хирономид трибы Chironomini: *P. Sordens* около 65-42 млн.л.н., *Glyptotendipes*, *Kiefferulus* и *Dicrotendipes* не ранее 24-21 млн.л.н., *Endochironomus albipenis* не ранее 11 млн. л.н.; у ортокладиин (*Cricotopus*) – 33 млн. л.н.

Время дивергенции родов с фитофильными видам и видами-обрастателями, как у хирономин (*Dicrotendipes*, *Glyptotendipes*, *Kiefferulus*), так и у ортокладиин (*Orthocladius* и *Cricotopus*) составляет около 28-21 млн.л.н. и совпадает с началом формирования озер эвтрофного типа – 23 млн.л.н.

Ключевые слова: молекулярная филогения, митохондриальная ДНК, COI, COII, фитофильные хирономиды, подсемейства Ortocladiinae и Chironominae эволюция, молекулярные часы

Keywords: molecular phylogeny, mitochondrial DNA, COI, COII, phytophilous chironomids, subfamilies Ortocladiinae and Chironominae, evolution, molecular clock

ID: 2016-09-4353-T-9334 Тезис

Жиров С.В.[1], Петрова Н.А.[1], Крашенинников А.Б.[2]

Chironomus albimaculatus и Chironomus tuvanicus (Diptera, Chironomidae) с архипелага Новая Земля

[1]ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия
[2]ФГБОУ ВО Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия

Zhirov S.V., Petrova N.A., Krasheninnikov A.B.

Chironomus albimaculatus and Chironomus tuvanicus (Diptera, Chironomidae) from the Novaja Zemlja islands

Для Арктики России характерны отдельные находки рода *Chironomus* – *C. saxatilis* (Шобанов, Петрова, 1999), *C. trabicola* и *C. albimaculatus* (Shobanov et al, 2002), *C. sp. Le1* (Petrova, Zhirov, 2008). В 2015 г. на архипелаге Новая Земля А.Б. Крашенинниковым выполнены сборы личинок хирономид из водоемов о. Южный. Изучены политенные хромосомы (ПХ) из слюнных желез по ацетоорсеиновой методике.

Экспедиция на Новую Землю поддержана Научно-экспедиционным центром Ассоциации “Морское наследие” и российско-норвежским проектом SEATRACK. Выражаем признательность М.В. Гаврило за организацию экспедиции.

Chironomus albimaculatus Shobanov, Wülker, Kiknadze 2002. Тип личинки salinarius. 2n=8. AB, CD, EF и G (thummi). AB<CD>EF<G. Хромосомы AB и CD – метацентрические, EF – субметацентрическая, G – телоцентрическая. Все хромосомы облигатно объединены в хромоцентр. Его основу составляют плотные блоки. Ядрышки (N) – в плечах A и D. В плече G – 3 кольца Бальбиани (BR). Последовательность дисков идентична первоописанию, однако центромеры всегда объединены, в отличие от популяции из дельты р. Лены. Вид мономорфен.

Chironomus f. l. tuvanicus Kiknadze, Siirin, Wülker, 1993 (предварительные данные).

Тип *salinarius*. 2n=6. AB, CD, GEF (modified-thummi). Центромеры рыхлые, гетерохроматизированные. Все хромосомы субметацентрические. Ядрышки в плечах A и D. В плече G локализованы 2 BR. Перестройки обнаружены в плечах A, B, D, E и F. В хромосоме III (GEF) иногда наблюдается гетерозиготность по содержанию прицентромерного гетерохроматина. По структуре кариотипа вид близок к *C. tuvanicus*.

Представители рода *Chironomus* впервые обнаружены на архипелаге Новая Земля. Рекомендуется дальнейшее изучение популяций этих видов в контексте особенностей региона.

Ключевые слова: кариотип, Chironomus albimaculatus, Chironomus tuvanicus, архипелаг Новая Земля

Keywords: karyotype, Chironomus albimaculatus, Chironomus tuvanicus, archipelago of Novaya Zemlya

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9337 Тезис

Karagyan G.H., Kalashian M.Yu.

Data on katyotypes of four Armenian longhorn beetles with a review of karyotype variation within the family (Coleoptera, Cerambycidae)

Scientific Center of Zoology and Hydroecology, NAS RA, Yerevan, Armenia

Карагян Г.А., Калашян М.Ю.

Данные о кариотипах четырех видов жуков-усачей из Армении с обзором кариотипов в семействе (Coleoptera, Cerambycidae)

New data on meiotic male karyotypes of four species of longhorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae) of Armenian fauna are given in the present report. For *Anoplistes aghababiani* Danilevsky with 2n♂=28 (26+Xyp), *Oberea erythrocephala* Schrank with 2n♂=20 (18+Xyp) and *Agapanthia kirbyi* (Gyllenhal) – 2n♂=20 (18+Xyp) AgNOR-banding and C-banding staining techniques were applied. The karyotype of *Dorcadion seminudum* Kraatz with 2n♂= 24 (22+Xyp) was studied after Giemsa staining.

Overall, karyological data within the family Cerambycidae are known for 201 species and subspecies belonging to 115 genera, 8 subfamilies (Smith, Virkki, 1978; Okutaner et al., 2011, 2012; Tokhatyan, Karagyan, 2013; etc.).

The lowest chromosome number, 2n=10, was indicated for *Plocaederus obesus* Gahan from the subfamily Cerambycinae (Nath et al., 1951). The highest numbers (2n=53-54) were discovered in *Vesperus xatarti* Mulsant (Vesperinae) (Dutrillaux et al., 2007). Besides, in the family a considerable variety of diploid chromosome numbers (2n) was recorded, as follows: 12, 14, 18, 19, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34 and 36. The widespread number 2n=20 was found in 101 species, 58 genera, 6 subfamilies.

Male sex chromosome systems (such as: X0, Xy, XY, Xypand multiple sex chromosomes) were recorded for 161 cerambycid species. The Xyp “parachute” type is the most common (modal) and reported so far in 135 species, 84 genera, 6 subfamilies.

It is not possible at present to infer the ancestral karyotype constitution for the family Cerambycidae, nevertheless the chromosome formula 2n=20 (18+Xyp) reliably known in 75 cerambycid species from 4 subfamilies.

Keywords: Coleoptera, Cerambycidae, karyotypes

ID: 2016-09-4353-T-9338 Тезис

Кармоков М.Х.[1], Полуконова Н.В.[2]

Кариотип и хромосомный полиморфизм комара-звонца Chironomus Polonicus Michailova, Kownacki & Langton, 2013 (Diptera, Chironomidae) Северного Кавказа

[1]ФГБУН Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, г. Нальчик, Россия
[2]ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия

Karmokov M.Kh., Polukonova N.V.

Karyotype and chromosomal polymorphism of non-biting midge Chironomus Polonicus Michailova, Kownacki & Langton, 2013 (Diptera, Chironomidae) from the Northern Caucasus

Chironomuspolonicus Michailova, Kownacki & Langton, 2013 (Chironomidae, Diptera) впервые описан из Южной Польши в 2013 году. При описании кариотипа картированы три хромосомных плеча из семи: A, E и F.

Ch. polonicus является новым для фауны России в целом и для фауны Северного Кавказа, в частности. Нами (Кармоков, Полуконова 2012; Кармоков, 2013) данный вид обозначался как *Ch. kabardensissp. n.* На Северном Кавказе вид отмечен в четырех местообитаниях: на Северном макросклоне Центрального Кавказа, в пределах Кабардино-Балкарской Республики (КБР), и - Восточном Кавказе, в пределах Республики Дагестан, в заказнике «Самурский» Государственного природного заповедника«Дагестанский». Массово отмечен только в горячих источниках в окрестностях с. Аушигер, КБР.

Морфологические признаки полностью соответствуют первоописанию Михайловой и др., 2013. Вид интересен тем, что по строению личинки и структуре кариотипа близок видам цитокомплекса pseudothuimmi, а по строению верхних придатков имаго – видам thummi-комплекса.

Кариотип кавказских популяций *Ch. polonicus* мономорфный Для более полного описания структуры кариотипа *Ch. polonicus* нами проведено картирование также хромосомных плеч C и D по системе Деваи с соавторами (Devai et al., 1989).

Ключевые слова: Chironomus polonicus, кариотип, кавказские популяции

Keywords: Chironomus polonicus, karyotype, Caucasian population

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9340 Тезис

Кириченко Н.И.[1,2], Акулов Е.Н.[3], Пономаренко М.Г.[4,5], Триберти П.[6], Лопез-Ваамонде К.[7]

Изучение таксономического разнообразия минирующих молей Gracillariidae на древесной растительности в Сибири с применением молекулярно-генетической диагностики

[1]ФГБУН Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия
[2]ФГАОУ ВО Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия
[3]ФГБУ Всероссийский центр карантина растений, Красноярский филиал, г. Красноярск, Россия
[4]ФГБУН Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия
[5]ФГАОУ ВО Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, Россия
[6]Музей естествознания, г. Верона, Италия;
[7]Французский национальный институт сельскохозяйственных исследований ИНРА (INRA), г. Орлеан, Франция

Kirichenko N.I., Akulov E.N., Ponomarenko M.G., Triberti P., Lopez-Vaamonde C.

Study taxonomic diversity leaf-miner moths Gracillariidae on forest cover in Siberia with using molecular genetic diagnostics

Моли-пестрянки Gracillariidae – обширная и экономически важная группа минирующих насекомых в Палеарктике. Нами ведется работа по ДНК-баркодинг у насекомых этой группы, населяющих древесные растения в Сибири. На сегодняшний день проведены молекулярно-генетические и морфологические исследования 112 образцов насекомых и диагностировано 25 видов Gracillariidae. Каждый четвертый вид оказался новым для Сибири. Для 20 видов минеров, ранее известных в Сибири, отмечены новые регионы обитания в Тюменской, Омской, Новосибирской, Кемеровской, Иркутской областях, Алтайском, Красноярском, Забайкальском краях и Республике Бурятия. Два вида – новые для науки. Это представители рода *Phyllonorycter* на карагане *Caragana* spp. и *Phyllocnistis* на дерене *Cornus* spp., обнаруженные в Красноярском крае.

Работа выполнена при поддержке грантов LeStudium (Франция) и РФФИ (№ гранта 15-29-02645 офи_м).

Ключевые слова: Gracillariidae, Сибирь, ДНК-баркодинг

Keywords: Gracillariidae, Siberia, DNA-barcoding

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9342 Тезис

Климова Ю.В., Оглезнева А.А.

Новые данные по хромосомному полиморфизму Glyptotendipes glaucus mg. (Diptera, Chironomidae) из водоемов Саратовской области

ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия

Klimova Y.V., Oglezneva A. A.

New finding by chromosome polymorphism of Glyptotendipes glaucus mg. (Diptera, Chironomidae) from reservoirs in the Saratov regions

На примере *Glyptotendipesglaucus* Mg. изучен хромосомный полиморфизм, который может иметь адаптивный характер, вероятно, определяемый особенностями водоема и заселяемым личинками субстратом. Личинки были собраны из колонии мшанок (выборка №1, 40 экз., пруд около п. Взлетный, 12.09.2015 г.) и отмерших стеблей тростника (выборка №2 – 40 экз., оз. Сазанка, 14.06.2016 г.).

Были установлены отличия, как по составу, так и по частотам встречаемости хромосомных последовательностей. Для личинок из выборки №1 выявлены 10 хромосомных последовательностей и 11 их сочетаний, для выборки №2 – 5 хромосомных последовательностей и 5 их сочетаний. В плече D хромосомы II (CD) для выборки №1 зарегистрирована высокая частота последовательности *gla*D2, встреченной как в гомо-, так и в гетерозиготном состоянии (D1.2 – 50%, D2.2 – 10%). У личинок из выборки №2 она обнаружена только гетерозиготном состоянии (D1.2), с частотой 7,5%. В хромосоме III (EF) для выборки №1 нами выявлены две инверсионных последовательности – *gla*F2, *gla*F4, с высокими частотами встречаемости (F1.2 – 10%, F1.4 – 32.5%), а у личинок из выборки №2 в этой хромосоме инверсии отсутствовали. В хромосоме IV(G) для выборки №1 выявлена высокая частота встречаемости *gla*G4 (G4.4 – 47,5%, G1.4 – 47,5%); у личинок из выборки №2 в этой хромосоме доминировала иная инверсионная последовательность –*gla*G5, обнаруженная у 97,5% особей в гетерозиготном состоянии (G1.5). В целом более высокий уровень хромосомного полиморфизма установлен для особей, минирующих мшанки: общее число гетерозиготных инверсий на особь в выборке №1 составило 1,87, общее число инверсий на одну особь – 2,9, а в выборке №2 – 2,05 и 2,3 (соответственно).

Ключевые слова: хирономиды, инверсионный полиморфизм, хромосомные последовательности

Keywords: Chironomidae, inversion polymorphism, chromosomal sequence

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9344 Тезис

Лухтанов В.А.

Хромосомные признаки как ядерные генетические маркеры в исследованиях по систематике животных

ФГБУН Зоологический институт РАН, отделение кариосистематики, г. Санкт-Петербург, Россия
ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра энтомологии, г. Санкт-Петербург, Россия

Lukhtanov V.A.

Chromosomal characters as nuclear genetic markers in taxonomic studies of animals

Использование признаков кариотипа в систематике животных имеет давнюю историю, однако теоретическое обоснование эволюционной и таксономической значимости цитогенетических изменений не всегда было одинаковым. Долгое время значимость хромосомных перестроек объяснялась их предполагаемым влиянием на фертильность у межхромосомных гибридов и, соответственно, их участием в формировании репродуктивной изоляции между видами. Этот подход напрямую увязывал наличие хромосомных перестроек с видовым статусом сравниваемых таксонов. Тем не менее, за последние годы накопилось множество фактов, свидетельствующих о том, что далеко не всегда гетерозиготность даже по множественным крупным хромосомным перестройкам приводит к стерильности. Это не обесценивает роль хромосомных признаков в кариосистематике, так как они могут и должны использоваться в качестве ядерных генетических маркеров. Анализ этих маркеров в рамках методов, основанных на анализе генеалогического соответствия, генотипических кластеров и неравновесия по сцеплению, позволяет производить надежную делимитацию видов и выявлять криптические таксоны.

Работа выполнена при поддержке грантов РНФ 14-14-00541 и РФФИ 15-29-02533-офи-м , 15-04-01581, 14-04-01051 и 14-04-00770.

Ключевые слова: хромосомы, ядерные генетические маркеры, кариосистематика, криптические виды

Keywords: chromosome, nuclear genetic markers, karyosystematics, cryptic species

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9346 Тезис

Mazmanyan M.A.[1], Karagyan G.H.[2], Stepanyan I.E.[2], Nesterova O.L.[3]

Karyotype analysis of some parthenogenetic populations of Bromius obscurus (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae)

[1]*Yerevan State University, Armenia*
[2]*Scientific Center of Zoology and Hydroecology, NAS RA, Yerevan, Armenia*
[3]*Belarusian State University, Minsk, Belarus*

Мазманян М.А., Карагян Г.А., Степанян И.Э., Нестерова О.Л.

Кариологический анализ некоторых партеногенетических популяций Bromius obscurus (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae)

It is known that leaf beetle *Bromius obscurus* L. from geographically isolated populations has the races with different reproduction mode and ploidy. Parthenogenetic females of some European populations have triploid chromosome number (3n=24), while bisexual populations from North America are diploid (2n=16, Xyp) (Suomalainen, 1965). Thus, we considered that it would be interesting to study and compare the karyotypes of additional populations of *B. obscurus* in order to elucidate the karyological polymorphism of this species.

B. obscurus specimens from three geographically isolated populations from Armenia (“Kajaran”, “Spandaryan”, “Margahovit”), one population from Russia (“Moscow”) and one Byelorussian population (“Minsk”) were collected on *Chamerion angustifolium* L.

All specimens studied were triploid parthenogenetic, with chromosome number 3n=24 (n=8). The chromosome set is similar in all populations studied with minor differences in size of some chromosomes. But, in “Minsk” population, the one chromosome of the large metacentric triplets displayed secondary chromosomal strangulation on the one of arms. Besides, the triplet of acrocentric chromosomes was consist of chromosomes of nearly equal size in “Moscow”, “Minsk” and “Margahovit” populations, while one of these acrocentrics was quite longer than the others in specimens from “Kajaran” and “Spandaryan” populations. Additionally, between the karyotypes of the studied populations were found some differences in the number of chromosomes with visible pericentromeric heterochromatic blocks.

Keywords: Coleoptera, Chrysomelidae, Bromius obscurus, triploid parthenogenetic

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9347 Тезис

Маркиянова М.Ф.

Эколого-физиологические различия между видами-двойниками Chironomus balatonicus Dévai et al., 1983 и Chironomus plumosus (Linnaeus), 1758 (Diptera: Chironomidae)

АО ФГБУН Института океанологии им П.П. Ширшова РАН, г. Калининград, Россия

Markiyanova M.F.

Ecological and physiological differences between the sibling species Chironomus balatonicus Dévai et al., 1983 and Chironomus plumosus (Linnaeus), 1758 (Diptera: Chironomidae)

Виды-двойники *Chironomus plumosus* и *Ch. balatonicus* широко распространены в Палеарктике, часто доминируют в структуре бентоса. Данных по их экологии и биологии недостаточно.

Цель: экологические и физиологические различия между видами-двойниками *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus*.

Задачи: изучить соленостную устойчивость и особенности ионной регуляции личинок *Ch. Plumosus* и *Ch. balatonicus*.

Материал и методы. Личинки собраны в открытой части Куршского и Вислинского заливов в 2008–2014 гг. Использованы общепринятые методы для определения соленостной резистентности и показателей ионного обмена.

Результаты. Диапазон соленостной устойчивости личинок *Ch. plumosus* без ступенчатой акклимации – менее 0.1–1.7 ‰, с таковой – 0.01-2 ‰. Диапазон соленостной устойчивости личинок *Ch. balatonicus* без акклимации – 1.0-9.7 ‰, а толерантный диапазон, выделенный по зоне плато на кривой выживаемости – 2.0-8.0 ‰. Диапазоны, полученные после акклимации: резистентный – 0.2-9.3 г/л, толерантный диапазон – 0.3-8.3 г/л.

У личинок *Ch. plumosus* и *Ch. balatonicus* содержание калия, кальция, магния в организме не зависело от фактора солености. Содержание натрия в организме изменялось в разных соленостях. *Ch. plumosus* в резистентном соленостном диапазоне поддерживали концентрацию натрия 130.7-164.6 ммоль/кг сырой массы. В летальных соленостях (4-6 ‰) содержание натрия увеличивалось до 230 ммоль/кг сырой массы. В толерантном диапазоне *Ch. balatonicus* регулировали концентрацию натрия в организме 33.9-73.4 ммоль/кг сырой массы. В зоне солености 5.3-9.3 г/л, содержание натрия в организме достоверно повышалось до 73.1±4.0 ммоль/кг сырой массы.

Заключение. Виды-двойники *Ch. balatonicus* и *Ch. plumosus*, несмотря на филогенетическую близость, значительно различаются по соленостной устойчивости и толерантности, что обусловлено видовыми особенностями регуляции натрия. *Ch. balatonicus* – эвригалинный вид, способный обитать как в пресных, так и в солоноватых олигогалинных водах. *Ch. plumosus* – стеногалинный, типично пресноводный вид.

Ключевые слова: Chironomus plumosus, Ch. balatonicus, экология, физиология, соленость

Keywords: Chironomus plumosus, Ch. balatonicus, ecology, physiology, salinity

ID: 2016-09-4353-T-9349 Тезис

Michailova P.[1], Ilkova J.[1], Szarek-Gwiazda E.[2], Kownacki A.[2], Ciszewski D.[3]

The effect of long-term heavy metals contamination on genome alterations of Chironomidae (Diptera) in rivers of southern Poland

[1]*Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, BAS, Sofia, Bulgaria*
[2]*Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences, Krakow, Poland*
[3]*AGH-University of Science and Technology, Krakow, Poland*

Воздействие длительного загрязнения тяжелыми металлами на изменение генома хирономид в водоемах южной Польши

The long period of river contamination with heavy metals can have genotoxic effect and damage either the DNA or chromosome structures. The aim of this study is to examine the effect of trace metals on the genome instability of the Chironomids, inhabited two rivers in southern Poland: Chechło and BiałaPrzemsza strongly polluted by Cd, Pb and Zn. The metals concentrations in both rivers exceed the threshold effect concentration of SEL (*severe effect level*) above which adverse effects on the majority of sediment dwelling organisms are expected. The salivary gland chromosomes of four species (*Chironomus riparius* Meigen, *Chironomus annularius* Meigen, *Prodiamesa olivacea* Meigen and *Prodiamesa bureshi* Michailova) are analyzed using their standard chromosome maps. Inherited and somatic chromosome rearrangements were established. As a valuable tool to detect genotoxicity in the sedimentsomatic index (S) was calculated as a ratio of number of different aberrations of each site relative to the number of individuals at that locality. *C. annularius* has the highest value (S=2), while *P. olivacea* has the lowest S index (S=0.69). The observed high frequency of ectopic pairing between different chromosomes in *Prodiamesa* species may be reflected on the changes of the genome function under stress conditions.Our results show that the species of the phylogenetically younger genus *Chironomus* are more sensitive to stress agents than these in genus *Prodiamesa*. However, the *Prodiamesa* species are also sufficiently sensitive. We can conclude that the Chironomids are a good model system for genotoxicity testing within a biomonitoring programme. The changes in the Chironomid genome indicate continuing pollution from past actions plus an early warning of recent environmental changes.

The research was funded by National Science Center, Poland, grant no. 2014/15/B/ST10/03862.

Keywords: Chironomidae, trace metal pollution, genotoxicity

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9350 Тезис

Натяганова А.В.

Кариотипическая изученность гидробионтов озера Байкал

ФГБУН Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Россия

Natyaganova A. V.

Karyotypic study of Baikalian hydrobionts

К настоящему времени хромосомный анализ проведён для 5,6% от списка видов гидробионтов озера Байкал. Тем не менее, наиболее изученные фаунистические группы продемонстрировали многообразие сценариев эволюционных историй кариотипов. Несмотря на богатейший букет видов байкальские разноногие раки (Amphipoda) показали приверженность к одному диплоидному числу (2n=52) и морфологическое сходство хромосомных наборов (Salemaa, Kamaltynov, 1994). Кариотипическая дифференциация обусловленная хромосомными преобразованиями и различиями в филогенетических корнях привела к возникновению группы байкальских равноногих раков (Isopoda) из двух родов и шести видов (Натяганова, 2001). Преобразования хромосом, приведшие к внутриродовым различиям кариотипов сопровождали видообразование и у некоторых групп байкальских червей. Так, среди видов родов *Geocentrophora* de Man, 1876 и *Bdellocephala* de Man, 1875 (Platthelmintes: Turbellaria) обнаружены различные хромосомные числа и несколько морфологических вариантов кариотипов (Новикова, Тимошкин, 1995). Два вида пиявок из рода *Baicalobdella* Dogiel, 1957, паразитирующих на разных хозяевах, имеют также разные число и морфологию хромосом (Kaygorodova, Natyaganova, 2015). Вместе с тем, у многощетинковых червей (Polychaeta) адаптивная видовая радиация происходила без существенных кариотипических изменений (Ситникова, Побережный, 1996): три вида рода *Manayunkia* Leidy, 1859 имеют сходные наборы хромосом. Изучение кариотипов личинок хирономид (Insekta, Diptera) показало, что в пределах одного рода (род *Sergentia* Kiefer – 15 видов) одни видовые группы образовались с участием хромосомных перестроек, другие – без них (Провиз, Провиз, 1999). У байкальских эндемичных моллюсков хромосомные перестройки привели к возникновению более крупных таксономических единиц - новых родов: у изученных видов из девяти родов выявлены четыре диплоидных значения числа хромосом (Побережный, 1989).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ: грант № 15-29-02515.

Ключевые слова: Байкал, кариотипическая изученность, хромосомный анализ, разноногие и равноногие раки, черви, хирономиды, моллюски

Keywords: Baikal, karyotypic study, chromosome analysis, amphipods, isopods, worms, chironomids, molluscs

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9352 Тезис

Оглезнева А.А., Дурнова Н.А.

Популяционно-кариологический анализ фитофильного Endochironomus tendens F. (Diptera, Chironomidae) из водоемов Саратовской и Волгоградской областей

ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия

Oglezneva A.A., Durnova N.A.

Population-kariological analysis of phytiphilous Endochironomus tendens F. (Diptera, Chironomidae) from Saratov and Volgofrad regions reservoirs

Проведен популяционно-кариологический анализ фитофильного *Endochironomus tendens* (Fabricius, 1775) (Diptera, Chironomidae). Были исследованы кариотипы 496 личинок IV возраста из 18 проб, собранных в летние периоды 2012-2015 г. из 6 водоёмов Саратовской и Волгоградской областей. Личинки минировали листья сусака зонтичного, ежеголовника обыкновенного, стрелолиста обыкновенного и рогоза узколистного. Всего зарегистрировано 25 хромосомных последовательностей, 3 из которых (*ten*(DG)5, *ten*(DG)6, *ten*(DG)7) описаны впервые. Обнаружено 35 сочетаний последовательностей, из которых 7 ранее не встречались: *ten*A1.3, *ten*E3.4, *ten*DG2, *ten*DG5.5, *ten*DG7.7, *ten*DG5.7, *ten*DG4.6.

Изучение кариологической структуры *E. tendens*, выявило наличие во всех хромосомных плечах, кроме C, гомо- и гетерозиготных инверсий с высокими частотами; наибольший спектр хромосомных перестроек и их высокие частоты были характерны для плеча (DG). Личинок, обитающих в тканях ежеголовника, можно отнести к цитотипу II (встречена последовательность *ten*(DG)2 в гомозиготном и гетерозиготном состояниях), а личинок, собранных в листьях сусака, к цитотипу I (встречена последовательность *ten*(DG)1). Анализ цитогенетических расстояний по критерию Нея (Nei, 1972) показал, между всеми выборками личинок, собранных из листьев ежеголовника, имеются незначительные цитогенетические расстояния, хотя они собраны из разных водоемов, тоже можно сказать и про личинок собранных из листьев сусака зонтичного. Отличия были более выражены между выборками личинок, собранных из разных субстратов, независимо от водоема, в котором они обитали.

Полученные данные указывают на то, что, географическое расстояние между популяциями играет не столь существенную роль, как субстрат, в котором обитали личинки.

Ключевые слова: хромосомный полиморфизм, Endochironomus tendens

Keywords: chromosome polymorphism, Endochironomus tendens

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9354 Тезис

Паженкова Е.А.[1], Лухтанов В.А.[2], Захаров Е.В.[3]

ДНК-баркодинг бабочек группы Melitaea didyma (Lepidoptera, Nymphalidae)

[1]ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
[2]ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия
[3]Biodiversity Institute of Ontario, University of Guelph, Canada

Pazhenkova E.A., Lukhtanov V.A., Zakharov E.V.

DNA-barcoding of taxa close to Melitaea didyma (Lepidoptera, Nymphalidae)

Комплекс таксонов, близких к *Melitaea didyma* (Esper, 1779), включает в себя как традиционно выделяемые виды (*M. didyma, M. didymoides* Eversmann, 1847, *M. sutschana* Staudinger, 1892), так и таксоны, недавно получившие видовой статус (*M. latonigena* Eversmann, 1847, *M. interrupta* Colenati, 1846, *M. chitralensis* Moore, 1901, *M. mixta* Evans, 1912). Известные цитогенетические, морфологические и молекулярные данные говорят о том, что комплекс видов *M. didyma* нуждается в таксономической ревизии.

Анализ 148 ДНК-баркодов показал, что комплекс образует монофилетическую группу из 12 гаплогрупп, четко привязанных к своему географическому региону. Мы дали им названия в соответствии с принципом приоритета: *M. mauretanica* Oberthür, 1909, *M. occidentalis* Staudinger, 1861, *M. didyma,M. neera* Fischer de Waldheim, 1840, *M. interrupta, M. liliputana* Oberthür, 1909, *M. turkestanica* Sheljuzhko, 1929, *M. mixta, M. chitralensis, M. latonigena, M. didymoides and M. sutschana*. Поскольку при объединении этих генетических линий мы получим полифилетическую группу, мы предполагаем, что комплекс *M. didyma* представлен перечисленными 12 видами.

Работа выполнена при поддержке грантов РНФ 14-14-00541 и РФФИ 15-04-01581, 14-04-00139, 14-04-01051 и 14-04-00770.

Ключевые слова: биоразнообразие, ДНК баркодинг, Nymphalidae, филогеография, COI

Keywords: biodiversity, DNA barkoding, Nymphalidae, phylogeography, COI

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9356 Тезис

Полуконова Н.В.[1], Дёмин А.Г.[2], Мюге Н.С.[3]

Диапазон изменчивости гена мтДНК COI у Chironominae и Orthocladiinae (Chironomidae, Diptera) как таксономический критерий рода, трибы и подсемейства

[1]ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия
[2]ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
[3]ФГБУН Институт биологии развития им. Н.И. Кольцова РАН, г. Москва, Россия

Polukonova N.V., Djomin A.G., Mugue N.S.

Range of variability of mtDNA COI gene have Chironominae and Orthocladiinae (Chironomidae, Diptera) as taxonomic criteria genus and subfamily tribe

Были установлены диапазоны нуклеотидной и аминокислотной изменчивости штрихкодового гена COI у видов одного рода, одной и разных триб, разных подсемейств и определена перспективность их применения в качестве таксономического критерия на примере комаров-звонцов подсемейств Chironominae и Orthocladiinae (Chironomidae, Diptera).

Получены следующие диапазоны нуклеотидной изменчивости: от 4.0 до 18.3% между видами одного рода; от 11.4% до 19.6% (15.5%) между видами разных родов одной трибы; от 13.6% до 21.3% (17.0%) – между видами разных триб и от 15.9% между видами разных подсемейств.

Нами установлено, что уровень аминокислотной дивергенции лучше нуклеотидной отображает молекулярные границы рода и трибы. Если уровень аминокислотной дивергенции лежит в пределах от 0 до 1.7% (1.1%), то пара сравниваемых видов принадлежит одному роду; если - в пределах от 1.7 до 4.0%, то одной трибе (2.7%); если - в пределах от 4.6 до 6.3% (5.1%), то разным трибам; если – более 7.9% (9.1%), то разным подсемействам. Достоверность определения с использованием выявленных диапазонов составляет не менее 75%, в связи с чем, границы дивергенции по аминокислотной последовательности COI между видами комаров-звонцов можно использовать как таксономические критерии рода, трибы и подсемейства.

Полученные нами выводы позволяют заключить, что диапазоны изменчивости аминокислотной последовательности COI между видами комаров-звонцов можно использовать как таксономические критерии рода, трибы и подсемейства.

Ключевые слова: Chironomidae, COI, таксономический критерий, род, триба, подсемейство

Keywords: Chironomidae, COI, taxonomic criteria, genus, tribe, subfamily

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9358 Тезис

Полуконова Н.В.

Хромосомная, молекулярно-генетическая и морфологическая дивергенция в эволюции близкородственных видов родов Chironomus и Camptochironomus (Chironomidae, Diptera)

ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия

Polukonova N.V.

Chromosomal, molecular genetic and morphological divergence in evolution of closely related species genera Chironomus and Camptochironomus (Chironomidae, Diptera)

Наиболее точное представление о результатах видообразования можно получить, сравнивая между собой близкие виды одного рода из групп т.н. двойников.

Определены хромосомные и молекулярно-генетические (по н.п. генов мтДНК - COI и COII) и морфологические признаки (маркеры), позволяющие дифференцировать близкие виды *Chironomus* и*Camptochironomus* (Chironomidae, Diptera) внутри групп двойников и родов. Построенные дендрограммы, основанные отдельно на морфологических показателях, хромосомных и молекулярно-генетических, не всегда идентичны между собой. Несоответствие расположения видов на дендрограммах, прежде всего, свидетельствует о неодинаковой скорости эволюции, с одной стороны, нуклеотидных последовательностей мтДНК, наследуемых только по материнской линии, и последовательности дисков хромосом ядра, с другой, - рисунка дисков хромосом (как фенотипического признака) и морфологических признаков на разных стадиях развития у комаров-звонцов, как насекомых с полным развитием. Нельзя не учитывать возможность конвергентного сходства и разное направление эволюции морфологических признаков у насекомых с дезимагинизацией.

В данном направлении может быть перспективно определение скорости и темпов эволюции признаков разного уровня организации, для чего необходимо построение консенсусной филограммы и разработка универсальных единиц измерения скорости дивергенции признаков в ходе видообразования.

Ключевые слова: Chironomus, Camptochironomus, дивергенция, кариотипы, морфология, молекулярные маркеры, скорость эволюции признаков

Keywords: Chironomus, Camptochironomus, divergence, karyotypes, morphology, molecular markers, speed evolution of symptoms

ID: 2016-09-4353-T-9360 Тезис

Полуконова Н.В.[1], Кармоков М.Х.[2]

Ревизия хромосомных последовательностей у видов Chironomus группы plumosus (Ch. plumosus, Ch. balatonicus, Ch. usenicus)

[1]ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия
[2]ФГБУН Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, г. Нальчик, Россия

Polukonova N.V., Karmokov M.Kh.

Revision of chromosome sequences in species Chironomus of plumosus group (Ch. plumosus, Ch. balatonicus, Ch. usenicus)

Для последовательного исследования инверсионного полиморфизма *Chironomus* из разных географических зон необходима единая система картирования и обозначения последовательностей дисков политенных хромосом. Проведена ревизия хромосомных последовательностей трех видов *Chironomus* группы plumosus (Chironomidae, Diptera) – *Chironomus plumosus* (Linnaeus), 1758; *Ch. balatonicus* Devai et al., 1983 и *Ch. usenicus* Loginova et Belyanina, 1994.

До настоящего исследования в кариофонде *Ch. plumosus* насчитывалось 34 последовательности, из них: в плече A – 8, B – 4, C – 3, D – 4, E – 9, F – 5, G – 1; – *Ch. balatonicus* 63 последовательности, из которых: в плече A – 5, B – 8,C – 12, D – 18, E – 5, F – 8, G – 5, кроме того известны две перицентрические перестройки: (AB) 2 и (EF) 2; – *Ch. usenicus* 16 последовательностей, из них: в плече A – 2, B – 2, C –2, D –2, E – 4, F – 1 и G –3. У *Ch. balatonicus* и *Ch. usenicus* содержатся идентичные с *Ch. plumosus* последовательности: balC1, balD8, balE1, balF3, balG1; useA1, useB1, useC1, useD1, useE3, useG1. useG2 идентична последовательности behG1 *Ch.behningi*.

Из популяций перечисленных видов Нижнего Поволжья и Кавказа описаны новые последовательности дисков, которые образованы в ходе простых инверсий.

Ключевые слова: ревизия хромосомных последовательностей, Chironomus plumosus, Ch. balatonicus, Ch. Usenicus

Keywords: revision of chromosome sequences, Chironomus plumosus, Ch. balatonicus, Ch. usenicus

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9362 Тезис

Сигарева Л.Е., Дурнова Н.А., Оглезнева А.А.

Влияние на дисковую структуру политенных хромосом хирономид предобработок, применяемых для получения G- и C-окраски метафазных хромосом

ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия

Sygareva L.E., Durnova N.A., Oglezneva A.A.

Influence of pretreatment used for obtaining G- and C-banding of metaphase chromosomes on disc structure of chironomidae polyten chromosomes

С самого момента открытия явления избирательной окраски хромосом и до настоящего времени не ослабевает интерес к изучению природы и механизмов дифференциальной окраски. Одним из подходов к пониманию природы хромосомной сегментации является выявление связи между дифференциальной деконденсацией участков хромосом, возникающей в процессе их предварительной обработки, и структурно-функциональными особенностями организации интерфазных и метафазных хромосом. Важным условием неравномерного окрашивания метафазных хромосом является предварительная обработка хромосомных препаратов различными химическими реагентами (трипсин, мочевая кислота для получения G-окраски, сильная щелочь при C-окраске) и растворами солей при определенных pH и температурах, модифицирующими хромосомную структуру.

В результате проведенной нами предобработки политенных хромосом *Chironomus plumosus* растворами трипсина разной концентрации по длине хромосом исчезли тонкие диски и чередовались окрашенные и слабо окрашенные участки. Окрашенные участки хромосом соответствовали блокам близкорасположенных друг к другу крупных дисков. Районы хромосом, включающие пуффы и тонкие диски, оказались более чувствительны к действию трипсина, чем крупные и плотно упакованные диски, включая гетерохроматин. Наши данные подтверждают предположение о том, что плотность упаковки хроматина является, по крайней мере, одним из факторов, обусловливающих дифференциальное окрашивание метафазных хромосом, при этом G-диски соответствуют более упакованным участкам интерфазной хромосомы и могут быть центрами конденсации хромосом в митотическом цикле.

Ключевые слова: политенные хромосомы, C-окраска, хирономиды

Keywords: polytene chromosome, C-banding, Chironomidae

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9364 Тезис

Столь Э.Э., Калинина Е.А., Винокурова Н.В.

Структурно-функциональная вариативность политенных хромосом двух видов хирономид из водоёмов Калининградской области

ФГАОУ ВО Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Химико-биологический институт, г. Калининград, Россия

Stol E.E., Kalinina E.A., Vinokurova N.V.

Structural and functional variability of polytene chromosomes of some types of chironomid reservoirs of the Kaliningrad region

Качественно-количественные показатели хромосомного полиморфизма в природных популяциях хирономид позволяют решать как проблемы микроэволюции, так и могут быть полезны в экологическом мониторинге водоёмов.

В данной работе проведено исследование особенностей кариотипов личинок хирономид – *Camptochironomus tentans* (Fabricius, 1805) и *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) из 6-ти водоёмов Калининградской области:озер Пенькового, Инженерного, прудов Школьного, Исаковского, Карасевка и Ботанического сада БФУ им. Иммануила Канта. Сбор, фиксация проб, приготовление временных цитогенетических препаратов и их анализ проведены по стандартным методикам. Материал для исследования собран в 2012 – 2015 годах. Выявляли, учитывали и оценивали частоты инверсий плеч политенных хромосом, количество стандартных и инверсионных последовательностей, геномных комбинаций, среднее число гетерозиготных инверсий на особь, уровень инверсионного полиморфизма выборок исследуемых видов.

Инверсионный полиморфизм *Camptochironomus tentans* показал высокие значения, что характерно для естественного уровня полиморфизма вида. В исследованных популяциях *C. tentans* обнаружено 14 последовательностей дисков и 15 геномных комбинаций характерных для европейских популяций. Наибольший полиморфизм показало плечо B (tenB1, tenB2, tenB4, tenB6). Стандартный кариотип отсутствовал.

Инверсионный полиморфизм *G. glaucus* также был значительным. Установлено 20 последовательностей дисков и 30 геномных комбинаций. Наиболее высокий уровень инверсионного полиморфизма характерен для плеча B (gla B1, gla B2, gla B3, gla B5). Преобладающей в гомо- и гетерозиготных генотипических комбинациях была последовательность gla B2.Свыше 40% особей *G.glaucus* имели стандартный кариотип. Таким образом, оба вида показали высокий уровень хромосомного инверсионного полиморфизма, который связан с механизмами микроэволюционных процессов и, возможно, с экологическим состоянием исследуемых водоёмов.

Ключевые слова: инверсионный полиморфизм, Camptochironomus tentans, Glyptotendipes glaucus

Keywords: inversion polymorphism, Camptochironomus tentans, Glyptotendipes glaucus

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9366 Тезис

Страдомский Б.В.[1], Тихонов В.В.[2], Фомина Е.С.[1]

Polyommatus cyaneus (Lepidoptera, Lycaenidae) и его кавказские подвиды

[1]ФГБУН Институт аридных зон ЮНЦ РАН, г. Ростов-на-Дону, Россия
[2]ФГАОУ ВО Северо-Кавказский федеральный университет, г. Ставрополь, Россия

Stradomsky B.V., Tikhonov V.V., Fomina E.S.

Polyommatus cyaneus (Lepidoptera, Lycaenidae) and its caucasian subspecies

Ранее нами было показано фактически полное совпадение нуклеотидных последовательностей митохондриального гена COI, ядерной белокнекодирующей последовательности ITS2 и ядерного гена Ef-1a таксонов *Polyommatusyurinekrutenko* Koçak, 1996 и P. *shamil* (Dantchenko, 2000). Для уточнения статуса этих таксонов было проведено их изучение в сравнении с *P. cyaneus* (Staudinger, 1899) по тем же молекулярным маркерам.

Материал и методы. *Материал:* P. *cyaneus*: ♂, Georgia, Akhaltsikhe, 18.07.2014, V.Tikhonov– музейный номер ILL252, accession № GenBank KX051492 – COI; KX051493 – Ef-1a; KX051494 – ITS2. *Методы:* проводили соответствующую обработку образцов тканей изученного экземпляра, амплификацию участков митохондриального гена COI, ядерного гена Ef-1a и ядерной некодирующей последовательности ITS2, а также секвенирование амплифицированных фрагментов.

Результаты молекулярно-генетических исследований свидетельствуют о том, что различия между изученными экземплярами по COI-маркеру выявлены в пределах 0,4-0,5%. По ядерному маркеру Ef-1a различия составляли 0-0,5%, а по высоко вариабельной нуклеотидной последовательности ITS2 – 0-0,7%. Причем изменчивость последовательности ITS2 в рамках вида достигает 1,6%.

Такой высокий уровень сходства молекулярно-генетических маркеров и отсутствие значимых морфологических различий может свидетельствовать лишь о подвидовом статусе таксонов *yurinekrutenko* и *shamil* в рамках вида *P. cyaneus*.

Ключевые слова: Polyommatus cyaneus, P. c. yurinekrutenko, P. c. shamil, подвиды, молекулярные маркеры

Keywords: Polyommatus cyaneus, P. c. yurinekrutenko, P. c. shamil, subspecies, molecular markers

Bulletin of Medical Internet Conferences (ISSN 2224-6150)
2016. Volume 6. Issue 9

ID: 2016-09-4353-T-9368 Тезис

Филинкова Т.Н.

Геномный полиморфизм видов Chironomus (Diptera: Chironomidae) Урала и Южного Зауралья

ФГБОУ ВО Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург, Россия

Philinkova T.N.

The genomic polymorphism of species of Chironomus (Diptera: Chironomidae) of the Ural and the South Transural region

Нами изучен видовой состав, хромосомный и геномный полиморфизм представителей *Chironomus* из 23 водоемов Северного, Среднего, Южного Урала и Южного Зауралья.

Изучение интерфазных хромосом из клеток слюнных желез личинок хирономид позволило обнаружить *Chironomus thummi* и четыре близкородственных вида рода *Chironomus* группы *plumosus* - *Ch. plumosus;Ch. borokensis;Ch. entis* и *Ch. curabilis*. У *Ch. thummi*, *Ch. borokensis* и *Ch. curabilis* В-хромосомы не обнаружены. В-хромосомы обнаружены у *Ch. plumosus* в 7 из 18 популяций и *Ch. entis* - в 2 из 9 популяций.

Число личинок *Ch. plumosus* с В-хромосомой изменялось в различных популяциях от 1,4% до 14,9%. В водоемах Среднего Урала их количество составило 2,6-14,9%, в водоемах Южного Урала – 1,5% и в водоемах Южного Зауралья – 1,4-5,0%. Можно заключить, что геномная изменчивость *Ch. plumosus* является наибольшей в среднеуральских популяциях. Наличие В-хромосомы у *Ch. entis* отмечено только в популяциях Южного Зауралья у 2,6-2,9% особей. Геномный полиморфизм *Ch. plumosus* имеет более широкие географические и количественные характеристики по сравнению с у *Ch. entis.*

Сопоставлен уровень геномного с уровнем хромосомного полиморфизма. У *Ch. plumosus* частота гетерозиготных инверсий на особь в изученных популяциях составила 0,2-1,3. В популяциях *Ch. plumosus*, личинки которых имели В-хромосому, частота гетерозиготных инверсий на особь = 0,4-0,9. В 4 популяциях *Ch. plumosus* с добавочными хромосомами, 13-26,9% особей имели по 2-3 гетерозиготных инверсии. В оз. Сунгуль Челябинской обл. отмечено 25% особей (n= 112) *Ch. plumosus* с 2-3 гетерозиготными инверсиями, но у них не отмечено личинок с В-хромосомой. Частота гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. entis* = 0,16-0,47. В водоемах, личинки которых имели В-хромосому, данный показатель составил 0,35-0,47.

Ключевые слова: Chironomus, геномный полиморфизм, В-хромосомы

Keywords: Chironomus, genomic polymorphism, B- chromosome

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9371 Тезис

Шаповал Н.А., Лухтанов В.А.

Рибосомная ДНК в кариосистематике и молекулярной филогенетике бабочек-голубянок рода Polyommatus (Lepidoptera, Lycaenidae)

ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия
ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

Shapoval N.A., Lukhtanov V.A.

RDNA in the karyosystematics and molecular phylogeny of Polyommatus blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae)

Рибосомная ДНК эукариоторганизована в виде кластеров, состоящих из повторяющихся копий генов, кодирующих *18S, 5.8*S и *28*SpРНК, и двух спейсеров, - *ITS1*и *ITS2*. Количество кластеров и их локализация на хромосомах варьирует у многих групп животных, в том числе насекомых, поэтому эти данные могут быть использованы не только в качестве таксономического признака, но и для выявления закономерностей эволюции хромосом. Это особенно актуально для групп, имеющих хромосомы голокинетического типа и характеризующихся высокой изменчивостью хромосомных чисел, таких как бабочки голубянки рода *Polyommatus*.

Помимо цитогенетических исследований, рДНК широко используется в молекулярной филогенетике. Так, входящие в состав кластера консервативные гены, кодирующие 18Sи 28SpРНК, высокоинформативны при реконструкциях филогений высокого таксономического ранга, а быстро эволюционирующие некодирующие спейсеры (ITS) эффективны при изучении близкородственных видов и даже отдельных популяций.

Однако последовательность рДНК разных копий может варьировать как на видовом уровне, так и в пределах одного организма. Использование разных копий может привести к неточным или даже ошибочным филогенетическим реконструкциям. Поэтому данные о размахе изменчивости рДНК как в пределах вида, так и в пределах одного организма крайне важныдля правильного филогенетического анализа. Однако на сегодняшней день о внутригеномной и внутривидовой изменчивости рДНК у чешуекрылых известно чрезвычайно мало.

Нами впервые получены данные по полиморфизму спейсера *ITS2*у голубянок рода *Polyommatus*. Показано, что у всех изученных особей присутствуют полиморфные копии спейсера. Полиморфизм присутствует как в виде отдельных нуклеотидных замен,таки в виде полинуклеотидных вставок и/или делеций. Установлено, что уровень дивергенции между копиями *ITS2*в пределах одной особи может достигать 3.68%, что сравнимо с уровнем межвидовых различий и во многих случаях превышает их.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ «14-14-00541»

Ключевые слова: голубянки, рибосомная ДНК,ITS2, внутригеномный полиморфизм

Keywords: Lycaenidae, ribosomal DNA, ITS2, within a genomic polymorphism

ID: 2016-09-4353-R-9373 Обзор

Гохман В.Е.

Исследование хромосом паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera): подходы, методы, результаты

Ботанический сад Московского государственного университета, г. Москва, Россия

Gokhman V.E.

Chromosomal study of parasitoid Hymenoptera: approaches, techniques, results

Ключевые слова: хромосомы, эволюция кариотипа, систематика, филогения, паразитические перепончатокрылые, Hymenoptera

Keywords: chromosome, karyotype evolution, taxonomy, phylogeny, parasitic Hymenoptera

Перепончатокрылые (Hymenoptera) – один из наиболее многочисленных, таксономически сложных и практически важных отрядов насекомых, насчитывающий более 150 тысяч описанных видов (Heraty et al., 2011; Aguiar et al., 2013). Основные группы данного отряда представлены сидячебрюхими (Symphyta), жалящими (Aculeata) и паразитическими перепончатокрылыми, или наездниками (Parasitica) (Gauld, Bolton, 1988). Представители этих групп весьма разнообразны по своей биологии, являясь фитофагами, паразитоидами, хищниками, а также опылителями растений и нектарофагами (Расницын, 1980). В мире, вероятно, насчитывается около миллиона видов паразитических Hymenoptera (Quicke, 1997). Многие наездники имеют существенное экономическое значение, поскольку они паразитируют на различных насекомых и других членистоногих, включая важнейших вредителей сельского и лесного хозяйства (Godfray, 1994). К настоящему времени изучены хромосомные наборы около 500 видов паразитических перепончатокрылых (Gokhman, 2009; Гохман, 2015б), что, таким образом, составляет всего порядка 0.05% от их возможного числа в мировой фауне. Тем не менее, в последние годы опубликован ряд важных исследований, позволяющих существенно продвинуться в области изучения хромосом наездников (Гохман, 2015б). Показательно, что эти работы включают результаты исследования кариотипов как с помощью обычной окраски, так и с применением более продвинутых методов хромосомного анализа. Здесь важно понимать, что такой анализ может осуществляться с различными целями, что, в свою очередь, определяет совокупность специфических подходов и методов, а также результатов, получаемых в ходе этого исследования. В частности, информация о числе хромосом и других аналогичных особенностях структуры кариотипа востребована прежде всего (хотя и не только) систематикой наездников, тогда как сведения, полученные с помощью современных методов, в основном могут быть использованы в генетических исследованиях данной группы (Гохман, 2015б).

Основные особенности структуры и эволюции кариотипа наездников

Для большинства перепончатокрылых (в том числе паразитических) характерен арренотокический партеногенез, при котором самки обычно развиваются из оплодотворенных (диплоидных) яиц, а самцы – из неоплодотворенных, т.е. гаплоидных, хотя из этого правила имеется целый ряд исключений (Crozier, 1975). Хромосомы паразитических Hymenoptera сравнительно крупны (длиной в среднем 3-5 мкм) и являются моноцентрическими, т.е. каждая из них несет единственную центромеру. Гаплоидное число хромосом (n) у наездников может варьировать от 3 до 23 (Gokhman, 2009). Распределение паразитических перепончатокрылых по числу хромосом на видовом уровне является отчетливо бимодальным с двумя максимумами при n = 6 и 11. Первый из них характерен прежде всего для надсемейства Chalcidoidea, а второй – для большинства других групп, в том числе для Ichneumonoidea. Что же касается основных черт эволюции кариотипа, то исходным для наездников, очевидно, следует считать хромосомный набор с относительно высоким значением n (14-17) и преобладанием двуплечих хромосом (Gokhman, 2009). В различных филогенетических линиях паразитических Hymenoptera происходило независимое и неоднократное уменьшение хромосомных чисел. В целом в эволюции наездников доминировали два основных процесса: редукция числа хромосом и диссимметризация кариотипа за счет увеличения размерной дифференциации его элементов, а также повышения пропорции субтелоцентрических и акроцентрических хромосом в наборе (Gokhman, 2009). Разумеется, в тех или иных филогенетических ветвях имели место и обратные процессы, т.е. возрастание хромосомных чисел и увеличение доли мета- и субметацентриков в составе кариотипов, однако подобные явления были существенно ограничены по своим масштабам.

Хорошо известно, что в хромосомных наборах живых организмов, наряду с А-хромосомами, являющимися постоянными элементами нормального кариотипа, могут быть представлены и т.н. В-хромосомы, факультативно присутствующие в наборе (Коряков, Жимулев, 2009). Наибольшее число хромосом подобного типа, известное для наездников, недавно обнаружено у одного из представителей хальцид семейства Eulophidae, *Pnigaliogyamiensis* Myartseva et Kurashev, с 2n = 12 + 0-6B (Gokhman et al., 2014b). До сих пор в диплоидных наборах паразитических перепончатокрылых было выявлено не более двух В-хромосом, как, например, у других наездников рода *Pnigalio* Schrank, P. *agraules* (Walker) и P. *mediterraneus* Ferrière et Delucchi (Gebiola et al., 2012; Gokhman et al., 2014b). Ранее пара аналогичных хромосом также была обнаружена в диплоидном кариотипе *Aphidiuservi* Haliday (Braconidae) (Gokhman, Westendorff, 2003).

Методы, применяемые в настоящее время для изучения хромосом паразитических перепончатокрылых, можно (разумеется, весьма условно) разделить на т.н. "традиционные" и "современные" (Гохман, 2015б). К первым относятся: обычная окраска хромосом, их морфометрический анализ, и, кроме того, "классические" методы дифференциальной окраски, т.е. С- и AgNOR-бэндинг. В свою очередь, к "новым" методам можно отнести окраску флуоресцентными красителями (флуорохромами), специфически связывающимися с областями ДНК, обогащенными АТ- или ГЦ-парами оснований, а также гибридизацию нуклеиновых кислот *insitu* (прежде всего флуоресцентную гибридизацию, или FISH) и методы иммуноцитогенетики, предусматривающие использование специфических антител, меченных флуорохромами.

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

Применение результатов хромосомного исследования в систематике наездников

В последние годы все более очевидными становятся возможности использования сведений о структуре кариотипа для систематики наездников, прежде всего для выявления и диагностики криптических видов (Gokhman, 2015). В частности, использование для этих целей хромосомных признаков, как и других данных, не зависящих от прямого влияния внешней среды, является весьма важным для систематики такой группы, как паразитические перепончатокрылые, у которых часто встречаются т.н. "расы по хозяину", или особые "линии" с неясным таксономическим статусом (Clarke, Walter, 1995). К настоящему времени опубликованы разнообразные свидетельства в пользу того, что многие "виды" наездников с широкой пищевой специализацией в действительности представляют собой комплексы трудноразличимых узкоспециализированных видов (см., например: Smith et al., 2008; Zhang et al., 2011; Derocles et al., 2016). Ныне инструментом изучения таких комплексов обычно служит молекулярно-генетическое исследование (Chesters et al., 2012; Kenyon et al., 2015), однако примеры использования анализа хромосомных наборов в подобных целях также могут быть весьма показательными. В частности, в ходе таксономической ревизии хальцид рода *Anisopteromalus* Ruschka из семейства Pteromalidae нам удалось обнаружить и описать в качестве нового для науки всесветно распространенный вид, *A. quinarius* Gokhman et Baur, с гаплоидным числом хромосом n = 5. Этот вид связан с жуками-точильщиками (Anobiidae), в основном обитающими в человеческом жилище (Baur et al., 2014). Данный наездник ранее отождествлялся с еще одним представителем рода *Anisopteromalus*, эффективным энтомофагом *A. calandrae* (Howard), который обычно паразитирует на других жесткокрылых, прежде всего на долгоносиках семейства Dryophthoridae, связанных с запасами зерна, и имеет n = 7. Детальное описание хромосомных наборов показало, что оба вида весьма существенно разнятся по структуре кариотипа, так что нам не удалось определить те или иные перестройки, за счет которых происходили преобразования хромосомных наборов (Gokhman et al., 1998). Тем не менее, указанные виды хорошо различаются как по качественным, так и по количественным особенностям морфологии (Baur et al., 2014). Наряду с этим, между *A. quinarius* и *A. calandrae* обнаружены существенные различия по молекулярно-генетическим признакам, а именно, по структуре последовательностей ДНК спейсера ITS2 и цитохрома b, т.е. как по ядерным, так и по митохондриальным генам. Более того, взаимное соответствие информации по данным последовательностям свидетельствует об отсутствии гибридизации между рассматриваемыми видами (как в настоящем, так и в обозримом прошлом).

Отдельного обсуждения заслуживает тот факт, что, несмотря на все различия между *A. calandrae* и *A. quinarius*, последний из этих видов вплоть до настоящего времени оставался незамеченным большинством специалистов-систематиков. Основные причины такой ситуации изложены в соответствующей статье (Baur et al., 2014). Прежде всего, данные виды довольно близки, и только тщательный анализ количественных и качественных морфологических признаков позволил выявить надежные различия между этими таксонами. Далее, различающиеся предпочтения *A. calandrae* и *A. quinarius* по отношению к хозяевам привели к тому, что лишь немногие исследователи могли одновременно получить и содержать живые культуры обоих видов, чтобы проверить их на репродуктивную изоляцию. Однако, даже если бы подобную изоляцию удалось обнаружить, ее скорее всего посчитали бы побочным результатом разнонаправленной адаптации наездников к различным видам-хозяевам. Более того, наблюдаемые морфологические различия между этими паразитоидами также можно было бы объяснить развитием наездников на тех или иных хозяевах (как с точки зрения предшествующего отбора в длинном ряду поколений, так и в терминах модификационной изменчивости). Наконец, обнаружение *A. quinarius* было существенно затруднено тем, что можно условно назвать "давлением таксономической традиции", поскольку почти все авторитетные специалисты-систематики (как и опубликованные ими работы) утверждали, что *A. calandrae* является единственным всесветно распространенным представителем рода *Anisopteromalus* (см., например: Bouček, Rasplus, 1991) и, таким образом, потребовались достаточно серьезные основания, чтобы поставить подобное мнение под вопрос.

Кроме этого, в ходе многолетних исследований вышеназванных видов удалось показать, что *A. quinarius* и *A. calandrae* обладают альтернативными стратегиями жизненного цикла, соответствующими аналогичным характеристикам предпочитаемых ими хозяев (Gokhman et al., 1999; Timokhov, Gokhman, 2003). Более того, представляется весьма вероятным, что такие разные по своей аутэкологии насекомые, как долгоносики и точильщики, имеют слишком различные жизненные стратегии, чтобы на них мог успешно развиваться один и тот же паразитоид-полифаг. Видимо, именно этими соображениями руководствовались наши зарубежные коллеги, когда предположили, что еще один всесветно распространенный наездник из семейства Pteromalidae со сходной биологией, *Lariophagus distinguendus* (Förster), также представляет собой комплекс двух близких видов. Проверка показала, что данные паразитоиды отличаются друг от друга по некоторым молекулярно-генетическим признакам и экологическим особенностям (König et al., 2015). Наряду с этим, проведенное нами исследование продемонстрировало, что рассматриваемые виды различаются и по структуре кариотипа, включая число хромосом (n = 5 и 6). Морфометрический анализ хромосомных наборов позволил определить, что каждому из плеч наибольшего по длине метацентрика в составе кариотипа с n = 5 соответствуют два элемента в наборе с n = 6: более короткая метацентрическая хромосома, а также небольшой акроцентрик. Отсюда следует, что эти хромосомные наборы, очевидно, различаются по двум последовательным перестройкам – центрическому разделению и перицентрической инверсии (Gokhman, 2015), преобразовавшей одну из двух акроцентрических хромосом, образовавшихся в результате такого разделения, в новый, более короткий, метацентрик. Разумеется, теоретически возможна и обратная последовательность событий, т.е. сначала произошла перицентрическая инверсия, превратившая метацентрическую хромосому из кариотипа с n = 6 в акроцентрическую, а затем – центрическое слияние двух акроцентриков с образованием крупного метацентрика. Этой версии, однако, противоречат два обстоятельства. Прежде всего, у подавляющего большинства птеромалид отмечены гаплоидные наборы, состоящие из пяти двуплечих хромосом, так что n = 6, очевидно, является более продвинутым состоянием для соответствующего кариотипа, да и среди всех представителей семейства Pteromalidae акроцентрические хромосомы выявлены только в наборе указанного вида (Гохман, 2015б). Так или иначе, эти паразитоиды способны при определенных условиях давать гибридное потомство (König et al., 2015), и данная ситуация, следовательно, представляет собой первый известный случай успешной гибридизации двух видов наездников с различным числом хромосом.

Таким образом, в настоящее время среди специалистов по паразитическим перепончатокрылым растет понимание важности результатов хромосомных исследований для систематики этой группы (Гохман, 2015б). Прежде всего, данное обстоятельство

связано с осознанием того факта, что таксономическая структура наездников на видовом уровне оказалась гораздо сложнее, чем было принято считать еще сравнительно недавно (Smith et al., 2008). Это, разумеется, в основном связано с информацией, полученной в ходе молекулярно-генетических исследований, однако, как продемонстрировано выше, данные хромосомного анализа также подтверждают указанную точку зрения. Более того, во многих группах видов паразитических Hymenoptera, очевидно, существует отчетливая корреляция между степенью морфологических и хромосомных различий, с одной стороны, и уровнем репродуктивной изоляции – с другой (см., например: Gokhman, 2015). Наконец, с учетом того обстоятельства, что признаки структуры кариотипа являются в широком смысле морфологическими (Gokhman, 2009), эти особенности подчас оказываются единственными особенностями морфологии, по которым можно разделить те или иные близкие виды (Gokhman, 2015).

Использование результатов хромосомного анализа наездников в филогенетических и эволюционных исследованиях

Филогенетический анализ хромосомных перестроек, обнаруженных у паразитических Hymenoptera, может оказаться достаточно эффективным. Например, исследование хромосомных наборов хальцид рода *Aphelinus* Dalman (Aphelinidae) показало (Gokhman et al., 2015), что исходным для этого рода, вероятно, является гаплоидный кариотип с пятью близкими по размерам метацентрическими хромосомами, характерный для менее продвинутых видовых комплексов *daucicola(A. daucicola* Kurdjumov) и *mali(A. coreae* Hopper et Woolley, *A. glycinis* Hopper et Woolley, *A. rhamni* Hopper et Woolley, а также *A. mali* (Haldeman)). В то же время у видов комплекса *varipes*, имеющих n = 4 (*A. atriplicis* Kurdjumov, *A. certus* Yasnosh и *A. varipes* (Förster)), обнаружен хромосомный набор с одним крупным метацентриком и еще одним – среднего размера, а также двумя более мелкими акроцентрическими хромосомами. Очевидно, в рассматриваемой группе произошло хромосомное слияние и несколько перицентрических инверсий. При этом, у двух других представителей данного комплекса, *A. kurdjumovi* Mercet и *A. hordei* Kurdjumov, являющихся сестринскими видами, вначале сохраняется более короткий метацентрик (*A. hordei*), хотя его центромера немного сдвигается в терминальном направлении, а затем данный элемент превращается в близкую по размерам акроцентрическую хромосому (*A. kurdjumovi*); в последнем случае, видимо, имели место последовательные перицентрические инверсии. Интересно, что размер генома представителей комплекса *mali* (определенный как цитофотометрически, так и по результатам полного секвенирования геномов) существенно выше, чем у двух других изученных нами групп рода *Aphelinus*, несмотря на сходство кариотипов данного комплекса с таковым *daucicola* и их отличие от хромосомных наборов группы *varipes*.

Вообще говоря, одновременное исследование кариотипов и размеров генома паразитических перепончатокрылых показывает, что рассматриваемые характеристики зачастую эволюционируют более или менее независимо друг от друга (см., например: Gokhman et al., 2011). В свою очередь, это связано как с возможностью существенного накопления/утраты повторяющихся последовательностей ДНК (как правило, в гетерохроматиновых районах) без заметных изменений структуры кариотипа (по крайней мере, числа хромосом), так и с тем, что многие хромосомные перестройки, известные для наездников (Gokhman, 2009), практически не отражаются на размерах генома, определяемых современными методами, вследствие весьма ограниченных изменений количества ядерной ДНК в подобных случаях.

В некоторых случаях удается не только идентифицировать те или иные преобразования хромосомных наборов, базируясь на существующих филогенетических реконструкциях, но и выделить синапоморфии по особенностям структуры кариотипа. Например, относительно низкие хромосомные числа некоторых представителей рода *Eurytoma* Illiger с n = 5-7, очевидно, представляют собой апоморфные состояния этого признака по сравнению с плезиоморфным n = 10, характерным для других видов данного таксона (Gokhman, Mikhailenko, 2008). Указанные представители *Eurytoma* – *Eu. robusta* Mayr, *Eu. serratulae* (Fabricius) и *Eu. Compressa* (Fabricius) – принадлежат к двум группам видов, *robusta* и *tibialis*, и, таким образом, эти группы являются синапоморфными не менее, чем по трем хромосомным слияниям, а представители последней из них, *Eu. compressa* и *Eu. serratulae* с n = 5 и 6 соответственно, – по еще одной подобной перестройке.

Значение хромосомного исследования для решения вопросов генетики паразитических перепончатокрылых

Сведения о хромосомных числах наездников и других перепончатокрылых, наряду с их использованием в систематике, могут оказаться полезными и для генетиков, в частности, в рамках популярной ныне концепции больших массивов данных ("big data") (May, 2014). Например, нам в сотрудничестве с зарубежными коллегами удалось продемонстрировать существенно более высокий разброс уровней генетической рекомбинации у общественных (эусоциальных) перепончатокрылых по сравнению с одиночными (Ross et al., 2015). В качестве мерила такой рекомбинации были использованы имевшиеся в нашем распоряжении оригинальные и литературные данные о хромосомных числах более полутора тысяч видов перепончатокрылых. Указанные сведения были наложены на филогенетическое древо отряда Hymenoptera, построенное по результатам изучения девяти последовательностей ДНК этой группы, взятых из хорошо известного Интернет-депозитария под названием GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank). В частности, скорость эволюции хромосомных чисел, т.е. межвидовая дисперсия по рассматриваемому показателю, у общественных перепончатокрылых оказалась примерно втрое выше, чем у одиночных.

Для цитогенетического исследования наездников, как и многих других организмов, также применяются "традиционные" методы дифференциальной окраски, а именно, C- и AgNOR-бэндинг, соответственно выявляющие на хромосомах конститутивный гетерохроматин и область ядрышкового организатора (Gokhman, 2009). В частности, с помощью C-окраски у *Dirophanesinvisor* (Thunberg) из семейства Ichneumonidae впервые для паразитических перепончатокрылых был обнаружен популяционный полиморфизм по гетерохроматиновым блокам (Гохман, 1997). Более того, в этой же работе показано, что близкие виды наездников с одинаковым числом хромосом (*D. invisor* и *D. fulvitarsis* (Wesmael) с 2n = 20) могут резко различаться по величине и локализации блоков конститутивного гетерохроматина. С другой стороны, число и расположение ядрышковых организаторов, т.е., с точки зрения молекулярной генетики, кластеров рибосомной ДНК (см. ниже), также достаточно лабильно, и может существенно различаться даже в пределах рода (см., например: Giorgini, Baldanza, 2004).

Что же касается современных методов хромосомного исследования паразитических Hymenoptera, то в последние годы их применение существенно возросло. Одним из таких методов, в частности, является окраска AT- и ГЦ-специфичными флуорохромами (Gokhman, 2009). Примером первых могут служить такие красители, как DAPI или Hoechst 33258, а вторых –

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

хромомицин A_3 (CMA_3). Поскольку хромосомная ДНК паразитических перепончатокрылых, как правило, обогащена АТ-парами, она почти полностью окрашивается соответствующими флуорохромами, за исключением области ядрышкового организатора, которая, в свою очередь, селективно окрашивается CMA_3 (Bolsheva et al., 2012).

Весьма важным методом изучения хромосом также является гибридизация *insitu*, подразумевающая использование меченных тем или иным способом последовательностей ДНК и позволяющая локализовать их на хромосомах. Например, именно с помощью этого метода была выполнена пионерская для своего времени работа, продемонстрировавшая локализацию генома симбиотического полиднавируса на одной из хромосом браконида *Cotesiacongregata* (Say) (Belle et al., 2002). Ныне, однако, в качестве меток для вышеуказанных последовательностей ДНК служат почти исключительно различные флуорохромы, в силу чего сама методика получила название флуоресцентной гибридизации *insitu*, или FISH. Объем исследований, выполненных с использованием данного метода, постоянно возрастает. Так, при помощи FISH нами впервые проведено сравнительное изучение локализации кластеров рДНК у представителей надсемейств Ichneumonoidea (семейство Ichneumonidae), Cynipoidea (Cynipidae) и Chalcidoidea (Eurytomidae и Torymidae) (Gokhman et al., 2014a). На основании собственных (Bolsheva et al., 2012; Gokhman et al., 2014a) и литературных данных (Belle et al., 2002; Van Vugt et al., 2005; Carabajal Paladino et al., 2013) было продемонстрировано, что количество кластеров рДНК в гаплоидных хромосомных наборах паразитических Hymenoptera варьирует от одного до шести. Данный показатель в целом коррелирует с числом хромосом, хотя исключения из этого правила встречаются довольно часто (например, в семействе Eurytomidae). В нашей недавней работе (Gokhman et al., 2014a) также впервые показано, что у вышеприведенных перепончатокрылых (и, очевидно, у наездников в целом) отсутствуют ДНК-повторы типа TTAGG, характерные для теломерных областей хромосом многих других насекомых, включая большинство жалящих Hymenoptera. Необходимо, однако, отметить, что отсутствие данных повторов было выявлено и у единственного изученного представителя надсемейства Vespoidea, *Metapolybiadecorata* (Gribodo) из семейства Vespidae (Menezes et al., 2013), и, таким образом, картина распределения вышеуказанных последовательностей в пределах отряда перепончатокрылых в настоящее время является существенно более сложной, чем это представлялось еще несколько лет назад (Mason et al., 2016). Кроме того, FISH в сочетании с техникой хромосомной микродиссекции позволяет опознавать отдельные хромосомы и их сегменты, получающие те или иные флуоресцентные метки. С использованием подобной методики, т.е. с помощью многоцветной FISH, или хромосомного пэйнтинга, пока изучен единственный вид перепончатокрылых, а именно наездник *Nasoniavitripennis* (Walker) из семейства Pteromalidae (Rütten et al., 2004).

Таким образом, FISH в настоящее время является важнейшим способом физического картирования последовательностей ДНК на хромосомах различных организмов (в том числе паразитических перепончатокрылых), что делает его весьма перспективным методом в связи с резким ростом объема исследований по секвенированию геномов (Gadau et al., 2015). Дополнительную важность этой методике придает тот факт, что повторяющиеся последовательности, обычно занимающие значительную часть генома эукариот, с большим трудом поддаются картированию при полногеномном секвенировании (см., например: Treangen, Salzberg, 2011), но успешно картируются с помощью FISH.

Наконец, все большее распространение в изучении хромосом наездников, очевидно, будут находить методы иммуноцитогенетики, позволяющие определять содержание и локализацию различных хромосомных компонентов. Например, в ходе нашего исследования (Bolsheva et al., 2012) впервые для перепончатокрылых изучено распределение интенсивности метилирования ДНК по длине хромосом *Entedoncionobius*Thomson и *E. cioni* Thomson (Eulophidae) с использованием антител к 5-метилцитозину. Как известно, метилирование оснований ДНК (прежде всего цитозина) существенно влияет на уровень работы различных генов (Glastad et al., 2011). Оказалось, что наиболее интенсивные метки выявляются в теломерных областях хромосом обоих представителей рода *Entedon* Dalman, хотя на некоторых хромосомах также обнаружены более слабые прицентромерные и/или интеркалярные сигналы.

Перспективы хромосомных исследований

Из вышеизложенного становится ясно, что сочетание классических и современных методов, используемых для изучения хромосом паразитических перепончатокрылых из природных популяций и лабораторных культур, позволяет достичь результатов, весьма важных с точки зрения филогенетики, систематики и генетики данной группы (Гохман, 2015б). Очевидно, наиболее перспективные направления подобных исследований будут прежде всего связаны с выявлением, описанием и диагностикой криптических видов, особенно в тех таксонах, где уже отмечены различия по структуре кариотипа между близкими по происхождению формами (например, у хальцид семейств Encyrtidae, Aphelinidae, Pteromalidae и др. – см.: Гохман, 2015а). Кроме того, одновременное изучение структуры кариотипа и размеров генома паразитоидов позволит лучше понять многие вопросы геномной эволюции этих насекомых. Наконец, результаты физического картирования последовательностей ДНК могут быть весьма важны для будущих исследований по секвенированию генома наездников.

Данная работа частично поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (15-04-07709).

Литература

1. Гохман В.Е. 1997. Дифференциальная окраска хромосом наездников рода *Dirophanes* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Зоологический журнал, 76(1): 65–68.
2. Гохман В.Е. 2015а. Итоги и перспективы хромосомного исследования основных групп наездников надсем. Chalcidoidea (Hymenoptera), имеющих экономическое значение. Энтомологическое обозрение, 94(2): 328–336.
3. Гохман В.Е. 2015б. Сравнительная кариология паразитических перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera): между прошлым и будущим. Труды Русского энтомологического общества, 86(2): 31–40.
4. Коряков Д.Е., Жимулев И.Ф. 2009. Хромосома. Структура и функции. Новосибирск: Издательство СО РАН. 258 с.
5. Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука. 191 с.
6. Aguiar A.P., Deans A.R., Engel M.S., Forshage M., Huber J.T., Jennings J.T., Johnson N.F., Lelej A.S., Longino J.T., Lohrmann V., Mikó I., Ohl M., Rasmussen C., Taeger A., Yu D.S.K. 2013. Order Hymenoptera. Zootaxa, 3703(1): 51–62.
7. Baur H., Kranz-Baltensperger Y., Cruaud A., Rasplus J.-Y., Timokhov A.V., Gokhman V.E. 2014. Morphometric analysis and taxonomic revision of Anisopteromalus Ruschka (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) – an integrative approach // Systematic Entomology, 39(4): 691–709.

8. Belle E., Beckage N.E., Rousselet J., Poirié M., Lemeunier F., Drezen J.-M. 2002. Visualization of polydnavirus sequences in a parasitoid wasp chromosome. Journal of Virology, 76: 5793–5796.
9. Bolsheva N.L., Gokhman V.E., Muravenko O.V., Gumovsky A.V., Zelenin A.V. 2012. Comparative cytogenetic study on two species of the genus Entedon Dalman, 1820 (Hymenoptera: Eulophidae) using DNA-binding fluorochromes and molecular and immunofluorescent markers. Comparative Cytogenetics, 6(1): 79–92.
10. Bouček Z., Rasplus J.-Y. 1991. Illustrated key to West-Palearctic genera of Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea*)*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. 140 p.
11. Carabajal Paladino L., Papeschi A., Lanzavecchia S., Cladera J., Bressa M.J. 2013. Cytogenetic characterization of Diachasmimorpha longicaudata (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid wasp used as a biological control agent. European Journal of Entomology, 110(3): 401–409.
12. Chesters D., Wang Y., Yu F., Bai M., Zhang T.-X., Hu H.-Y., Zhu C.-D., Li C.-D., Zhang Y.-Z. 2012. The integrative taxonomic approach reveals host specific species in an encyrtid parasitoid species complex. *PLOS ONE*, 7(5): e37655.
13. Clarke A.R., Walter G.H. 1995. "Strains" and the classical biological control of insect pests. Canadian Journal of Zoology, 73: 1777–1790.
14. Crozier R.H. 1975. Animal cytogenetics 3(7). Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. V + 95 p.
15. Derocles S.A.P., Plantegenest M., Rasplus J.-Y., Marie A., Evans D.M., Lunt D.H., Le Ralec A. 2016. Are generalist Aphidiinae (Hym. Braconidae) mostly cryptic species complexes? Systematic Entomology, 41(2): 379–391.
16. Gadau J., Rütten K., Neusser M. 2015. Parasitoid wasps (Hymenoptera). *In*: Sharakhov I.V. (ed.). Protocols for cytogenetic mapping of arthropod genomes. Boca Raton: CRC Press: 257–284.
17. Gauld I.D., Bolton B. 1988. The Hymenoptera. Oxford: Oxford University Press. XI + 332 p.
18. Gebiola M., Giorgini M., Navone P., Bernardo U. 2012. A karyological study of the genus Pnigalio Schrank (Hymenoptera: Eulophidae): Assessing the taxonomic utility of chromosomes at the species level. Bulletin of Entomological Research, 102: 43–50.
19. Giorgini M., Baldanza F. 2004. Species status of two populations of Encarsia sophia (Girault & Dodd) (Hymenoptera: Aphelinidae) native to different geographic areas. Biological Control, 30: 25–35.
20. Glastad K.M., Hunt B.G., Yi S.V., Goodisman M.A.D. 2011. DNA methylation in insects: on the brink of the epigenomic era. Insect Molecular Biology, 20(5): 553–565.
21. Godfray H.C.J. 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton: Princeton University Press. XI + 475 p.
22. Gokhman V.E. 2009. Karyotypes of parasitic Hymenoptera. Dordrecht: Springer Science + Business Media B.V. XIII + 183 p.
23. Gokhman V.E. 2015. Chromosomal analysis: an effective research tool in phylogenetics and taxonomy of parasitoid Hymenoptera. Кавказский энтомологический бюллетень, 11(1): 71–73.
24. Gokhman V.E., Anokhin B.A., Kuznetsova V.G. 2014a. Distribution of 18S rDNA sites and absence of the canonical TTAGG insect telomeric repeat in parasitoid Hymenoptera. Genetica, 142(4): 317–322.
25. Gokhman V.E., Fedina T.Yu., Timokhov A.V. 1999. Life-history strategies in parasitic wasps of the Anisopteromalus calandrae complex (Hymenoptera: Pteromalidae). Russian Entomological Journal, 8(3): 201–211.
26. Gokhman V.E., Johnston J.S., Small C., Rajwani R., Hanrahan S.J., Govind S. 2011. Genomic and karyotypic variation in Drosophila parasitoids (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae). Comparative Cytogenetics, 5(3): 211–221.
27. Gokhman V.E., Kuhn K.L., Hopper K.R. 2015. Genome size and karyotype variation among closely related parasitoids of aphids (Hymenoptera: Aphelinidae). 4th International Entomophagous Insects Conference. Torre del Mar, Málaga, Spain, 4-9 October 2015: 152.
28. Gokhman V.E., Mikhailenko A.P. 2008. Karyotypic diversity in the subfamily Eurytominae (Hymenoptera: Eurytomidae). Folia biologica (Kraków), 56(3–4): 209–212.
29. Gokhman V.E., Timokhov A.V., Fedina T.Yu. 1998. First evidence for sibling species in Anisopteromalus calandrae (Hymenoptera: Pteromalidae). Russian Entomological Journal, 7(3–4): 157–162.
30. Gokhman V.E., Westendorff M. 2003. Chromosomes of Aphidius ervi Haliday, 1834 (Hymenoptera, Braconidae). Beiträge zur Entomologie, 53(1): 161–165.
31. Gokhman V.E., Yefremova Z.A., Yegorenkova E.N. 2014b. Karyotypes of parasitic wasps of the family Eulophidae (Hymenoptera) attacking leaf-mining Lepidoptera (Gracillariidae, Gelechiidae). Comparative Cytogenetics, 8(1): 31–41.
32. Heraty J., Ronquist F., Carpenter J.M., Hawks D., Schulmeister S., Dowling A.P., Murray D., Munro J., Wheeler W.C., Schiff N., Sharkey M. 2011. Evolution of the hymenopteran megaradiation. Molecular Phylogenetics and Evolution, 60: 73–88.
33. Kenyon S.G., Buerki S., Hansson C., Alvarez N., Benrey B. 2015. Uncovering cryptic parasitoid diversity in Horismenus (Chalcidoidea, Eulophidae). *PLOS ONE*, 10(9): e0136063.
34. König K., Krimmer E., Brose S., Gantert C., Buschlüter I., König C., Klopfstein S., Wendt I., Baur H., Krogmann L., Steidle J.L.M. 2015. Does early learning drive ecological divergence during speciation processes in parasitoid wasps? Proceedings of the Royal Society B, 282: 20141850.
35. Mason J.M., Randall T.A., Capkova Frydrychova R. 2016. Telomerase lost? Chromosoma,125: 65–73.
36. May M. 2014. Big biological impacts from big data. Science, 344(6189): 1298–1300.
37. Menezes R.S.T., Silva T.M., Carvalho A.T., Andrade-Souza V., Silva J.G., Costa M.A. 2013. Numerical and structural chromosome variation in the swarm-founding wasp Metapolybia decorata Gribodo 1896 (Hymenoptera, Vespidae). Genetica, 141(7–9): 273–280.
38. Quicke D.L.J. 1997. Parasitic wasps. London: Chapman and Hall. XVII + 470 p.
39. Ross L., Blackmon H., Lorite P., Gokhman V.E., Hardy N.B. 2015. Recombination, chromosome number and eusociality in the Hymenoptera. Journal of Evolutionary Biology, 28(1): 105–116.
40. Rütten K.B., Pietsch C., Olek K., Neusser M., Beukeboom L.W., Gadau J. 2004. Chromosomal anchoring of linkage groups and identification of wing size QTL using markers and FISH probes derived from microdissected chromosomes in Nasonia (Pteromalidae: Hymenoptera). Cytogenetic and Genome Research, 105: 126–133.
41. Smith M.A., Rodriguez J.J., Whitfield J.B., Deans A.R., Janzen D.H., Hallwachs W., Hebert P.D.N. 2008. Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 105(34): 12359–12364.
42. Timokhov A.V., Gokhman V.E. 2003. Host preferences of parasitic wasps of the Anisopteromalus calandrae species complex (Hymenoptera: Pteromalidae). Acta Societatis Zoologicae Bohemicae, 67(1): 35–39.
43. Treangen T.J., Salzberg S.L. 2011. Repetitive DNA and next-generation sequencing: computational challenges and solutions. Nature Reviews Genetics, 13(1): 36–46.
44. Van Vugt J.J.F.A., de Nooijer S., Stouthamer R., de Jong H. 2005. NOR activity and repeat sequences of the paternal sex ratio chromosome of the parasitoid wasp Trichogramma kaykai. Chromosoma, 114: 410–419.
45. Zhang Y.-Z., Si S.-l., Zheng J.-T., Li H.-L., Fang Y., Zhu C.-D., Vogler A.P. 2011. DNA barcoding of endoparasitoid wasps in the genus Anicetus reveals high levels of host specificity (Hymenoptera: Encyrtidae). Biological Control, 58: 182–191.

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-R-9375 Обзор

Полуконова Н.В.

Цитогенетические и молекулярно-генетические методы в реализации комплексного подхода к решению проблем систематики и эволюции комаров-звонцов подсемейства Chironominae

ФГБОУ ВО Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского Минздрава России, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, г. Саратов, Россия

Polukonova N.V.

Cytogenetic and molecular genetic methods in the implementation of the comprehensive approach to the problems of systematics and evolution of chironomids subfamily Chironominae

Ключевые слова: комары-звонцы, Chironominae, Chironomini, Chironomus, проблемы систематики, эволюция, дезимагинизация, кариотипы, COI, COII, филогения, молекулярные реконструкции, время дивергенции

Keywords: Chironominae, Chironomini, Chironomus, problems of systematics, evolution, dezimaginizatsiya, karyotypes, COI, COII, phylogeny, molecular reconstruction, time of divergence

Chironominae: проблемы систематики, эволюции и филогении

Комары-звонцы, или хирономиды подсемейства Chironominae (Chironomidae, Diptera, Nematocera) относятся к насекомым с полным метаморфозом и дезимагинизацией, крылатая стадия большинства из которых стала афагом. У насекомых с дезимагинизацией наибольшие изменения в филогенезе протекают на преимагинальных стадиях, следуя по пути совершенствования, а имаго меняются слабо, обладая более древними признаками. Поэтому при исследовании систематического положения и эволюции таксонов подсемейства Chironominae использование морфологических признаков особенно только одной стадии развития не может дать достоверных и однозначных результатов. Кроме того, сложность морфологического строения комаров-звонцов, чрезвычайное видовое разнообразие и различие в экологии видов порождают элемент предвзятости в оценке эволюционной значимости одних морфологических преобразований перед другими, и, как следствие, субъективное представление о филогении таксонов. Неизбежен комплексный подход с использованием цито- и молекулярно-генетических методов.

Подсемейство Chironominae одно из девяти подсемейств Chironomidae и второе, после Orthocladiinae, по разнообразию таксонов (Маркарченко, Макарченко, 1999). Представители этого подсемейства населяют все зоогеографические области, исключая Антарктиду (Маркарченко, Макарченко, 1999). К настоящему времени по существующим сводкам (Coffman, Ferrington, 1996;Макарченко, Макарченко, 2006;Cranston, Martin, 2007; www.eol.org; www.animaldiversity.ummz.umich.edu; www.insects.ummz.lsa.umich.edu; www.boldsystems.org; www.faunaeur.org; www.taxonomy.nl) подсемейство Chironominae представлено тремя трибами - Chironomini, Tanytarsini и Pseudochironomini, включающими свыше 90 родов. К трибе Chironomini относится не менее 69 родов, к Tanytarsini - не менее 16, к Pseudochironomini - не менее пяти.

Реконструированная нами схема (рис. 1) эволюции нуклеотидной и аминокислотной последовательностей первой субъединицы цитохром С оксидазы Chironominae показала существование четырех эволюционных линий гена *COI*, три из которых соответствуют трибам Tanytarsini (=Tanytarsini), Pseudochironomini (=Pseudochironomini – *Riethia*+ *Endochironomus*+ *Synendotendipes*+*Polypedilum*+*Sergentia*) и Chironomini (= Chironomini – *Stenochironomus*–*Endochironomus*–*Synendotendipes*–*Sergentia*–*Polypedilum*+*Riethia*).

Четвертая линия, соответствующая *Stenochironomus*, значительно обособлена от трех остальных и возможно представляет собой линию отдельного подсемейства, что позволило скорректировать систематическое положение ряда таксонов внутри семейства в целом (Демин, 2011; Демин и др., 2011; Полуконова и др., 2013). Однако постоянно описывающиеся новые виды и рода могут изменить статус уже известных крупных таксонов.

Наличие в клетках слюнных желез личинок комаров-звонцов политенных хромосом (ПХ) не только сделало их излюбленным цитогенетическим объектом для изучения функционирования интерфазных хромосом эукариот (Кикнадзе, 1972; Жимулев, 1992), но и способствовало лучшему пониманию путей эволюции кариотипа этой группы насекомых на самом высоком уровне – уровне дзета-кариологии (White, 1978), а также наметило определенный этап в совершенствовании комплексного подхода – сопоставлению хромосомной и морфологической дивергенции видов в ходе их эволюции (Шобанов, 1990, 2000, 2002; Полуконова, 2005).Для представителей подсемейства Chironominae трибы Chironomini круг цитогенетических показателей, которые можно было использовать в систематике, расширился за счет возможности анализа дисковой структуры ПХ и на этой основе идентификации хромосомных плеч (Keyl, 1962; Белянина, 1983; Петрова, 1993; Кикнадзе и др., 1991, 1996; 2004; Шобанов, 1994 а, б; Гундерина, 2001; Дурнова, 1998, 2010;Полуконова, 2005; Durnovaetal., 2015 и др.).

Самым крупным родом трибы Chironomini является *Chironomus*, он насчитывает более 120 видов обитающих ныне на всех материках кроме Антарктиды (Шобанов др., 1996). Существуют разные точки зрения на подродовой состав *Chironomus*: зарубежные исследователи только на основании сходства рисунка дисков ПХ выделяют четыре подрода: *Chironomus*s. str., *Camptochironomus*, *Lobochironomus*, *Chaetolabis*(Cranstonetal., 1989). В то время, как российские исследователи считают *Camptochironomus*отдельным родом, учитывая серьезные отличия в морфологии и этологии имагинальной стадии (Шобанов др., 1996; Полуконова, 2005). В результате с учетом нового подрода *Halochironomus(Chironomus*), включающего виды *Chironomus* группы albidus из Каспийского моря (Полуконова и др, 2005; Белянина и др., 2005), *Chironomus*, с нашей точки зрения, представлен четырьмя подродами - *Chironomus*s. str., *Halochironomus*, *Lobochironomus*, *Chaetolabis*.

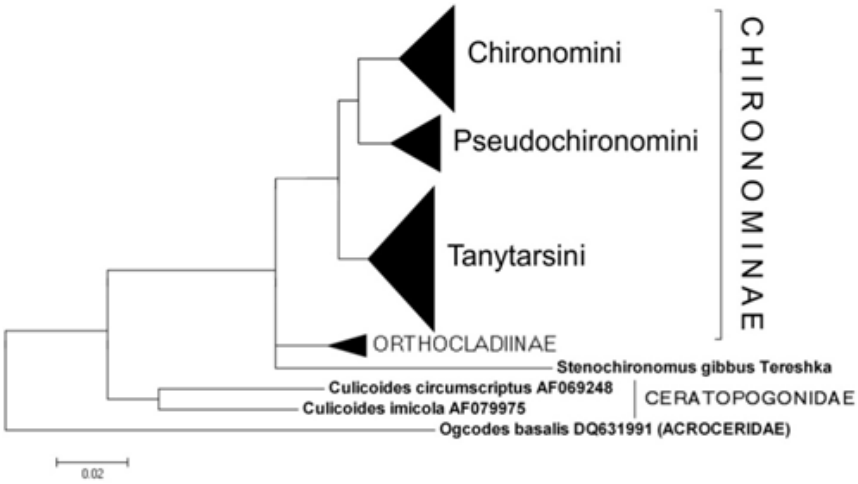

Рисунок 1. Эволюционные линии гена COI подсемейства Chironominae (Демин, 2011; Демин и др., 2011)

Рода, наиболее близкие к *Chironomus* – *Baeotendipes*, *Einfeldia*, *Camptochironomus*и *Benthalia*, в совокупности представлены примерно 18 видами. *Chironomus* являетсяодним из наиболее эволюционно молодых родов бентосных хирономид (Соколова, 1983; Кикнадзе и др., 1991; Шобанов, 2000). Его виды находятся на разных этапах эколого-морфологической и хромосомной дифференциации (Гундерина, Кикнадзе, 2000; Полуконова, 2005), в связи с чем, представляют собой удобную модель для исследования начальных этапов не только дифференциации внутри групп близкородственных видов, но и эволюции в целом.

Внутриродовая дифференциация *Chironomus* очень сложна, и создает массу трудностей для систематиков. Так, согласно гидробиологической классификации личинки *Chironomus* различаются наличием и степенью развития латеральных и вентральных отростков VII и VIII брюшных сегментов; выделяют три личиночных типа: salinarius, tummi, plumosus (Липина, 1928) не имеющих таксономического статуса. Кариотипическая классификация, основанная на межвидовой изменчивости последовательностей дисков в гомологичных плечах ПХ и комбинации хромосомных плеч, привела к выделению 17 цитологических комплексов (Keyl, 1962; Wülker, Klötzli, 1973; Martinetal., 1974), не имеющих таксономического статуса. Кроме того, выделяют еще близкородственные виды и ассоциации видов-двойников, объединяющиеся в т. н. группы видов (Devaietal., 1983; Ryseretal., 1983; Шобанов, 1989 и др.). Группа видов – также нетаксономическая (или квазитаксономическая категория), объединяющая эволюционно близкие виды, сходные по морфологии и кариотипу (Шобанов и др., 1996). При этом часто для групп видов отсутствуют четкие диагностические критерии, объединение осуществляется по принципу относительного сходства. Все представители группы – морфологические двойники, надежно различающиеся только по хромосомным показателям, как по ряду последовательностей дисков ПХ, так и по размерам прицентромерного гетерохроматина.

Даже, несмотря на сложность, более или менее понятную картину внутриродовой группировки все-таки нарушают изредка встречающиеся исключения. Такие, как *Chironomuspolonicus*(=*Ch. kabardensis*(Кармоков, Полуконова 2012; Кармоков, 2013), который по строению личинки (в частности, неокрашенному ГС) и структуре кариотипа (сочетанию хромосомных плеч - AE, CD, BF)близок видам цитокомплекса pseudothuimmi, а по имаго, в частности, по строению верхних придатков (SVo) гениталий самца С-типа – видам thummi-комплекса. В то время, как у имаго видов комплекса pseudothuimmiSVo формы «башмачка» (Strenzke, 1959). Другим примером исключения является представитель подрода *Chironomus*s. str. - *Ch. novosibiricus* (Кикнадзе, Истомина, 2000), по сочетанию хромосомных плеч(AB, CF, GED) относящийся к цитокомплексу modifiedcamptochironomus, более близкому видам *Camptochironomus*.

Особенности цитогенетического метода

Основными цитогенетическими критериями служат особенности организации ПХ из клеток слюнных желез личинок. При характеристике кариотипа используют такие показатели, как число хромосом (2n), сочетание хромосомных плеч, степень конъюгации гомологов, локализация и выраженность центромерных районов, количество прицентромерного гетерохромотина, число, локализация и степень развития активных районов ПХ – ядрышковых организаторов (ЯО), колец Бальбиани (КБ), крупных пуфов, а также последовательность дисков ПХ (Кикнадзе, 1972). Благодаря принципу эволюционной уникальности хромосомных перестроек их используют для реконструкции филогенетических отношений между видами (Wuelker, 1980; Шобанов, 2000; Шобанов, Зотов, 2001; Полуконова, 2003 б).

Среди комаров-звонцов представители подсемейства Chironominae лучше других изучены цитогенетически – кариотипы известны для 188 видов из 24 родов, из них 180 видов из 20 родов принадлежат самой большой по объему трибе Chironomini. Для большинства Chironominae характерен хромосомный полиморфизм инверсионного типа (Keyl, 1962; Кикнадзе и др., 1991 и др.), изучение которого важно для понимания микроэволюции этой группы насекомых. Инверсионные разломы в хромосомах, в основном, приходятся на строго определенные диски или междисковые районы – «горячие точки» в геноме (Стегний и др., 1976). На основании анализа структуры ПХ у комаров-звонцов был вскрыт принцип их эволюции – образование внутри цитокомплексов больших групп видов-двойников (Кикнадзе и др., 1991). Признаками, дифференцирующими эти виды-двойники, могли быть только специфические фиксированные комбинации хромосомных последовательностей, отличающиеся между собой одной или несколькими последовательными и параллельными инверсиями (Keyl, 1962; Kiknadze, 1987; Кикнадзе и др., 1996). В качестве интегрирующего признака кариотип выступает в тех случаях, когда он способствует объединению видов в роды, а родов – в систематические группы более высокого ранга и используется в решении проблем эволюции надвидовых таксонов. Особенности

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

рисунка дисков ПХ у комаров-звонцов пока возможно использовать только при анализе близких родов, таких, как *Chironomus*, *Camptochironomus*, *Baeotendipes* и др. (Шобанов и др., 1996).

Несмотря на значительный прогресс в изучении кариотипов комаров-звонцов, проследить пути их эволюции на основании подсчета инверсионных шагов возможно только для *Chironomus*, что связано с эволюционной молодостью этого рода и наличием у его видов гомологичных участков хромосом, отсутствующих у большинства других родов подсемейства Chironominae. Такая гомология могла быть утеряна за счет большого количества структурных хромосомных перестроек, произошедших между видами как внутри, так и между родами и более высокими таксонами (Кикнадзе и др., 1996).

Хромосомный анализ проводится обычно для выявления родственных связей слабо различающихся между собой по морфологии видов хирономид в пределах рода. Его преимуществом служит надежность при определении вида (Белянина и др., 1990; Белянина и др., 1992; Белянина, Логинова (Полуконова), 1993 а-в; Логинова (Полуконова), Белянина, 1994; Белянина и др., 2000; Истомина и др., 2000; Полуконова и др., 2003, 2005; Кармоков и др., 2014; Karmokov et al., 2015), а недостатком – трудоемкость, невозможность оценки родственных связей удаленных таксонов (хорошо дифференцированных родов, триб), что делает данный метод недоступным для использования в систематике подсемейства Chironominae.

Хромосомный полиморфизм, эволюция кариотипа и дифференциация видов

Особенности хромосомного полиморфизма видов с аллопатрическим и симпатрическим обитанием

Близкородственные виды хирономин с аллопатрическим распространением могут характеризоваться отсутствием инверсионного полиморфизма (*Ch. bonus*и*Ch. plumosus*) или очень низким его уровнем (*Ch. piger* и *Ch. riparius;Ch. curabilis* и *Ch. nuditarsis*, *Microtendipessp.* из группы pedellus и*Microtendipespedellus*), но в этом случае обычно различаются по количеству гетерохроматина (Полуконова, 2005). Близкородственные виды хирономид с симпатрическим распространением: *Camptochironomus*(Полуконова и др., 2005 а, б) и большинство *Chironomus* (Белянина и др.., 1992 Полуконова, 2004 а, б; 2005) обладают сравнительно высоким уровнем инверсионного полиморфизма, за исключением совместно обитающих *Ch. dorsalis* и *Ch. sp.* из группы dorsalis, которые хромосомно мономорфны (Белянина, Логинова (Полуконова, 1993 а).

Роль хромосомного полиморфизма в эволюции видов

Унифицированная нами типология последовательностей ПХ *Chironomus* группы plumosus (рис. 2) с четырьмя типами последовательностей ПХ (Полуконова, 2005), позволила оценить роль разных типов последовательностей в эволюции и адаптации видов.

I тип – межвидовые гомологичные последовательности (13.1% от общего числа последовательностей группы plumosus); преобладание которых у какого-то вида указывает на его наибольшее сходство с исходным в группе.II тип – внутривидовые базовые последовательности(12.4%), служат хромосомным «портретом» вида и составляют стабильную часть генома вида. Чем больше у вида последовательностей этого типа, тем дальше он удален от исходного в группе. III тип – редкие внутривидовые последовательности (31.4%), представляют варьирующую часть кариофонда вида, встречаются с низкой частотой (1–2%) и в гетерозиготном состоянии.IV тип – часто встречаемые внутривидовые последовательности(43.1%), присутствуют не в каждой популяции, усиливают межвидовую дифференциацию. Частота встречаемости личинок с этим типом последовательностейможет достигать 50% и более.

Уровень полиморфизма за счет последовательностей IV типа и наличие последовательностей III типа в популяциях *Chironomus* могут быть использованы при характеристике реакции генома хирономид на воздействие среды.

Исходным в группе plumosus обычно рассматривался *Ch. plumosus* (Кикнадзе и др., 1996; Шобанов, 2000). По нашим данным, о близости *Ch. plumosus*к исходному виду свидетельствует преобладание в кариофонде последовательностейI типа. Наличие у этого вида последовательностейIII типа, определяющее его приспособительные возможности на основе инверсионного полиморфизма, по-видимому, делает неспособным такой вид генерировать дочерние. Пути образования видов с идентичными последовательностями II типа - *Ch. plumosus* и *Ch. bonus*от исходного, вероятно, связаны с перераспределением гетерохроматина в геноме, что свойственно гомосеквентным видам (Стегний, 1991).

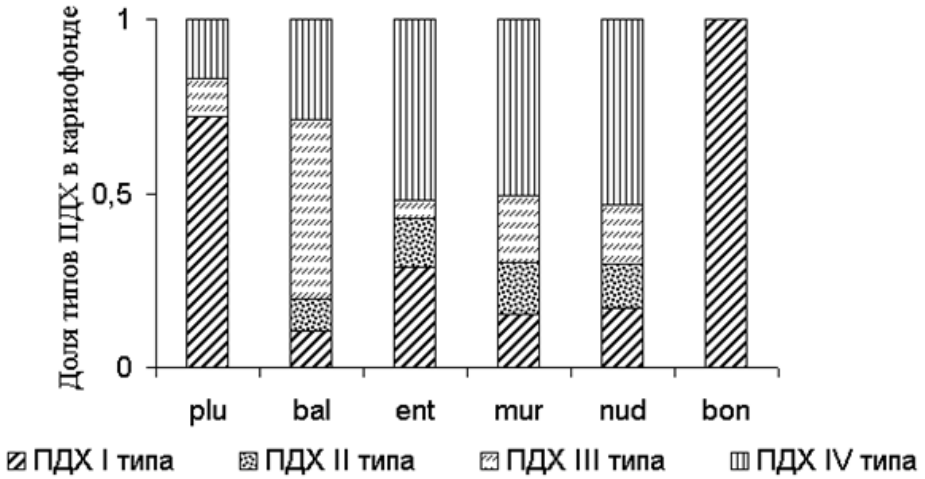

Рисунок 2. Доля последовательностей дисков хромосом (ПДХ) разных типов в кариофондах видов Chironomus группы plumosus

Эволюция кариотипа *Ch. bonus*, по-видимому, шла за счет аккумуляции гетерохроматина в В-хромосоме, а *Ch. plumosus* – распределения гетерохроматина по хромосомным плечам, способствуя включению «горячих точек» и переходу к полиморфному виду. Отсутствие у *Ch. plumosus* и *Ch. bonus* видоспецифичных базовых последовательностей подтверждает значимость гетерохроматина в эволюции кариотипа и указывает на возможность возникновения видов без изменения базовых последовательностей.

Для *Ch. balatonicus*, *Ch. entis*, *Ch. muratensis*, *Ch. nudiventris* отмечены другие пути эволюции кариотипа. Общим для этих видов служит наличие в кариофондах последовательностей I типа, не превышающее числа хромосомных плеч, и обязательное присутствие базовых последовательностей II типа, число которых (3–5) показывает удаленность этих видов от исходного. Выделены комплексы базовых последовательностей II типа, на основе которых происходила эволюция их кариотипов; межвидовая дифференциация кариотипаов этих видов усиливалась за счет негомологичных последовательностей III и IV типов.

Регистрация микроэволюционных процессов в популяциях одного вида

Анализ инверсионного полиморфизма *Ch. nuditarsis* предгорных и горных популяций (Полуконова, Кармоков, 2013; Кармоков, 2013) позволил зарегистрировать микроэволюционные процессы. Было установлено, что с увеличением высоты расположения водоема н.у.м. снижаются частоты зиготического сочетания ndtB2.2 и возрастает частота ndtG2.2. Значения цитогенетической дистанции между горной и предгорными выборками больше среднего (0.138) и варьируют от 0.174 до 0.223. Фактором, ограничивающим панмиксию и препятствующим обмену генами между предгорными и горными популяциями, может служить низкая температура воды высокогорных водоемов. Длительное препятствие обмена генами между предгорными и горными популяциями может привести к образованию нового вида.

Молекулярно-генетические методы и их возможности

Молекулярно-генетические методы в систематике и филогенетике основаны на выявлении сходств и различий между нуклеотидными или аминокислотными последовательностями исследуемых организмов. Использование такого подхода имеет ряд неоспоримых преимуществ перед традиционными – морфологическим и цитогенетическим. Во-первых, эволюционные изменения ДНК- и аминокислотных последовательностей протекают более плавно, чем изменения морфологических и цитогенетических признаков (Гурьев, 2002; Демин, 2011). Вследствие этого, степень сходства ДНК- и аминокислотных последовательностей напрямую зависит от эволюционной удаленности организмов, что позволяет проводить более точные реконструкции родственных связей (Жимулев, 1992). Во-вторых, при проведении молекулярной реконструкции обычно используются сотни и тысячи признаков, выраженные в изменчивости отдельных нуклеотидов или аминокислот сравниваемых последовательностей (Лухтанов, Кузнецова, 2009), в то время, как морфологические или цитогенетические методы реконструкций обычно оперируют несколькими десятками признаков (Павлинов, 2005). В-третьих, молекулярно-генетические данные проще морфологических и цитогенетических поддаются математической обработке, вследствие их сравнимости и воспроизводимости (Абрамсон, 2009). Для этих целей к настоящему моменту разработано множество программ использующих различные методы и алгоритмы оценки эволюционных связей ДНК- и аминокислотных последовательностей, позволяющих проводить молекулярно-генетические реконструкции в относительно короткие сроки, избегая излишнего субъективизма.

Основным способом отображения молекулярно-генетической информации служит графическая визуализация в виде дендрограмм, показывающих родственные связи ДНК или белков. При правильном выборе молекулярно-генетического маркера (гомологичного участка ДНК или белка, полиморфного у сравниваемых таксонов), полученная дендрограмма может отображать филогенетические взаимоотношения между организмами (Абрамсон, 2007).

Молекулярно-генетичекий подход включает в себя множество точных методов, ведущим из которых является секвенирование отдельных фрагментов генома или установление первичной нуклеотидной последовательности. При правильном выборе генетических маркеров, полученные данные легко сравниваются даже между отдаленными таксонами, что позволяет в максимальном приближении взглянуть на ход эволюции, сводя её к точечным мутациям и структурным перестройкам отдельных генов или сателлитной ДНК (Банникова, 2004).

Процесс секвенирования автоматизирован, и для обработки его результатов к данному моменту создано множество специализированных компьютерных программ, таких как CROMASPRO, PAUP, MEGA, ARLEQUINE, OLIGO, LASERGENE, GENETREE, DNASTAR, GENERUNNER и др. Однако самые точные сведения об эволюции видов дает расшифровка всей ДНК, но секвенирование полных геномов является пока малодоступным для массового применения в филогении. Поэтому в настоящее время при проведении филогенетических реконструкций, в том числе у комаров-звонцов, широкое применение получило использование отдельных маркерных фрагментов ДНК. Помимо секвенирования применяются и менее информативные молекулярно-генетические методы, позволяющие комплексно анализировать эволюцию всей ДНК или ее составных частей: RAPD, RFLP, ISSR, AFLP и др. Из них для анализа филогенетического родства в подсемействе Chironominae пока применялся только RAPD (Гундерина и др., 2009) и RFLP (Sharleyetal., 2004).

Быстрое накопление информации о структуре нуклеотидных и аминокислотных последовательностей различных организмов привело к необходимости создания молекулярно-генетичсеких баз данных. К настоящему моменту огромный пласт информации о последовательностях ДНК и аминокислот живых организмов, содержащийся в молекулярных базах данных, позволяет проводить самые разнообразные научные изыскания с привлечением информации, полученной независимыми группами исследователей со всего земного шара (Wilson, Goodman, 2008). Активные исследования молекулярной организации *Chironomus*начались с 1982 года, когда впервые была установлена частичная нуклеотидная последовательность гена $КБ_2$ для *C. pallidivittatus* (Jackleetal., 1982). Получены молекулярные характеристики генов, отдельных их участков и структурно-функциональных зон ПХ – центромер, теломер, ЯО, КБ, экдизоновых и температурных пуфов (Кикнадзе и др., 1989). Открытие у хирономид мобильных генетических элементов (МГЭ), выявленных первоначально при клонировании фрагментов ДНК КБ *Ch. riparius*, послужило одним из важных результатов их молекулярно-цитологического исследования, так как МГЭ рассматриваются как важный фактор видообразования (Кикнадзе и др., 1989).

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

К настоящему времени у видов наиболее широко распространенных родов подсемейства Chironominae – *Chironomus*, *Camptochironomus*, *Polypedilum*, *Tanytarsus*, *Paratanytarsus*, *Micropsectra* – частично или полностью определена нуклеотидная структура более чем 50 генов, а также структура некоторых мобильных генетических элементов, тандемных повторов и некоторых других некодирующих участков генома (www.ncbi.nlm.nih.gov). У многих видов хирономид исследованы, в основном, митохондриальные гены – гены первой и второй субединиц цитохром С оксидазы - *COI, COII* и цитохрома b (*CytB*), а из ядерных – гены EF-1α, ssp160, гены кодирующие структуру гемоглобина - gb2b и gbIX, ген 18S рДНК и ген карбомаилфосфат синтетазы (*CAD*) (www.ncbi.nlm.nih.gov). Нуклеотидные последовательности большинства других генов установлены для четырех видов – двух видов рода *Chironomus*из группы riparius – *Ch. riparius*, *Ch. piger* и двух видов *Camptochironomus* – *C. tentans* и *C. pallidivittatus*.

Применение гена COI мтДНК в молекулярной филогении

Среди множества возможных молекулярно-филогенетических маркеров одно из лидирующих мест, как по кругу решаемых задач, так и по объему проводимых исследований, принадлежит мтДНК. Митохондриальный геном многоклеточных животных имеет размер 15000-17000 пар нуклеотидов, что составляет приблизительно 1/10000 от наименьшего ядерного генома животных. Поэтому, по сравнению с ядерным геномом, получить чистые препараты мтДНК достаточно просто. Митохондриальные гены, как правило, уникальны, редко перекрываются и не содержат интронов. Структура митохондриального генома довольно стабильна: 13 белок-кодирующих генов, 2 гена рРНК, 22 гена тРНК и контрольный регион, содержащий сайты инициации, репликации и транскрипции (Сингер, Берг, 1998). Наследование мтДНК осуществляется по материнской линии. Эволюционные изменения происходят без участия рекомбинации связанных с кроссинговером, преимущественно, за счет точечных мутаций, инсерции и делеции сравнительно редки, что позволяет использовать гены мтДНК для оценки времени дивергенции таксонов с применением гипотезы молекулярных часов (Демин, 2011; Полуконова и др., 2013).

У большинства позвоночных животных при проведении молекулярно-генетических реконструкций в качестве маркера наиболее часто используется ген *CytB* мтДНК (Банникова, 2004; Полуконова и др., 2013 а, б), благодаря тому, что подбор праймеров, обеспечивающих его ПЦР-амплификацию, не представляет сложности. Проблема поиска универсальных праймеров для беспозвоночных животных долгое время оставалась сдерживающим фактором широкого применения молекулярно-филогенетического подхода в изучении их эволюции до тех пор, пока не были разработаны универсальные праймеры для фрагмента гена*COI*(Folmeretal., 1994). Ген *COI* считается одним из наиболее эволюционно консервативных в митохондриальном геноме (Wolstenholme, Clary, 1985), что позволяет проводить изучение филогении далеких таксонов. В то же время, наблюдаемое количество синонимичных замен достаточно для проведения исследований на межвидовом и популяционном уровнях (Folmeretal., 1994; Полуконова и др., 2013 а, б; Дурнова и др., 2014). Число эволюционных работ по беспозвоночным животным с использованием последовательностей гена *COI* в последние годы стремительно возрастает, следовательно, этот маркер можно рассматривать как наиболее перспективный для филогенетических исследований.

Крупнейшая из баз – GeneBank (www.ncbi.nlm.nih.gov) содержит сведения более 1900 нуклеотидных последовательностях, принадлежащих 1255 видам Chironomidae. Из них на долю самого изученного гена семейства - *COI* митохондриальной ДНК, приходится 2/9 части от общего числа последовательностей, установленные для 215 видов. Возросший в последнее время интерес к изучению этого гена связан не только с уникальными особенностями его наследования и эволюции (Huangetal., 2008), но и с началом реализации проекта «BarcodingOfLife», предполагающего ДНК-штрихкодирование всех живых организмов на основе последовательности гена *COI*. В созданной для реализации этого проекта базе данных – Bold-system (www.boldsystems.org) на настоящий момент находится информация о более чем 3200 последовательностях гена *COI*, принадлежащих 300 видам подсемейства Chironominae. Совокупность изложенных данных делает ген *COI* самым привлекательным молекулярным маркером для эволюционных исследований в подсемействе Chironominae.

Нами выявлены особенности эволюционной изменчивости 5'-концевого фрагмента гена *COI*в подсемействе Chironominae (Демин, 2011; Демин, Полуконова, 2014). Показано, что в 97% вариабельных нуклеотидных сайтов этого гена наблюдаются эволюционно нейтральные замены. Установлено (Демин и др., 2011), что уровень аминокислотной изменчивости лучше нуклеотидной отображает молекулярные границы рода, трибы и подсемейства. Показано, что использование аминокислотной последовательности позволяет точнее нуклеотидной дифференцировать друг от друга виды разных родов и определять положение таксонов надродового уровня.

Применение гипотезы молекулярных часов для расчета времени дивергенции хирономид

Одной из трудноразрешимых задач при исследовании эволюции комаров-звонцов является датировка эволюционных событий. Палеонтологические исследования затруднены сложностью родовой (не говоря уж о видовой) идентификации хирономид, и, как известно, носят единичный характер. Решением данной проблемы на молекулярно-генетическом уровне может стать применение гипотезы молекулярных часов (Zuckercandl, Pauling, 1965), согласно которой для любой макромолекулы (ДНК или белка) скорость накопления замен постоянна во всех эволюционных линиях. Такое предположение получило объяснение в рамках теории нейтральности молекулярной эволюции (Kimura, 1968). По данной теории большинство изменений на молекулярном уровне определяется не отбором, а селективно нейтральными или почти нейтральными случайными процессами мутации и дрейфа генов.

Важнейшее практическое приложение гипотезы молекулярных часов состоит в возможности получения временных оценок дивергенции организмов, исходя из анализа молекулярных данных. Несмотря на существующие противоречия, гипотеза молекулярных часов принята многими эволюционистами и используется для оценки времен дивергенции различных таксонов. Для проверки предположения о существовании молекулярных часов разработано несколько статистических тестов. Так, тест на относительные скорости эволюции – «relativeratetest» (Tajima, 1993), нацелен на проверку предположения о равенстве скоростей эволюции у двух родственных таксонов в сравнении с внешней группой. Подобный ему метод сравнения длин ветвей – «branch-lengthtest» (Takezakietal., 2004), выявляет отклонения длины отдельных ветвей от средней длины для всего древа.

Для применения гипотезы молекулярных часов наилучшим образом подходит мтДНК, так как изменение входящих в ее состав генов хорошо согласуется с теорией нейтральности (Knowltonetal., 1993). Калибровке хода молекулярных часов в генах мтДНК различных организмов посвящено множество работ (Knowltonetal., 1993; Papouchevaetal., 2003 и др.). Основными генами, используемыми для калибровки молекулярных часов у насекомых, являются: *CytB*, *COII*, *COI* и ген *NADH4*, кодирующий четвертую субъединицу НАДН-дегидрогеназы.

Большинство современных исследователей указывают рамки скоростей дивергенции последовательности гена *CO*I у насекомых в интервале от 1.5% до 2.3% в 1 млн. л. (Jamnongluketal., 2003; Marketal., 2006 и др.). Следовательно, скорость эволюции ДНК составляет от 0.0075 до 0.0115 замен на сайт за 1 млн. л. Данные о скорости дивергенции генов в различных эволюционных линиях часто получают, используя палеонтологических останков родоначальников исследуемых эволюционных линий (Wheat et al., 2007). Большие перспективы при калибровке молекулярных часов в подсемействе Chironominae имеет использование палеонтологических датировок ископаемых останков первых представителей семейства Chironominae и, в частности,*Aennetriassica,* обитавшего210 млн. л.н. (Krzeminski, Jarzembowski,1999).

На основе анализа эволюционной изменчивости аминокислотной последовательности, кодируемой геном *COI*, определена датировка эволюционных событий и получена хронограмма подсемейства Chironominae(Демин, Полуконова, 2008; Демин, 2011; Демин и др., 2011; Полуконова и др., 2013). Показано, что дивергенция хирономиды *Stenochironomusgibbus* происходила вместе с предковой формой Chironominae и Orthocladiinae приблизительно 135 млн. л.н. в начале мелового периода; время дивергенции трибы Tanytarsini от Chironomini и Pseudochironomini составляет около 85 млн. л.н., а трибы Chironomini от Pseudochironomini - около 66 млн. л.н.

Эволюционно значимые структурные изменения гена COI у комаров-звонцов подсемейства Chironominae

Для комаров-звонцов подсемейства Chironominae нами на основе поиска нуклеотидных сайтов, в которых несинонимичные замены были бы уникальны для каждой или нескольких эволюционных линий гена *COI* этого подсемейства, выявлены эволюционно значимые структурные изменения гена *COI*(Демин, 2011; Демин, Полуконова, 2014). Отобранные 17 аллельных вариантов последовательности *COI* были использованы для построения схемы эволюции гена *COI* (рис. 3), отражающей преобразование последовательности *COI* только в вариабельных сайтах 9 выявленных триплетов (всего 27 сайтов, из них 11 вариабельных).

Из 11 рассмотренных нуклеотидных сайтов только в 7 наблюдаемые несинонимичные замены приводят к изменению класса аминокислоты и, соответственно, способны повлиять на пространственную ориентацию пептидной цепи. Такие изменения затрагивают всего 5 триплетов из 9 отобранных и из 178 рассматривающихся первоначально:

1. 125 позиция – замена нуклеотида C на G (пролин – аланин) могла способствовать обособлению ветви Orthocladiinae от остальных хирономид;
2. 398, 399 позиции – замена нуклеотидов AA на GG (аспарагин – глицин) могла способствовать обособлению Orthocladiinae от общего с Chironominae предка. Замена нуклеотидов AA на GC (аспарагин – аланин) могла способствовать обособлению *Stenochironomus* от общего с остальными Chironominae предка. Позднее в эволюционной ветви Chironominae эта же замена или замена AG – GC (серин – аланин) могла привести к обособлению Chironomini от Pseudochironomini и Tanytarsini;
3. 410, 411 позиции – замена нуклеотидов GC на AG (аланин – серин) могла способствовать обособлению общего предка *Stenochironomus* и Chironominae от остальных от остальных хирономид;
4. 491 позиция – замена нуклеотида A на G (серин – аланин) могла привести к обособлению *Stenochironomus* от остальных хирономид;

569 позиция – замена нуклеотида A на G (треонин – аланин) могла привести к обособлению общего предка Chironominae и *Stenochironomus* от Orthocladiinae.

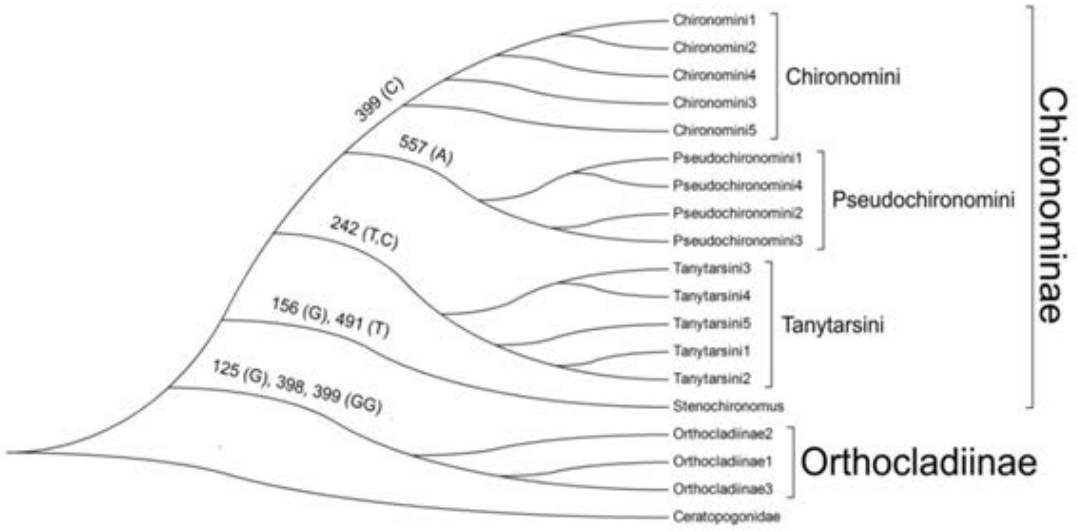

Рисунок 3. Схема эволюции гена COI, основанная на сайтах содержащих несинонемичные замены уникальные для эволюционных линий комаров-звонцов подсемейства Chironominae (Демин, Полуконова, 2014). Построение проводилось с использованием метода ME и эволюционной модели MCL. Цифрами указаны положения нуклеотидных сайтов относительно старт-кодона гена COI, латинскими буквами в скобках – соответствующие сайту нуклеотиды.

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

По-видимому, именно перечисленные сайты на участке 5'-концевого фрагмента последовательности гена *COI* с 100 по 634 п.н. могут потенциально являться эволюционно значимыми, изменения в них, возможно, не только маркируют эволюцию хирономид, но и способны привести к изменению структурных и функциональных особенностей *COI*. В пределах рассматриваемого фрагмента гена *COI* как синонимичные, так и несинонимичные нуклеотидные замены в 97% вариабельных сайтов потенциально имеют эволюционно нейтральный характер.

Пример комплексного - цито- и молекулярно-генетического подхода к решению вопроса о видообразовании Ch. usenicus

На основе сравнительного анализа рисунка дисков ПХ *Ch. usenicus*, *Ch. plumosus*, *Ch. behningi* было выдвинуто предположение о новом для данной группы способе видообразования – на основе межвидовой гибридизации (Полуконова, Белянина, 2002; Полуконова, 2003а, б; Полуконова, 2005), до этого времени межвидовые гибриды считались единичными (Голыгина и др., 1997). *Ch. usenicus* возник, по нашему мнению, в результате гибридизации *Ch. plumosus* и *Ch. behningi*.В кариофонде *Ch. usenicus*в консервативном у видов *Chironomus* плече G (хромосома IV) существует три комбинации последовательностей – одна гомозиготная комбинация useG1(=pluG1) и две гетерозиготные – useG1(=pluG1)/ useG2 (=behG1) и useG1(=pluG1)/ useG3. Большинство особей *Ch. usenicus*обладают комбинацией useG1(=pluG1)/ useG2 (=behG1). Анализ последовательностей ПХ в плечах *Ch. usenicus*показал, что 75% участков ПХ в его кариотипе общие с *Ch. plumosus*, 12.5% – общие с *Ch. behningi* и 12.5% – специфичные для *Ch. usenicus*.

Рассматриваемая модель видообразования может выглядеть следующим образом: *Ch. plumosus* + *Ch. behningi* = *Ch. usenicus*, *Ch. plumosus*, *Ch. Behningi.*

На юге Саратовской области, где совместно обитают *Ch. plumosus* и *Ch. usenicus* (в соотношении 2: 1), *Ch. behningi*не обнаружен. Отсутствие *Ch. behningi*в зоне интрогрессии и уменьшение числа гомологичных с ним последовательностей в кариофонде вида гибридного происхождения (у *Ch. usenicus*из 16 последовательностей – шесть идентичны последовательностей *Ch. plumosus* и три идентичны последовательности*Ch. behningi*) указывают на поглотительный характер интрогрессивной гибридизации.

Исследованные особи *Ch. usenicus* одной популяции могли отличаться между собой синонимичными заменами (транзициями) в 183 позиции (G/A), 297 (G/A) и 342 (G/A), находящимися во всех случаях в третьем нуклеотиде кодона. Выявленный нуклеотидный полиморфизм в популяции*Ch. usenicus* связан с его эволюционной нестабильностью в зоне интрогрессии (Полуконова, 2003а; Полуконова и др., 2009).

Дендрограмма видов группы plumosus, построенная по гену *COI* (Полуконова и др., 2009), показывают, что *Ch. usenicus* входит в группу plumosus, образуя единый кластер с видами *Ch. curabilis*, *Ch. plumosus*,*Ch. entis*.

Уровень различий по гену *COI* у *Ch. usenicus* из оз. Калач и у *Ch. plumosus* из Германии, р. Рейн (данные GenBank) не превышает внутривидового, а при симпатрическом обитании этих видов в оз. Калач – даже внутрипопуляционного уровня, что можно объяснить двумя гипотезами.

Согласно первой гипотезе, молодой вид гибридного происхождения*Ch. usenicus* унаследовал мтДНК от *Ch. plumosus* (как одного из родительских видов). Согласно второй, - *Ch.usenicus* имеет древнюю историю, и наличие мтДНК «плюмозусного» типа можно объяснить гибридизацией этих видов в зоне вторичного контакта. Первую гипотезу демонстрирует реконструкция образования сообщества *Ch. plumosus* – *Ch. usenicus*субаридной территории Прикаспийской низменности – оз. Калач (Полуконова, 2003а).

Вторая гипотеза, объясняющая сходство гена мтДНК *Ch. usenicus* и *Ch. plumosus*,может проистекать из возможности горизонтального переноса мтДНК, что могло произойти при вторичной встрече *Ch. plumosus*и*Ch. usenicus* на субаридной территории Прикаспийской низменности. Объяснением может служить возникновение межвидовой гибридизации с последующими возвратными скрещиваниями, в результате которых у потомков появляется мтДНК одного из родительских видов. При этом даже её незначительное селективное преимущество способно привести к быстрой фиксации нового гаплотипа в популяции (Полуконова и др., 2009).

Наиболее вероятным объяснением сходства гена *COICh. plumosus*и *Ch. usenicus* представляется наследование мтДНК *Ch. usenicus*от *Ch. plumosus* (как одного из родительских видов) в процессе асимметричной гибридизации *Ch. plumosus* и *Ch. behningi*. В настоящее время гибридных форм *Ch. usenicus* x *Ch. plumosus* в оз. Калач не было обнаружено, из чего следует, что гибридизация происходила в прошлом. По-видимому, *Ch. usenicus*, настолько молод в филогенетическом отношении вид, что его мтДНК и мтДНК одного из родительских видов – *Ch. plumosus* недостаточно дивергировали друг от друга. Наличие у *Ch. plumosus*и *Ch. usenicus* общего митохондриального гаплотипа «плюмозусного» типа, в то время, как по хромосомным показателям виды достаточно четко дифференцированы, отражает, по-видимому, разную скорость их дивергенции в ходе эволюции – хромосомная дифференциация видов происходит наиболее быстро и опережает как молекулярную дивергенцию гена *COI*, так и морфологическую.

Литература

1. Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. 2007. Vol. 11, № 2. С. 307–331.
2. Абрамсон Н.И. Молекулярные маркеры, филогения и поиск критерия разграничения
3. видов // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. 2009. С. 185–198.
4. Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитющих // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65, № 4. С. 278–305.
5. Белянина С.И. Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР // Автореф. дисс. докт. биол. наук. М. 1983. 39 с.
6. Белянина С.И., Логинова Н.В. (Полуконова), Сигарева Л.Е.. Морфологическая характеристика вида *Chironomusentis* (Chironomidae, Diptera) и его кариофонд из разных географических зон // Зоол. журн. 1992. Т. 71, №8. С. 32–38.
7. Белянина С.И., Логинова Н.В. (Полуконова). Кариотипическая дифференциация двух близких видов *Chironomus* цитокомплекса pseudothummi // Кариосистематика беспозвоночных животных. II. СПб., 1993а. С. 58–61.
8. Белянина С.И., Логинова Н.В. (Полуконова). Кадастр порядков дисков в политенных хромосомах видов *Chironomus* группы plumosus. I. Кариофонд *Chironomusbalatonicus //* Цитология. 1993б. Т. 35, №4. С. 87–92.

9. Белянина С.И., Логинова Н.В. (Полуконова). Кадастр порядков дисков в политенных хромосомах видов *Chironomus* группы plumosus. II. Кариофонд *Chironomus plumosus //* Цитология. 1993в. Т. 35, № 8. С. 65–70.
10. Белянина С.И., Кикнадзе И.И., Полуконова Н.В., Истомина А.Г., Сиирин М.Т. Кариотип комара-звонца *Chironomusheterodentatus*Konstantinov из группы obtusidens (Diptera, Chironomidae) // Цитология. 2000. Т. 42, N 6.С. 593–601.
11. Белянина И., Полуконова Н.В., Зинченко Т.Д. Кариотип и морфология личинки комара-звонца рода *Chironomus* (Chironomidae, Diptera) из Каспийского моря Цитология. 2005. Т. 47. № 4. С. 331-337.
12. Белянина С.И., Сигарева Л.Е., Логинова Н.В.Новый вид*Chironomuscurabilis*, sp. n. (Diptera, Chironomidae) //Зоологический журнал. 1990. Т. 69. № 5. С. 60.
13. Голыгина В. В., Истомина А. Г., Кикнадзе И. И. Межвидовые гибриды видов группы plumosus (Diptera, Chironomidae) в природной популяции // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. Сб. науч. тр. У1 Всерос. диптерол. симп., посв. 100-летию со дня рожд. А. А Штакельберга. СПб. Зоол. ин-т РАН, 1997. С.38–39.
14. Гундерина Л.И. Генетическая изменчивость в эволюции хирономид (Diptera, Chironomidae) // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д.б.н. Н. 2001. 33 с.
15. Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И. Дивергенция кариофондов видов-двойников группы plumosus (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 2000. Т. 36, № 3. С. 339–347.
16. Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Батлер М. Географическая дифференциация геномной ДНК *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) в природных популяциях Голарктики // Генетика. 2009. Т. 45, № 1. С. 64–72.
17. Гурьев В.П. Молекулярная филогения рода *Chironomus* (Diptera, Nematocera): Автореф. дис… канд. биол. наук. Новосибирск: Изд–во Новосиб. ун–та, 2002. 17 с.
18. Демин А. Г. Анализ эволюционной изменчивости гена*COI* и его использование дляфилогении и систематики таксонов с высоким видовым разнообразием на примере комаров-звонцов подсемейства Chironominae (Chironomidae, Diptera).// Автореф. дисс. … канд. биол. наук. М. 2011. 26 с.
19. Дёмин А.Г., Полуконова Н.В.Оценка времени дивергенции комаров-звонцов рода *chironomus* (Diptera) на основе гипотезы «молекулярных часов» // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. 2008. № 7. С. 8-14.
20. Демин А.Г., Полуконова Н.В., Мюге Н.С. Молекулярная филогения и время дивергенции комаров-звонцов (Chironomidae, Nematocera, Diptera) на основе частичной последовательности гена первой субъединицы цитохром с оксидазы (*COI*) // Генетика. 2011. Т.47, №10.С. 1315-1327. Demin A.G., Polukonova N.V., Mugue N.S. Molecular phylogeny and the time of divergence of minges (Chironomidae, Nematocera, Diptera) inferred from a partial nucleotide sequence of the cytochrome oxidase i gene (COI) Russian Journal of Genetics. 2011. Т. 47. № 10.С. 1168-1180.
21. Демин А.Г., Полуконова Н.В. Молекулярно-генетические маркеры эволюционных линий Chironominae и Orthocladiinae (Chironomidae: Diptera) в несинонимичных сайтах гена мтДНК COI // Труды Русского энтомологического общества. С.-Петербург, 2014. Т. 85(2): 8-18.
22. Дурнова Н.А.Хирономиды рода *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae): морфология, кариотипы и экологические особенности // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. Биол. наук / Санкт-Петербург, 1998. 16 с.
23. Дурнова Н.А.Хирономиды перифитона водоемов Саратовской области: экологические особенности, морфология, цитогенетика (Diptera, Chironomidae, Chironomini). Дисс. на соиск. уч. ст. докт. биол. наук / Зоологический институт Российской академии наук. Санкт-Петербург, 2010. 492 с.
24. Дурнова Н.А., Демин А.Г., Полуконова Н.В., Мюге Н.С.Энтомологическое обозрение. 2014. Т. 93.Оценка времени возникновения способности к обрастанию и минированию погруженных субстратов у хирономид подсемейств ChironominaeMacquart, 1838 и OrthocladiinaeLenz, 1921 (Diptera, Chironomidae) на основании анализа митохондриальных генов *COI* и *COII* // Энтомол. обозрение. 2014. Т. 94. № 2.С. 367-380.
25. Durnova N.A., Demin A.G., Polukonova N.V., Mugue N.S.The time of origin of the capacity to accrete and mine submerged substrates in the midge subfamilies Chironominae Macquart, 1838 and Orthocladiinae Lenz, 1921 (Diptera, Chironomidae): analysis of mitochondrial genes *COI* and *COII* // Entomological Review. 2014. V. 94. № 7. S. 949-958.
26. ЖимулевИ.Ф. Политенныехромосомы: морфологияиструктура. Новосибирск: Наука, 1992. 479 с.
27. Истомина А.Г., Сиирин М.Т., Полуконова Н.В., Кикнадзе И.И.. *Chironomus sokolovae* sp. n. – новый вид группы obtusidens (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 2000. Т.79. N 8. С. 928–938.
28. Кармоков М.Х Роды *Chironomus*Meigen, 1803 и *Camptochironomus* Kieffer, 1918 (Diptera, Chironomidae) Центрального Кавказа и Предкавказья: систематика, распространение и хромосомный полиморфизм // Автореф. дисс. … канд. биол. наук. СПб., 2013. 20 с.
29. Кармоков М.Х. Белянина С.И., Жиров С.В., Петрова Н.А. Кариотип и морфология комара-звонца *Stictochironomus* // Энтомологическое обозрение. 2014. XCIII, №3. С. 555 - 563.
30. Кармоков, М.Х. Кариосистематика комаров-звонцов *Chironomus*и *Camptochironomus*(Diptera, Chironomidae) Центрального Кавказа и Предкавказья / М.Х. Кармоков, Н.В. Полуконова // Материалы IV Международной конференции "Горные экосистемы и их компоненты", посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственной университета. Нальчик: Издательство М. и В. Котляровых (ООО «Полиграфсервис и Т»), 2012. С. 148.
31. Кикнадзе И.И. Функциональная организация хромосом. Л.: Изд. Наука, 1972. – 211 с.
32. Кикнадзе И.И., Блинов А.Г., Колесников Н.Н. Молекулярно–цитологическая организация генома хирономид // Структурно–функциональная организация генома / Ред. В.К. Шумный. – Новосибирск: Наука, 1989. – С. 4–58.
33. Кикнадзе И.И., Голыгина В.В., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. Закономерности хромосомного полиморфизма при дивергенции популяций и видов у хирономид (Chironomidae, Diptera) // Сибирский экологический журн. 2004. Т. 11, № 5. С. 635–651.
34. Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. и др. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: Триба Chironomini. Новосибирск: Наука, 1996. 166 с.
35. Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сиб. экол. журн. 2000. №4. С. 445–460.
36. Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанова Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука, Сиб. от-е., 1991. 115 с.
37. Липина Н.Н. Личинки и куколки хирономид. Экология и систематика. М.: изд-во науч. ин-та рыб.хоз-ва, 1928. 179 с.
38. Логинова Н.В. (Полуконова), Белянина С.И. C*hironomus usenicus sp. n.*, новый вид *Chironomus* группы plumosus (Chironomidae, Diptera) //Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 11. С. 93.
39. Лухтанов В.А., Кузнецова В.Г. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, №5. С. 415-437.
40. Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Хирономиды. // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 6. Двукрылые и блохи. Ч. 4 / Под общ.ред. П. А. Лера. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 936 с.
41. Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Хирономиды. // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые / Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: Изд. зоол. инст., 1999. С. 210–295, 670–857.
42. Павлинов И.Я. «Новая филогенетика»: источники и составные части // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 15–29.

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

43. Петрова Н.А. Хромосомный полиморфизм и микроэволюция у хирономид и мошек // Кариосистематика беспозвоночных животных. II. СПб., 1993. С. 46–49.
44. Полуконова А.В., Демин А.Г., Полуконова Н.В., Ермохин М.В., Табачишин В.Г.Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтднк - CYTB // Современная герпетология. 2013а. Т. 13. № 3-4. С. 117-121.
45. Полуконова А.В., Демин А.Г., Ермохин М.В., Табачишин В.Г. Новые гаплотипы чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) из популяций в долине реки медведица (Саратовская область) // В сборнике: Биология внутренних вод Материалы XV Школы-конференции молодых ученых. 2013 б. С. 304-308.
46. Полуконова Н.В. Реконструкция этапов формирования кариологической структуры популяций *Chironomus plumosus* и *C. usenicus* (Diptera, Chironomidae) субаридных территорий Прикаспийской низменности // Энтомологические и паразитологические исслед. в Поволжье. Вып. 2. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2003а. С. 29–43.
47. Полуконова Н.В. Филогенетические связи близкородственных видов *Chironomus* (Chironomidae, Diptera) // Тр. Рус.энтомол. об-ва. 2003б. Т. 74. СПб. С. 71–80.
48. Полуконова Н.В. Инверсионный полиморфизм комаров-звонцов *Chironomus* группы plumosus (Diptera, Chironomidae). I. Структура кариофондов популяций шести видов фауны Нижнего Поволжья // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Вып. 3. Саратов. Изд-во Сарат. ун-та, 2004 а. С. 11–24.
49. Полуконова Н.В. Инверсионный полиморфизм комаров-звонцов *Chironomus* группы plumosus (Diptera, Chironomidae). II. Типология последовательностей дисков политенных хромосом // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Вып. 3. Саратов. Изд-во Сарат. ун-та, 2004 б. С. 25–31.
50. Полуконова Н.В. Морфологическая и хромосомная дифференциация комаров-звонцов (Chironomidae, Diptera) в процессе видообразования. Диссертация на соиск. ученой степени докт. Биол. наук / Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского. Саратов, 2005. 564 с.
51. Полуконова Н.В., Белянина С.И. О возможности гибридогенеза в видообразовании комара-звонца *Chironomususenicus* Loginova et Beljanina (Chironomidae, Diptera) // Генетика. 2002. Т. 38, №12. С. 1635–1640.Polukonova N.V, Beljanina S.I. On the Possibility of Hybridogenesis in the Origin of Midge *Chironomus usenicus* Loginova et Beljanina (Chironomidae, Diptera) // General Genetics. 2002. 12. S. 1385–1390.
52. Полуконова Н.В., Белянина С.И., Михайлова П.В., Голыгина В.В.Морфо-кариотипический подход к решению дискуссионных вопросов систематики на примере *Chironomus curabilis* Beljanina, Sigareva, Loginova, 1990 (Diptera, Chironomidae) // Проблемы эволюции. 2003. С. 207.
53. Полуконова Н.В., Белянина С.И., Зинченко Т.Д. *Chironomus paraalbidus* sp. n. (Chironomidae, Diptera) из Каспийского моря // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 8. С. 1017-1024.
54. Полуконова Н.В., Белянина С.И., Михайлова П.В., Голыгина В.В.Сравнительный анализ кариотипов и кариофондов комаров-звонцов *Chironomus nuditarsis* и *Ch. curabilis* (Chironomidae, Diptera)Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 2.С. 195-206.
55. Полуконова Н.В., Демин А.Г., Шайкевич Е.В., Мюге Н.С. Сравнение *Chironomus usenicus* и *Ch. curabilis* с видами группы plumosus(Diptera) по гену митохондриальной днк *COI*и рисунку дисков политенных хромосом // Генетика. 2009. Т. 45, №8. С. 1-7. Polukonova N.V., Djomin A.G., Mugue N.S., Shaikevich E.V. Comparison of *Chironomus usenicus* and *Chironomus curabilis* with Species of the Group plumosus (Diptera) Inferred from the Mitochondrial DNA Gene *COI* and Polytene Chromosomes Banding Pattern // Russian Iournal of Genetics. 2009. Vol. 45, № 8.P. 899-905.
56. Полуконова Н.В., Демин А.Г., Мюге Н.С. Молекулярные критерии в систематике насекомых: диапазон изменчивости штрихкодового гена COI как таксономический критерий рода, трибы и подсемейства, на примере комаров-звонцов Chironominae и Orthocladiinae (Chironomidae, Diptera) // Журнал общей биологии. 2013. Т. 74. № 1. С. 66-76.
57. Полуконова Н.В., Кармоков М.Х.Микроэволюционные изменения в популяциях *Chironomus nuditarsis* Str. (Keyl, 1962) (Chironomidae, Diptera) Центрального Кавказа// Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 175-181. PolukonovaN.V., KarmokovM.K. Microevolutionary changes in populations of *Chironomus nuditarsis* Str. (Keyl, 1962) (Chironomidae, Diptera) from Central Caucasus // Russian Journal of Genetics. 2013. Т. 49. № 2. С. 151-157.
58. Полуконова Н.В., Кармоков М.Х., Шатерников А.Н.Инверсионный полиморфизм комара-звонца *Camptochironomus pallidivittatus* Edwards, 1929 (Diptera, Chironomidae) из популяций Нижнего Поволжья и Центрального Кавказа // Генетика. 2015б. Т. 51. № 2.С. 156-165. Polukonova N. V., Karmokov M. Kh., Shaternikov A. N. Inversion Polymorphism of the Non Biting Midges *Camptochironomus pallidivittatus* Edwards, 1929 (Diptera, Chironomidae) from populations of the Lower Volga Region and Central Caucasus // Russian Journal of Genetics, 2014, Vol. 50, No. 12, pp. 1255–1262.
59. Полуконова Н.В., Шатерников А.Н., Кармоков М.Х. Инверсионный полиморфизм комара-звонца *Camptochironomus tentans* (Fabricius), 1805 (Diptera, Chironomidae) из популяций Нижнего Поволжья и Центрального Кавказа // Генетика. 2015. Т. 51. № 1.С. 28-38. 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. 2015a. Т. 51. № 1. С. 22-32.
60. Сингер М., Берг П.. Гены и Геномы: в 2–х т. Т.2. М.: Мир, 1998. – 391 с.
61. Соколова Н.Ю.(ред.) Мотыль *Chironomusplumosus*L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продукция. М. 1983. 307 с.
62. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск.ун-та. 1991. 137 с.
63. Стегний В.Н., Кабанова В.М., Новиков Ю.М., Плешкова Г.Н. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anophelesmemesseae*. I. Распространение инверсий по ареалу вида // Генетика. 1976. Т. 12, №4. С. 47–55.
64. Шобанов Н.А. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы plumosus (Diptera, Chironomidae). Личинки // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 250–279.
65. Шобанов Н.А. Систематика и биология рода *Chironomus*Meig. Сестринские виды группы plumosus // Дисс. … канд. биол. н. Л., 1990. 150 с.
66. Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomusplumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) 1. Стандартизация дисков политенных хромосом в системе Максимовой // Цитология. 1994а. Т.36, №1. С.117–122.
67. Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomusplumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). IV. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм // Цитология 1994 б. Т. 36. №11. С. 1129–1145.
68. Шобанов Н.А. Род *Chironomus*Meigen (Diptera, Chironomidae). Систематика, биология, эволюция // Автореф. дисс. … докт. биол. наук. СПб., 2000. 52 с.
69. Шобанов Н.А. Эволюция рода *Chironomus*. 1. Предковая форма и основные направления филогенеза // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 4. С. 463–468.
70. Шобанов Н.А., Зотов С.Д. Цитогенетические аспекты филогении рода *Chironomus*Meigen (Diptera, Chironomidae) // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80. №1. С. 180-193.
71. Шобанов Н.А., Шилова А.И., Белянина С.И. Объем и структура рода *Chironomus*(Diptera, Chironomidae): обзор мировой фауны // Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти; Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН. Ин-т экологии волжск. Бассейна РАН; 1996.С. 24-27
72. Coffman W.P., Ferrington L.C. Chironomidae // In Merrit R.W., Cummins K.W. (eds.) An introduction to aquatic insects of North America, 3rd ed. Kendall/Hunt Publishing. Dubuque, Iowa, 1996. P. 635–754.

73. Cranston P.S., Martin J. – Family Chironomidae: [Электронный документ]. – 2007. – P. 252-274. (http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/pdf/26chiro.pdf). Проверено 20.11.2010.
74. Cranston P. S., Dillon M. E., Pinder L. C. V. The adult males of Chironominae – Keys and diagnoses // Ent. Scand. 1989.Suppl. 34.
75. Devai Gy., Wuelker W., Scholl A.Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp.n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 1983. Vol. 29, №4. P. 357–374.
76. Durnova N., Sigareva L., SinichkinaO. Chromosome analysis of *Endochironomus albipennis* Meigen, 1830 and morphologically similar *Endochironomus* sp. (Diptera: Chironomidae) from water-bodies of the Saratov region (Russia) Comparative Cytogenetics. 2015. 9(4): 579-593.
77. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1994. Vol. 3, № 5. P. 294–299.
78. Huang D., Meier R., Todd P.A., Chou L.M. Slow Mitochondrial COI Sequence Evolution at the Base of the Metazoan Tree and Its Implica. // Molecular Evolution. 2008. Vol. 66, № 2. P. 167–174.
79. Jackle H., Almeida J.C., Galler R. et al. Constant and variable parts in the Balbiani ring 2 repeat unit and the translation termination region // EMBO Journal. 1982. Vol. 1, № 7. P. 883–888.
80. Jamnongluk W., Baimai V., Kittayapong P. Molecular phylogeny of tephritid fruit flies in the Bactrocera tau complex using the mitochondrial COI sequences // Genome. 2003. Vol. 46. P. 112–118.
81. Karmokov M.K., Polukonova N.V., Sinichkina O.V. Karyotype characteristics and polymorphism peculiarities of *Chironomus bernensis* Wülker & Klötzli, 1973 (Diptera, Chironomidae) from the Central Caucasus and cis Caucasia // Comparative Cytogenetics. 2015. T. 9. № 3.C. 281-297.
82. Keyl H.G. Chromosomenevolution bei *Chironomus* II. Chromosomenbauten und
83. phylogenetische Bezichungen der Arten // Chromosoma. 1962. Vol. 13, №4. S. 464-514.
84. Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level // Nature. 1968. T. 217. P. 624–626.
85. Kiknadze I.I. Chromosomal polymorphism in natural populations of plumosus species-group of West Siberia.*Ent. Scand.* (1987) 29: 113-121.
86. Knowlton N., Weigt L.A., Solorzano L.A. et al. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama // Science. 1993. Vol. 260. – P. 1629–1632.
87. Krzeminski W., Jarzembowski, E. *Anne triassica*, n.sp., the oldest representative of Chironomidae // Polskie Pismo Entomologiczne. 1999. № 68. P. 445–449.
88. Mark I., Stevens. Penelope Greenslade, Ian D. Hogg and Paul Sunnucks. Southern Hemisphere Springtails: Could Any Have Survived Glaciation of Antarctica? // Molecular Biology and Evolution. 2006. Vol. 23, № 5. P. 874–882.
89. Martin I., Wülker W., Sublette J. E. Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* Meig. // Ent. Scand. Suppl. Lund. Sweden. 1974. Vol. 1, №12. P. 1–12.
90. Papoucheva E., Proviz V., Lambkin C.et al. Phylogeny of the endemic Baikalian Sergentia (Chironomidae, Diptera) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2003. Vol. 29. – P. 120–125.
91. Ryser H.M., Scholl A., Wuelker W. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). VII. *Ch. muratensis n. sp*. und *Ch. nudiventris* sp. n.,Geschwisterarten aus derplumosus – Gruppe // Revue suisse Zool. 1983. Vol.90, f.2.P.299–316.
92. Sharley D.J., Pettigrove V., ParsonsY.M. Molecular identification of *Chironomus* spp. (Diptera) for biomonitoring of aquatic ecosystems //Australian Journal of Entomology. 2004. –№ 43. S. 359–365.
93. Tajima F. Simple methods for testing molecular clock hypothesis // Genetics. 1993. Vol. 135. P. 599–607.
94. Takezaki N., Rzhetsky A., Nei M. Phylogenetic test of the molecular clock and linearized trees // Molecular Biology and Evolution. 2004. Vol. 12. P. 823–833.
95. Wheat C.W., Vogel H., Wittstock U., Braby M.F., Underwood D., Mitchell-Olds T. The genetic basis of a plant–insect coevolutionary key innovation // PNAS. 2007. Vol. 104, № 51. P. 20427–20431.
96. Wilson R.J., Goodman J.L., Strelets V.B. FlyBase: integration and improvements to query tools // Nucleic Acids Res. 2008. Vol. 36. P. 588–593.
97. White M.J.D. Modes of speciation. San Francisco: Freeman, 1978. 455 p.
98. Wuelker W. Basic patterns in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera) // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 1980. Bd.18, H. 2. S. 112–123.
99. Wuelker W., Klötzli A.M. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. IV. Arten des lacunarius- (commuttatus-) Komplexes // Arch. Hydrobiol. 1973. Vol. 72, N4. P. 474-489.
100. Zuckercandl E., Pauling L. Evolutionary divergence and convergence in proteins // In Evolving Genes and Proteins. 1965. Vol. 7. P. 97–165.
101. Zuckerkandl E., Pauling L. Evolutionary divergence and convergence in proteinsin // Evolving Genes and Proteins, edited by V. Bryson and H.J. Vogel. Academic Press, New York, 1965. P. 97–166.

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9511 Тезис

Грозева С.[1], Стоянова Д.[1], Кузнецова В.Г.[2], Симов Н.[3]

Ахиазматический мейоз у самцов: распространение и роль для понимания родственных отношений в надсемействе Corixoidea (Hemiptera, Heteroptera)

[1]Институт биоразнообразия и экосистемных исследований, София, Болгария;
[2]ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия
[3]Национальный музей естественной истории, БАН, София, Болгария

Grozeva S., Stoianova D., Kuznetsova V.G., Simov N.

Achiasmate male meiosis: distribution and role for understanding the relationships in the superfamily Corixoidea (Hemiptera, Heteroptera)

Achiasmatic male meiosis in Heteroptera is a characteristic of the higher taxa in family level. The karyotype and male meiosis, with a particular focus on the presence or absence of chiasmata between the homologs, were studied in the water boatman species *Micronecta* (Dichaetonecta) *scholtzi* (Fieber, 1860), *M.* (Micronecta) *poweri* (Douglas et Scott, 1869) and *M.* (*Micronecta)griseola* Horvath, 1899, as well in *Cymatia rogenhoferi* (Fieber) and *C. coleoptrata* (Fabricius) (Corixoidae).

The male meiosis of *Micronecta* and *Cymatia* species studied is achiasmate and of an alignment type in males. It is suggested that achiasmatic male meiosis and lack of m-chromosomes are cytogenetic features sepa¬rating the family Micronectidae from the family Corixidae among the superfamily Corixoidea within the infraorder Nepomorpha. Cytogenetic and some morphological diagnostic characters separating *Cymatia* Flor from the rest of Corixidae are discussed. It seems plausible that achiasmatic male meiosis has emerged in Heteroptera more than once during their evolution and can be used for understanding the relationships in the superfamily Corixoidea and infraorder Nepomorpha as a whole.

This study was financially supported by the grant from the Russian Science Foundation no. 14-14-00541.

Ключевые слова: ахиазматический тип мейоза у самцов, Corixoidea, Heteroptera

Keywords: achiasmate male meiosis, Corixoidea, Heteroptera

ID: 2016-09-4353-T-9516 Тезис

Вершинина А.О.[1,2], Кузнецова В.Г.[1]

Распространение партеногенеза у представителей класса скрыточелюстные и у насекомых с неполным превращением (Hexapoda: Entognatha, Insecta)

[1]*ФГБУН Зоологический институт РАН, отделение кариосистематики, г. Санкт-Петербург, Россия*
[2]*Университет Калифорнии в Санта Круз, факультет экологии и эволюционной биологии, Санта Круз, США*

В отличие от большинства животных, у представителей надкласса Hexapoda весьма часто встречается развитие особи из неоплодотворённой яйцеклетки. В связи с этим у них наблюдается огромное разнообразие типов бесполого размножения, таких как, например, спонтанный партеногенез или появление самцов из партеногенетического потомства самки. За последние сто лет в литературе накопилось множество сообщений о проявлениях партеногенеза у различных видов Entognatha и Insecta. В нашем докладе мы представляем краткий обзор данных по Скрыточелюстным (Protura, Collembola), Микрокорифиям (Archaeognatha или Microcoryphia), Щетинохвосткам (Thysanura), а также по всем крылатым насекомым, в развитии которых отсутствует стадия куколки. Так как плоидность и хромосомная система определения пола чаще всего ассоциированы с тем или иным типом партеногенеза, мы уделяем особое внимание наличию и достоверности данных о кариотипе партеногенетических видов. В нашем обзоре мы демонстрируем, что заключения о том или ином типе развития и размножения часто являются недостоверными. Так, например, партеногенез у некоторых видов описан только на основе редкости самцов в сборах или коллекциях. Кроме того, для большинства видов отсутствуют данные о том, как происходит поддержание плоидности. В докладе мы также обсуждаем роль симбионтов в конверсии пола у партеногенетических групп.

Ключевые слова: апомиксис, арренотокия, аутомиксис, дейтеротокия, PGE (Paternal Genome Elimination), телитокия, Insecta

Vershinina A.O.[1,2], Kuznetsova V.G.[1]

Parthenogenesis in Hexapoda: a review I (Entognatha and non-holometabolous insects)

[1]*Department of Karyosystematics, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*
[2]*Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of California Santa Cruz, Santa Cruz, CA, USA*

In hexapods, unlike most animals, development without fertilization is a very common phenomenon. They evolved a striking diversity of unisexual reproductive types that include a variety starting from spontaneous parthenogenesis in females to production of impaternate males with different variants in-between. Many reports about parthenogenetic species have accumulated over time. Here we present a review of various parthenogenetic hexapod groups with a particular focus on their chromosome systems and the ploidy level. We show that conclusions about the reproductive mode often lack of solid evidence and sometimes inefficiently demonstrate how parthenogenesis is maintained in corresponding groups. In this part of the review basal hexapods (Protura, Collembola, Diplura), *primary wingless insect* groups (Apterygota) and non-holometabolous insects are listed with references to a variety of their unisexual reproductive modes.

Keywords: apomixis, arrhenotoky, automixis, deuterotoky, PGE (Paternal Genome Elimination), thelytoky, Insecta

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9518 Тезис

Maryańska-Nadachowska A.[1], Anokhin B.A.[2], Gnezdilov V.M.[2], Kuznetsova V.G.[2]

Cytogenetic homogeneity of the family Issidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) revealed by conventional chromosome staining techniques and fish with telomeric (TTAGG)n and 18S RDNA probes

[1]*Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Kraków, Poland*
[2]*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

We report on fluorescence in situ hybridization (FISH) using (TTAGG)n telomeric sequences and a probe for the 18S rRNA gene in 11 species from eight genera of the tribes Issini, Parahiraciini and Hemispheriini in the planthopper family Issidae. Furthermore, for part of these species data on standard karyotypes (ten species, eight genera) and on the number of testicular follicles (eight species, seven genera) are provided for the first time. All the species present a 2n = 27, X(0) chromosome complement known to be ancestral for the family. The karyotype is conserved in structure and consists of a pair of very large autosomes; the remaining chromosomes more or less gradually decrease in size. For selected species, analyses based on C-, AgNOR- and CMA_3- banding techniques were also carried out. The (TTAGG)n probe identified telomeres in all species, and the major rDNA site was universally detected on the largest pair of autosomes. Basically, rDNA loci were found in an interstitial position while in two species they were located in the telomeric regions suggesting that chromosomal rearrangements involving the rDNA segments occurred in the evolution of the family Issidae.

This study was supported by the grant (no 14-14-00541) from the Russian Science Foundation.

Keywords: karyotype, C-, AgNOR- and CMA3- banding. FISH, Issini, Parahiraciini, Hemispheriini

ID: 2016-09-4353-T-9520 Тезис

Стоянова Д.[1], Грозева С.[1], Анохин Б.А.[2], Кузнецова В.Г.[2]

Первые данные о картировании хромосом модельных видов клопов из базальных инфраотрядов Nepomorpha, Leptopodomorpha и Gerromorpha (Heteroptera)

[1]*Институт биоразнообразия и экосистемных исследований, БАН, София, Болгария*
[2]*ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия*

Stoianova D., Grozeva S., Anokhin B.A., Kuznetsova V.G.

First data on chromosome mapping in model true bugs from basal infraorders Nepomorpha, Leptopodomorpha and Gerromorpha (Heteroptera)

Telomeres are important structures at the ends of eukaryotic chromosomes providing stability of their structure. These highly repeated short nucleotide motifs are evolutionarily stable in the phylogenetic branches of higher rank. The conserved repetitive DNA sequence, (TTAGG)n, presents at the telomeres of the majority of tested insects being considered as the phylogenetically ancestral telomere motif in Insecta; but in some insect taxa this telomere nucleotide sequence is absent (lost). Until recently, one of these taxa was suggested to be the true bugs' order Heteroptera. However, in the last few years we have showed that the (TTAGG)n motif occurs in the family Belostomatidae from the basal infraorder Nepomorpha (aquatic bugs) and in the sister to Heteroptera taxon Coleorrhyncha. Here, we report results of the FISH mapping of telomere (TTAGG)n sequence and, additionally, of ribosomal DNA (rDNA) in representatives of several aquatic bugs' families.

Ключевые слова: кариотип, FISH, теломеры, 18S r DNA

Keywords: karyotype, FISH, telomeres, 18S rDNA

 © Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016

ID: 2016-09-4353-T-9522 Тезис

Хабиев Г.Н.[1], Кузнецова В.Г.[2], Анохин Б.А.[2], Кривохатский В.А.[2]

Цитогенетические особенности муравьиных львов и аскалафов (Neuroptera: Myrmeleontidae and Ascalaphidae)

[1]ФГБУН Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, г. Махачкала, Россия
[2]ФГБУН Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Khabiev G.N., Kuznetsova V.G., Anokhin B.A., Krivokhatsky V.A.

Cytogenetic traits of antlions and owl flies (Neuroptera: Myrmeleontidae and Ascalaphidae)

Neuroptera или Сетчатокрылые – отряд насекомых с полным превращением (Holometabola). Отряд насчитывает около 6 тыс. видов, распространенных в тропиках и в странах с умеренным климатом; включает от 11 до 20 семейств, в том числе Myrmeleontidae (муравьиные львы), Ascalaphidae (аскалафы), Mantispidae (мантиспы), Chrysopidae (златоглазки), Nemopteridae (нитекрылки) и другие.

В современных кладограммах, основанных на признаках морфологии, семейства Ascalaphidae и Myrmeleontidae рассматриваются как монофилетическая группа. Муравьиные львы насчитывают 1500 видов в 191 роде, а аскалафы - 400 видов в 65 родах.

К настоящему времени кариотипы известны для 41 вида львов (2.7%) и 7 видов аскалафов (1.8%) (Kuznetsova et al. 2015; наши неопубликованные данные).

Анализ имеющейся информации позволяет сделать следующие выводы:

1. У аскалафов диплоидные хромосомные числа варьируют от 18 до 22;
2. У муравьиных львов диплоидные хромосомные числа варьируют в более широких пределах - от 14 до 26, при этом высокие числа, 22, 24 и 26, характерны только для базального подсемейства Palparinae;
3. Аскалафы и муравьиные львы характеризуются системой половых хромосом XX/XY и дистанционным спариванием половых хромосом в MI сперматоцитного мейоза;
4. Общий предок аскалафов и муравьиных львов имел теломерный мотив (TTAGG)n, который был унаследован аскалафами и базальными таксонами муравьиных львов (Palparinae и Acanthaclisinae), но был утерян в эволюционно продвинутых подсемействах Nemoleontinae, Myrmecaelurinae и Myrmeleontinae;
5. Муравьиные львы характеризуются изменчивой локализацией в геномах рибосомальных генов, которые могут находиться либо только в аутосомах (в одной или в нескольких парах), либо одновременно в аутосомах и X хромосоме.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 14-14-00541.

Ключевые слова: хромосомные числа, половые хромосомы, мейоз, FISH, рДНК, теломеры

Keywords: chromosome numbers, sex chromosomes, meiosis, rDNA, telomeres

© Bulletin of Medical Internet Conferences, 2016