

УДК 595.771:591.5:591.4

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ХИРОНОМИД
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE) УРАЛА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

© 2014 С.И. Беянина¹, Т.Н. Филликова²

¹ Саратовский государственный медицинский университет, г. Саратов

² Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург

Поступила 28.06.2014

В данной статье приводятся данные по видовому составу и генотипической изменчивости хирономид Урала и сопредельных территорий.

Ключевые слова: хирономиды, кариотипический анализ, хромосомный и геномный полиморфизм

Хирономиды широко представлены на всех континентах и играют значительную роль в наземных и водных биоценозах, что объясняет важность их видовой диагностики. Вместе с тем таксономическое изучение хирономид затруднено наличием в данном семействе близкородственных морфологически почти не различимых видов. На I Международном симпозиуме по хирономидам, прошедшем в начале шестидесятых годов в Плене, кариологический анализ хирономид, основанный на изучении строения политенных хромосом из клеток слюнных желез личинок, рекомендован как обязательный при проведении фаунистических исследований обсуждаемой нами группы двукрылых насекомых. Кариологический анализ является основой не только таксономического изучения хирономид, но и позволяет оценить уровень геномного и хромосомного полиморфизма, а в ряде случаев является весьма информативным в решении вопросов видообразования.

Материалом наших исследований послужили личинки хирономид, собранные согласно общепринятой гидробиологической методике. Промывку проб производили через шелковый газ № 23-32. Личинок хирономид фиксировали на месте сбора в жидкости Карнуа (спирт-уксусная смесь в соотношении 3:1), в которой личинок и хранили, производя периодическую смену фиксатора. Для кариологического анализа готовили давленные препараты политенных хромосом из клеток слюнных желез по этил-орсеиновой методике [7, 8]. Слюнные железы окрашивали 1,5-2% этилорсеином в течение двух суток, после чего излишки орсеина смывали 70% этиловым спиртом и переносили железы на 2-3 часа в каплю 20% молочной кислоты, затем освобождали железы от секрета и накрывали покровным стеклом, слегка на него надавливая. Микрофотографирование кариотипов проводили на микроскопе «Эргавал» преимущественно при увеличении микроскопа

ок. х 7, об. х 40. Анализ хромосом производили на временных препаратах, выбирая хромосомы со средней степенью политении. При картировании хромосом использовали стандартные цитофотокарты.

По природным особенностям Урал подразделяется на Полярный, Приполярный, Северный, Средний и Южный. К Уралу обычно относят и возвышенность Зауралья. Первые исследования кариотипов личинок хирономид Полярного Урала и Ямала позволили выявить новую комбинацию хромосомных плеч – GAB, CD, EF (цитоккомплекс *tshernovsky*) и кариологически описать два близкородственных вида [1, 2, 3], позднее описанных из Скандинавии [15] как *Chironomus fraternus* Wulker 1991 (2n=8, цитоккомплекс *thummi*) и *Ch. beljanina* Wulker 1991 (2n=6, цитоккомплекс *tshernovsky*).

В результате последующих исследований фауны хирономид Полярного Урала, Ямала и Приобской лесотундры с использованием морфологического и кариологического методов было обнаружено еще 9 видов, все они оказались новыми для науки, из них 8 видов – рода *Chironomus* - *Ch. borealis* (2n=8, цитоккомплекс *thummi*), *Ch. obensis* (2n=8, цитоккомплекс *thummi*), *Ch. globulus* (2n=8, цитоккомплекс *thummi*), *Ch.sp.* (2n=8, цитоккомплекс *thummi*), *Ch. laetus* (2n=8, цитоккомплекс *pseudothummi*), *Ch. frequentatus* (2n=8, цитоккомплекс *lacunarius*), *Ch. fundatus* (2n=8, цитоккомплекс *maturus*), *Ch. wulkeri* (2n=6, цитоккомплекс *modified maturus*) и один вид из рода *Camptochironomus* – *Camptochironomus obscurus*. (2n=8, цитоккомплекс *camptochironomus*) [4, 5, 10, 11, 12, 13]. Для данных видов характерен низкий уровень хромосомного полиморфизма, частота гетерозиготных инверсий на особь колеблется от 0,02 у *Ch. frequentatus* до 0,9 у *Ch. obensis*. В-хромосомы у изученных видов не встречены.

При изучении районов Заполярья нами выявлено два случая хромосомного видообразования. Кариологическое изучение из водоемов Полярного Урала и Ямала двух симпатрично обитающих видов с 2n=6 и 2n=8 позволило предположить происхождение вида с 2n=6 от вида с 2n=8 [1, 2].

Беянина Светлана Ивановна, доктор биологических наук, профессор, microtus43@mail.ru; Филликова Татьяна Николаевна, кандидат биологических наук, доцент, filink_57@mail.ru

Изучение метаморфоза и кариотипов этих двух видов из водоемов центральной Финляндии и Швеции Вюлькером [15] подтвердило возникновение *Ch. beljanina* ($2n=6$, цитоккомплекс *tshernovsky*) в результате тандемного присоединения хромосомы IV центромерным участком к теломерному району плеча А хромосомы I в кариотипе *Ch. fraternus* ($2n=8$, цитоккомплекс *thummi*). Вторая пара близкородственных обитающих симпатрично видов – *Ch. fundatus* и *Ch. wulkeri* обнаружена нами на Полярном Урале. Данные сравнительной цитогенетики выявили происхождение кариотипа *Ch. wulkeri* ($2n=6$, цитоккомплекс *modified matusus*) в результате тандемного присоединения плеч E и G в кариотипе *Ch. fundatus* ($2n=8$, цитоккомплекс *matusus*). Ранее эти виды были известны кариологически только из водоемов Северной Швеции как *Ch. sp.1* и *Ch. sp.2* [14].

На Северном Урале нами было обследовано три водоема. Во всех трех водоемах был обнаружен только *Ch. borokensis* Kerkis, Filippova, Shobanov, Gunderina et Kiknadze 1988. В окрестностях г. Ивделя из р. Лозьвы у 23,3% личинок *Ch. borokensis* выявлена гетерозиготная инверсия в хромосомном плече А, у 20% личинок имеется гетерозиготная инверсия в хромосомном плече В и у 3,3% обнаружена гетерозиготная инверсия в хромосомном плече D. Число гетерозиготных инверсий на особь в данной популяции *Ch. borokensis* составило 0,46. Из временного водоема на окраине пос. Бокситы Североуральского городского округа гетерозиготные инверсии у *Ch. borokensis* обнаружены в плече D у 20,9% особей, таким образом, число гетерозиготных инверсий на особь в данной популяции составило 0,2. В третьем североуральском водоеме - карстовой впадине в 3-х км от пос. Калья - гетерозиготные инверсии у *Ch. borokensis* отмечены в плече А у 11,1% особей, таким образом, число гетерозиготных инверсий на особь составило 0,11. В-хромосомы во всех трех североуральских популяциях *Ch. borokensis* нами не обнаружены.

Средний Урал в наших исследованиях представлен тремя территориями - Верхотурье, окрестности Екатеринбурга и два водоема южнее Екатеринбурга. В районе Верхотурья было обследовано четыре водоема, во всех обнаружено два близкородственных вида *Ch. plumosus* Linnaeus 1758 и *Ch. borokensis*. Доля *Ch. borokensis* в изученных водоемах изменялась от 7,6% до 85,3%. У *Ch. plumosus* во всех водоемах хромосомные инверсии в гетерозиготном состоянии отмечены в плече А (до 33,3%); в плече D (до 50%); в трех водоемах гетерозиготные инверсии отмечены в плече С (до 33,3%); в одном водоеме отмечены инверсии в гетерозиготном состоянии в плече В (8,3%). Число гетерозиготных инверсий на особь для *Ch. plumosus* в верхотурских популяциях изменялось от 0,8 до 1,3. В-хромосомы отмечены

в одном из водоемов у 2,6% личинок. Для *Ch. borokensis* гетерозиготные инверсии во всех верхотурских популяциях отмечены в плече А (до 16,7%), в трех водоемах отмечены гетерозиготные инверсии в плече В (до 18,8%) и плече D (31,3%). Число гетерозиготных инверсий на особь изменялось от 0,2 до 0,7. В-хромосомы у *Ch. borokensis* не обнаружены ни в одном из изученных водоемов из окрестностей Верхотурья.

На Среднем Урале в окрестностях Екатеринбурга обследовано семь водоемов. В пяти из них встретился только *Ch. Plumosus*. Для данного вида отмечено 10 типов гетерозиготных инверсий во всех хромосомных плечах, кроме плеч F и G. Число гетерозиготных инверсий на особь изменялось от 0,8 до 1,2. Геномный полиморфизм не отмечен ни в одном из пяти водоемов. В двух водоемах из окрестностей Екатеринбурга кариологический анализ выявил наличие *Ch. thummi* Kieffer 1910. Все кариотипы *Ch. thummi* оказались мономорфными и имели стандартную последовательность хромосомных дисков.

В южной части Среднего Урала обследован пруд в пос. Бисерт и пруд в селе Бакряж. В обоих водоемах были обнаружены *Ch. plumosus* и *Ch. entis* Shobanov 1989. Доля *Ch. entis* составила от 2,5% до 8,25%. При исследовании инверсионного фонда *Ch. plumosus* из данных водоемов в общей сложности обнаружено шесть типов инверсий в гетерозиготном состоянии. Инверсии выявлены в плечах А, С, D, Е и F. Число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. plumosus* в обоих водоемах составляет 0,9. Геномный полиморфизм по В-хромосоме отмечен у 5,6% особей в бисертском водоеме и у 14,9% особей в бакряжском. Из восьми личинок *Ch. entis*, обнаруженных в бисертском пруду, у двух особей отмечена гетерозиготная инверсия в плече А. Из двух личинок *Ch. entis*, обнаруженных в бакряжском пруду, у одной особи отмечена гетерозиготная инверсия также в плече А. В бакряжской популяции встретилось 11 личинок *Ch. curabilis* Beljanina et al. 1990.

На Южном Урале нами было изучено пять водоемов. В четырех водоемах обнаружено два вида *Ch. plumosus* и *Ch. entis*. Доля *Ch. entis* изменялась от 9,7% до 26,4%. В озере Агашкуль у *Ch. plumosus* выявлено четыре типа инверсий в гетерозиготном состоянии. По одному типу инверсий в хромосомных плечах А, С, D и F. В плече А хромосомные перестройки выявлены у 12,7% особей, в плече С – у 4,5% особей, в плече D – у 0,7% особей и в плече F – у 0,7% особей. Число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. plumosus* из озера Агашкуль составляет 0,6. Геномный полиморфизм по В-хромосоме отмечен у 1,5% особей *Ch. plumosus*. У *Ch. entis* из озера Агашкуль обнаружены гетерозиготные инверсии в двух плечах. Хромосомное плечо А имело инверсии у 23,3% особей и в хромосомном плече С инверсии в ге-

терозиготном состоянии отмечены у 3,3% особей. Число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. entis* из озера Агашкуль составило 0,3, геномный полиморфизм по В-хромосоме не выявлен. В озере Карагуз у *Ch. plumosus*, выявлено три типа гетерозиготных инверсий. В хромосомном плече А обнаружена гетерозиготная инверсия у 8% личинок, в хромосомном плече В – у 12% личинок и в хромосомном плече С – у 2% личинок. Число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. plumosus* из оз. Карагуз составило 0,22. Изучены кариотипы 18 личинок *Ch. entis*, у 16,7% особей обнаружена гетерозиготная инверсия в плече А, число гетерозиготных инверсий на особь составило 0,16. Геномный полиморфизм у представителей рода *Chironomus* из озера Карагуз не обнаружен. В оз. Иткуль у *Ch. plumosus* обнаружено два типа гетерозиготных инверсий. В хромосомном плече А выявлена гетерозиготная инверсия у 38,0% личинок, в хромосомном плече В обнаружена гетерозиготная инверсия у 0,2% личинок. Число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. plumosus* из оз. Иткуль составило 0,3. У *Ch. entis* гетерозиготные инверсии обнаружены в хромосомном плече А (30%), число гетерозиготных инверсий на особь составило 0,33. Геномный полиморфизм у представителей рода *Chironomus* из оз. Иткуль не обнаружен.

В оз. Силач кроме *Ch. plumosus* и *Ch. entis* обнаружен *Ch. borokensis*. У *Ch. plumosus* обнаружено два типа гетерозиготных инверсий. В хромосомном плече А выявлена гетерозиготная инверсия у 21,2% личинок, в хромосомном плече В обнаружена гетерозиготная инверсия у 5,9% личинок. Число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. plumosus* из оз. Силач составило 0,27. Кариотипический анализ выявил у *Ch. entis* два типа гетерозиготных инверсий в хромосомных плечах А (три личинки) и С (одна личинка). В-хромосомы у *Ch. plumosus* и *Ch. entis* из оз. Силач не обнаружены. Кариотип единственной личинки *Ch. borokensis* из оз. Силач оказался мономорфным.

В оз. Сунгуль (система Каслинских озер) карбиологический анализ выявил только представителей *Ch. plumosus*. У личинок *Ch. plumosus* из оз. Сунгуль обнаружено три типа гетерозиготных инверсий. Наиболее полиморфным оказалось хромосомное плечо В. Гетерозиготные инверсии отмечены в данном плече у 53,6% особей. У 30,4% изученных особей выявлена гетерозиготная инверсия в хромосомном плече А и у 17,9% особей выявлена гетерозиготная инверсия в хромосомном плече С. Число гетерозиготных инверсий на особь составило 1,02. У каждой четвертой особи отмечено сочетание в одном кариотипе по две и по три гетерозиготных инверсии. Геномный полиморфизм по В-хромосоме у *Ch. plumosus* из оз. Сунгуль не обнаружен.

В Южном Зауралье нами было изучено три водоема. Во всех водоемах отмечено два вида *Ch. plumosus* и *Ch. entis*. Доля *Ch. entis* изменялась по разным водоемам от 26,7% до 59,6%. При исследовании инверсионного фонда популяции *Ch. plumosus* оз. Беркут обнаружено шесть типов инверсий в гетерозиготном состоянии. Инверсии выявлены в плечах А, В, С, D и Е, при этом в плече В обнаружено два типа гетерозиготных инверсий. Число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. plumosus* из оз. Беркут составляет 0,6, геномный полиморфизм по В-хромосоме отмечен у 5% особей. У *Ch. plumosus* из оз. Кривское у 35% личинок отмечена гетерозиготная инверсия в плече А, таким образом число гетерозиготных инверсий на особь в данной популяции *Ch. plumosus* составляет 0,4. Геномный полиморфизм по В-хромосоме отмечен у 1,7% особей в выборке из оз. Кривское. Для личинок *Ch. plumosus* из оз. Беликуль гетерозиготные инверсии отмечены в хромосомном плече А (41,4%), Число гетерозиготных инверсий на особь составило 0,4. В – хромосомы у *Ch. plumosus* отмечены у 1,4% особей. У *Ch. entis* из данного водоема гетерозиготные инверсии отмечены только в плече А, число гетерозиготных инверсий на особь составило 0,4. В-хромосомы у *Ch. entis* из оз. Беликуль не обнаружены.

Таким образом, в условиях Заполярья нами обнаружены виды новые для науки, на остальных обследованных нами территориях были выявлены *Ch. thummi* и близкородственные виды группы «*plumosus*»: *Ch. plumosus*, *Ch. entis*, *Ch. borokensis*, *Ch. curabilis*. При этом возможно отметить приуроченность *Ch. borokensis* к водоемам Северного Урала, а *Ch. entis* к водоемам Южного Урала и Южного Зауралья. Сравнение уровня генотипической изменчивости между *Ch. plumosus*, *Ch. entis* и *Ch. borokensis* позволяет заключить, что наиболее изменчивым является *Ch. plumosus*. У *Ch. plumosus* число гетерозиготных инверсий на особь на Среднем Урале составляет 0,8-1,3; на Южном Урале – 0,22-1,02 и в Южном Зауралье – 0,4-0,6. Таким образом, ниже всего в Южном Зауралье. Для сравнения, в популяциях *Ch. plumosus* Палеарктики число гетерозиготных инверсий на особь в среднем составляет 0,95 [6]. Количество особей *Ch. plumosus* с В-хромосомой по нашим данным колеблется от 1,4 до 14,9%. В изученных нами водоемах у *Ch. entis* число гетерозиготных инверсий на особь изменяется от 0,25 до 0,47. По литературным данным для *Ch. entis* уровень гетерозиготности колеблется в достаточно широких пределах – от 0,15 до 1,6 гетерозиготных инверсий на особь [9]. В-хромосомы у *Ch. entis* нами отмечены только в Южном Зауралье у 2,6-2,9% особей. У *Ch. borokensis* число гетерозиготных инверсий на особь на Северном Урале составила 0,11-0,46, на Среднем Урале несколько выше 0,2-0,7. В-хромосомы у *Ch. borokensis* не отмечены.

Сравнение по территориям позволяет заключить, что *Ch. plumosus* и *Ch. borokensis* обладают наибольшей кариотипической изменчивостью на Среднем Урале, *Ch. entis* в Южном Зауралье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Белянина С.И.* Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР: дис. ... докт. биол. наук. М., 1983. 418 с.
2. *Белянина С.И.* Современное состояние кариофондов хирономид в водоемах СССР // Эволюция, видообразование и систематика хирономид. Новосибирск, 1986. С. 45-49.
3. *Белянина С.И., Сигарева Л.Е.* Эволюция кариотипа в семействе хирономид // Двукрылые насекомые и их значение в сельском хозяйстве. Л., 1987. С. 115-117.
4. *Белянина С.И., Филинкова Т.Н.* Морфология и кариотипы трех симпатрических видов рода *Chironomus* (Diptera; Chironomidae) из водоемов Заполярья // Зоол. журн. 1996а. Т. 75, № 5. С. 113-123.
5. *Белянина С.И., Филинкова Т.Н.* *Chironomus obensis, sp.n.* (Diptera; Chironomidae) из роайона нижней Оби // Зоол. журн. 1996б. Т. 75, № 7. С. 763-770.
6. *Гольгина В.В.* Дивергенция кариотипов голарктических видов *Chironomus* группы *plumosus* в Палеарктике и Неарктике (Diptera; Chironomidae). Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 17 с.
7. *Демин С.Ю., Ильинская Н.Б.* Изменение компактности политенных хромосом из разных органов личинок мотыля *Chironomus plumosus* // Цитология. 1988. Т. 30, № 4. С. 407-415.
8. *Демин С.Ю., Шобанов Н.А.* Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в европейской части СССР // Цитология. 1990. Т. 30, № 11. С. 1364-1372.
9. *Петрова Н.А., Клишко О.К.* Цитодиагностика, инверсионный полиморфизм и В – хромосомы трех видов – двойников *Chironomus* группы «*plumosus*» (Diptera; Chironomidae) из Восточной Сибири // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 8. С. 838-849.
10. *Филинкова Т.Н., Белянина С.И.* Новый вид рода *Chironomus* (Diptera; Chironomidae) из водоемов Полярного Урала и Ямала // Зоол. журн. 1993а. Т. 72, №4. С. 80-87.
11. *Филинкова Т.Н., Белянина С.И.* Характеристика двух северных видов комаров-звонцов рода *Chironomus* (Diptera; Chironomidae) // Зоол. журн. 1993б. Т. 72, № 10. С. 113-123.
12. *Филинкова Т.Н., Белянина С.И.* Новый вид рода *Camptochironomus* (Diptera; Chironomidae) из Заполярья // Зоол. журн. 1994. Т. 73, № 6. С. 61-67.
13. *Филинкова Т.Н., Белянина С.И.* Характеристика личинки и кариотипа *Chironomus sp.* (Diptera; Chironomidae) с полуострова Ямал // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. СПб., 2012. С. 439-440.
14. *Wulker W.* Karyosystematics and morphology of two north european species of the *Chironomus matures-Complex* (Diptera; Chironomidae) // Entomol. Gener. 1985. Vol. 10, № 2. P. 125-132.
15. *Wulker W.* Chromosomal, morphological and biological differences between *Chironomus tenuistylus* Brundin and *C. longistylus* Goetghebuer (Diptera; Chironomidae) in Fennoscandia and the USA // Ent. Scand. 1991. Vol. 22. P. 231-240.

INVESTIGATION OF TAXONOMY OF CHIRONOMIDS (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) OF URAL AND NEIGHBOURING REGIONS

© 2014 S.I. Belyanina¹, T.N. Filinkova²

¹Saratovs State Medical University, Saratov
²Urals State Pedagogical University, Ekaterimburg

In this article we described composition of species and level of genomic and chromosomal polymorphism of chironomids of Ural and neighbouring regions.

Key words: chironomids, karyotypic analysis, chromosomal and genomic polymorphism