

Кариотип *Chironomus anthracinus* Zetterstedt, 1860 (Diptera, Chironomidae) из Восточной Сибири

The karyotype of *Chironomus anthracinus* Zetterstedt, 1860 (Diptera, Chironomidae) from Eastern Siberia

В.И. Провиз*, Н.В. Базова**, П.В. Матафонов***, Д.В. Матафонов**
V.I. Proviz*, N.V. Bazova**, P.V. Mataphonov***, D.V. Mataphonov**

* Лимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская 3, Иркутск 664033 Россия. E-mail: proviz@lin.irk.ru.

* Limnological Institute SB RAS, Ulan-Batorskaya Str. 3, Irkutsk 664033 Russia.

** Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой 6, Улан-Удэ 670047 Россия. E-mail: selengan@yandex.ru.

** Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Sakhyanovoi Str. 6, Ulan-Ude 670047 Russia.

*** Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, ул. Недорезова 16а, Чита 672014 Россия. E-mail: benthos@yandex.ru.

*** Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS, Nedorezova Str. 16a, Chita 672014 Russia.

Ключевые слова: хирономиды, *Chironomus anthracinus*, кариотип, рисунок дисков, Восточная Сибирь.

Key words: midges, *Chironomus anthracinus*, karyotype, banding sequence, East Siberia.

Резюме. Исследован кариотип *Chironomus anthracinus* Zetterstedt, 1860 (Diptera, Chironomidae) из двух озёр Восточной Сибири — Гусиного (Бурятия) и Арахлей (Забайкальский край). В исследованных популяциях обнаружены только гомозиготы со стандартными последовательностями дисков, хромосомный и геномный полиморфизм не выявлены.

Abstract. A karyotype of *Chironomus anthracinus* Zetterstedt, 1860 (Diptera, Chironomidae) from two lakes of East Siberia, Gusinoe (Buryatia) and Arakhley (Zabaikalye) is studied. The populations included only homozygotes with standard band sequences. No chromosomal or genomic polymorphism is revealed.

Введение

Chironomus anthracinus Zetterstedt, 1860 — широко распространённый голарктический вид хирономид — относится к числу немногих представителей рода, кариологически изученных из разных регионов Палеарктики и Неарктики [Белянина, 1979; Кикнадзе и др., 1991, 1996; Шобанов, 1996; Петрова, Ракишева, 2003; Kiknadze et al., 2005]. В Восточной Сибири структура кариотипа *C. anthracinus* исследовалась из трёх популяций. Первые сведения представлены в работах Н.М. Бухтеевой [1979, 1980], в которых дана общая характеристика кариотипа личинок из оз. Щучье (Бурятия, басс. р. Селенга). Отмечена нечёткая дисковая структура хромосом, выявлены две инверсии в плечах В и Е. Позднее, в работах И.И. Кикнадзе с соавторами [1991, 1996] был описан кариотип *C. anthracinus* из Вилюйского водохранилища (Саха-Якутия). Хромосомный полиморфизм был обнаружен в плечах А и Е. В публикации, посвя-

щённой исследованию кариотипов последовательностей дисков *C. anthracinus* в Палеарктике и Неарктике [Kiknadze et al., 2005], одним из мест сборов материала указано Иркутское водохранилище, но анализ рисунка дисков политенных хромосом, как и в предыдущих статьях, не был представлен.

Настоящая работа посвящена исследованию *C. anthracinus* из двух озёр Восточной Сибири — Гусиного и Арахлей, в которых, несмотря на то, что его личинки являются основным компонентом зообентоса и имеют важное значение в мониторинге состояния экосистем, их видовой статус до настоящего времени не был уточнён с использованием кариологического метода. Кроме того, результаты изучения кариотипов *C. anthracinus* из Сибирской подобласти позволяют провести сравнительный анализ последовательностей дисков хромосом с другими исследованными палеарктическими и неарктическими популяциями.

Озеро Гусиное — самое большое в Западном Забайкалье, его площадь 164,7 км², максимальная глубина 24,5 м. Воды озера относятся к гидрокарбонатно-кальциевым (или натриево-кальциевым), минерализация воды колеблется от 100 до 300 мг/л [Борисенко, 1994]. Чёрные илы профундали заселены почти исключительно личинками хирономид, ранее диагностированными как *Chironomus* f. l. *anthracinus* Zett. [Линевиц, 1981; Болдаруева, 1994]. В 1989–1991 гг. на глубине свыше 10 м их средняя численность составляла 1,2 тыс. экз./м², биомасса — почти 9,0 г/м², т.е. 66 % от численности и 86 % от биомассы всего зообентоса [Болдаруева, 1994]. Озеро Арахлей — наиболее крупный водоём в Ивано-Арахлейской озёрной системе, его площадь 59 км², максимальная

глубина до 17 м. Состав вод озера гидрокарбонатный, магниевый-кальциевый, с минерализацией до 180 мг/л [Замана, 2013]. В настоящее время практически всю профундаль озера заселяют личинки *C. anthracinus*, ранее определяемые как *Chironomus f. l. batophilus* [Шаповалова, 1981], которые являются основным компонентом профундального зообентоса и составляет до 80 % его биомассы. В центральной части озера его средняя многолетняя численность (по данным за декабрь) в 2008–2012 гг. составила 1531 ± 718 (\pm SD) экз/м², биомасса — $17,7 \pm 11,94$ г/м² [Матафонов, 2013].

Материал и методы

Работа выполнена на личинках IV возраста, собранных в мае 2013 г. на оз. Гусиное (западная часть северной котловины озера между селом Бараты и мысом Чаны, глубины 10, 17, 22 м; грунт — серые илы на крупнозернистых песках, илы с детритом; 65 личинок) и в январе, марте 2014 г. на оз. Арахлей (глубины 10–17 м; грунт — тонкие серо-зеленоватые органические илы; 78 личинок). Личинок фиксировали смесью 96 % этилового спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1). Кариологические препараты готовили по этил-орсеиновой методике [Дёмин, Ильинская, 1988, Дёмин, Шабанов, 1990]. Хромосомы фотографировали при увеличении объектива 100х на микроскопе AxioStar plus (Zeiss) Приборного центра «Электронная микроскопия» ЛИН СО РАН с использованием программы AxioVision Rel. 4.7.1. При картировании плеч А, С, D, Е, F использованы цитофотокарты хромосом, разработанные Кикнадзе с соавторами [Kiknadze et al., 2005] на основе ригет-стандарта [Keyl, 1962; Devai et al., 1989], плеча В — стандартная карта *C. plumosus*, предложенная Шобановым [1994, 1996]. Обозначения последовательностей дисков начинаются с символов, указывающих их распространение: р' — палеарктическая зоогеографическая область, n' — неарктическая, h' — голарктическая [Kiknadze et al., 2005]. Далее указываются сокращённое название вида (ant), плечо (A) и номер последовательности — р'antA1 (в гомозиготе — р'antA1.1). Морфология личинок изучалась на препаратах головных капсул, заключённых в жидкость Фора-Берлезе. Для выявления особенностей строения мандибулы, пренмандибулы и антенны просмотрено 40 препаратов личинок из оз. Гусиное и 20 — из оз. Арахлей.

Результаты и обсуждение

Исследование *C. anthracinus* из озёр Гусиное и Арахлей показало, что обе популяции имеют одинаковые последовательности дисков во всех хромосомах кариотипа.

Кариотип (рисунки 1–3, 4–6, 7–10). $2n = 8$. Сочетание плеч хромосом характерно для видов *thummi*-комплекса: АВ, CD, EF, G. Гомологи плеча G чаще не сконъюгированы. Центромерные районы (С) хро-

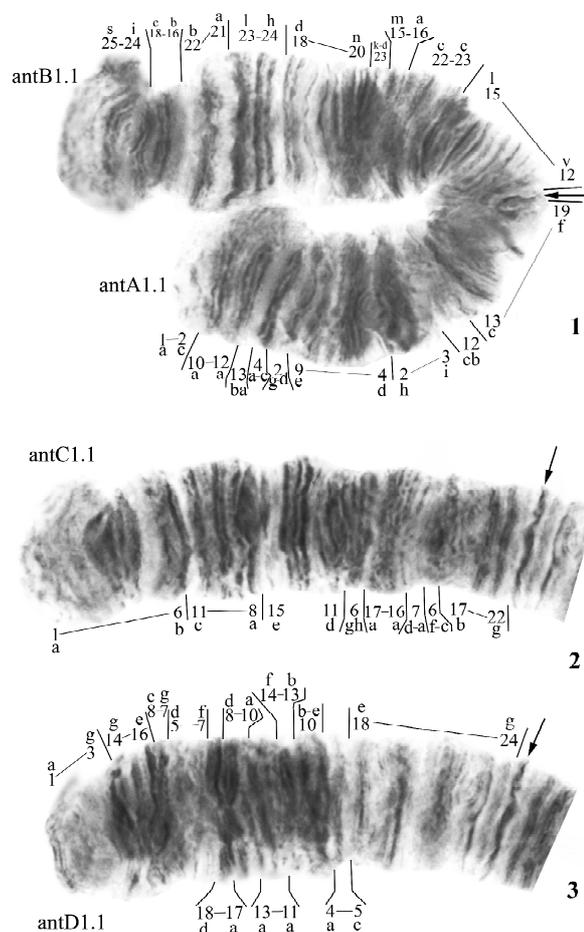


Рис. 1–3. Кариотип *Chironomus anthracinus* из озера Гусиное. 1 — последовательности дисков в плечах А (antA1.1) и В (antB1.1); 2 — последовательность дисков в плече С (antC1.1); 3 — последовательность дисков в плече D (antD1.1). Здесь и на всех других рисунках цифры 1–25 и маленькие буквы обозначают последовательности дисков, N — ядрышко, BR — кольцо Бальбиани. Стрелками указаны центромеры.

моном выражены нечётко. Ядрышки (N) локализованы в плечах F и G, кольца Бальбиани (BR) — в плече G. Как правило, хромосомы сильно компактизованы и имеют неясную дисковую структуру, что является, как было отмечено ранее [Kiknadze et al., 2005], видовой особенностью *C. anthracinus*. Во всех плечах хромосом обнаружены только стандартные последовательности дисков, распространённые в пределах Голарктики:

h'antA1 1a-2c 10a-12a 13ba 4a-c 2g-d 9e-4d 2h-3i 12cb 13c-f 14a-19f C

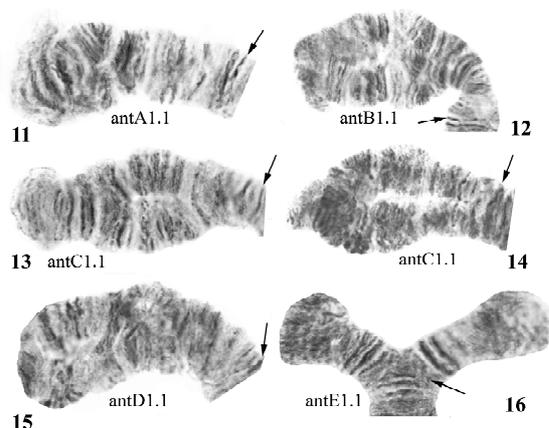


Рис. 11–16. Нарушения конъюгации гомологов в плечах А (11), В (12), С (13), С (14), D (15) и E (16).

Figs 11–16. Perturbations of homologs conjugation in the arms A (11), B (12), C (13), C (14), D (15) and E (16).

др., 1991] и в гетерозиготах (41, 8 %) в оз. Маркаколь в Восточном Казахстане [Петрова, Ракишева, 2003]. В первой популяции также присутствует *antF2*, во второй — *antE* (7 %).

При анализе карифондов *C. anthracinus* из различных по глубине водоёмов [Kiknadze et al., 2005], было отмечено, что популяции из неглубоких озёр более полиморфны по частотам и спектру последовательностей дисков, чем популяции из глубоководных озёр и водохранилищ. Отсутствие инверсионных последовательностей у *C. anthracinus* из озёр Гусиное и Арахлей также подтверждает этот вывод. В то же время, присутствие в этих озёрах гомозигот *h'antA1.1*, а также их доминирование в оз. Маркаколь (15 м), не согласуется с предположением о том, что последовательность *h'antA1* встречается преимущественно в мелководных водоёмах, а *h'antA2* — в глубоководных [Kiknadze et al., 2005]. Несмотря на то, что по частотам базовых последовательностей данные три популяции ближе к неарктическим, чем европейским популяциям, объяснить это географическим положением водоёма невозможно из-за строения плеча А в вилюйской популяции.

Замечания. По основным морфологическим признакам, используемым в диагностике *C. anthracinus*, личинки из озёр Гусиное и Арахлей не отличаются от описаний Константинова [1956], Линевиц и Ербаевой [1971], Шобанова [1996]. Они имеют такое же строение VII и VIII брюшных сегментов, ментума и др. В то же время обнаружена внутривидовая изменчивость таких признаков как окраска 4-го нижнего зубца мандибулы, длина зубцов премадибулы и положение кольцевого органа базального членика антенны. Так, например, в оз. Гусином у 70 % личинок 4-й нижний зубец мандибулы по окраске не отличается от 3-го, у 30 % он немного светлее. Наружный зубец премадибулы у 80 % личинок

короче внутреннего, у 17 % зубцы одинаковой длины, у 3 % — наружный длиннее внутреннего. Кольцевой орган базального членика антенны у 45 % личинок расположен ниже середины, выше — у 23 %, посередине — у 17 %, находится в разном положении в обеих антеннах — у 15 %. По данным Линевиц и Ербаевой [1971], полученным при изучении личинок из оз. Щучье (Гусино-Убукунская озёрная система), кольцевой орган антенны личинки расположен посередине или почти посередине базального членика; наружный зубец премадибулы длиннее внутреннего; 4-й зубец мандибулы не отличается по окраске от соседних зубцов. Как было отмечено этими авторами, выявленные морфологические особенности не согласуются с описанием личинки и рисунком, приведёнными Константиновым [1956], в которых кольцевой орган личинки расположен на границе 1 и 2 трети базального членика; наружный зубец премадибулы короче внутреннего; 4-й зубец мандибулы более светлой окраски, чем соседние. Таким образом, в нашем материале обнаружены морфотипы, в разной степени соответствующие описаниям обоих авторов. Подобная изменчивость морфологических признаков в очередной раз подтверждает вывод о необходимости исследования кариотипа для точной диагностики личинок близких видов. Так, например, в фауне хирономид Прибайкалья на стадии личинки очень близким (в том числе и по кариотипу) к *C. anthracinus* является *Chironomus solitus* Linevich et Erbaeva, 1971 (отличие в окраске 4-го нижнего зубца мандибулы), ранее известный из многих водных объектов [Линевиц, Ербаева, 1971; Линевиц, 1981; Буянтуев, 1999] и недавно обнаруженный нами в прибрежной зоне оз. Байкал. Их дифференциация осложнена ещё тем, что они могут встречаться в однотипных водоёмах [Буянтуев, 1999]. Сравнительная морфо-кариотипическая характеристика *C. anthracinus* и *C. solitus* будет представлена в отдельной работе.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке проектов СО РАН № VI.51.1.3 при частичной поддержке проекта № VIII.79.1.2. Обработка материала и написание данной статьи частично поддержаны проектом VI.51.1.10.

Авторы статьи искренне признательны Н.М. Пронину (ИОЭБ СО РАН) за помощь в сборе материала. Также выражают благодарность директору ФГБУ «Байкалрыбвод» и сотрудникам Гусиноозёрского осетрового рыбного хозяйства за поддержку при проведении полевых исследований.

Литература

- Беянина С.И. 1979. Кариотипы хирономид озера Иссык-Куль // Кариосистематика беспозвоночных животных. Материалы симпозиума 18–20 ноября 1976 г. Ленинград: Зоологический институт АН СССР. С.36–39.

- Болдаруева (Базова) Н.В. 1994. Кормовая база и экология рыб. Зообентос // Экология озера Гусиное. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН. С.86–93.
- Борисенко И.М. 1994. Гидрохимическая характеристика озера Гусиное // Экология озера Гусиное. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН. С.53–62.
- Бухтеева Н.М. 1979. Кариотипическая характеристика массовых видов рода *Chironomus* Meig. Прибайкалья // Кариосистематика беспозвоночных животных. Материалы симпозиума 18–20 ноября 1976 г. Ленинград: Зоологический институт АН СССР. С.40–43.
- Бухтеева Н.М. 1980. Кариотипическая характеристика массовых видов бентоса водоёмов Прибайкалья. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 125 с.
- Буянтуев В.Ф. 1999. Хирономиды в зообентосе рек и озёр бассейна реки Баргузин. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 24 с.
- Дёмин С.Ю., Ильинская Н.Б. 1988. Изменение компактности полигенных хромосом из различных органов личинок мотыля *Chironomus plumosus* // Цитология. Т.30 No.4. С.407–415.
- Дёмин С.Ю., Шобанов Н.А. 1990. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в Европейской части СССР // Цитология. Т.32 No.10. С.1046–1054.
- Замана Л.В. 2013. Гидрохимические особенности озёр // Ивано-Арахлейские озёра на рубеже веков (состояние и динамика). Новосибирск: СО РАН. С.73–78.
- Константинов А.С. 1956. К систематике рода *Chironomus* Mg. // Труды Саратовского отделения ВНИОРХ. Т.4. С.155–192.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Н.А. Шобанов, Н.И. Зеленцов, Л.П. Гребенюк, А.Г. Истомина, В.А. Прасолов. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 114 с.
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И., Салова Т.А., Айманова К.Г., Саввинов Д.Д. 1996. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: Триба Chironomini. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН. 166 с.
- Линевич А.А. 1981. Хирономиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск: Наука. 152 с.
- Линевич А.А., Ербаева Э.А. 1971. К систематике рода *Chironomus* Meig. из водоёмов Прибайкалья и Западного Забайкалья // Известия БГНИИ при Иркутском государственном университете. Т. 25. С.127–190.
- Матафонов П.В. 2013. Зообентос // Ивано-Арахлейские озёра на рубеже веков (состояние и динамика). Новосибирск: СО РАН. С.176–211.
- Петрова Н.А., Ракишева А. 2003. Кариотип и морфология *Chironomus anthracinus* Zett. (Diptera, Chironomidae) из Восточного Казахстана // Цитология. Т.45 No.4. С.428–433.
- Шаповалова И.М. 1981. Макрозообентос озера Арахлей // Биологическая продуктивность озера Арахлей (Забайкалье). Новосибирск: Наука. С.122–138.
- Шобанов Н.А. 1994. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) I: Стандартизация дисков полигенных хромосом в системе Максимовой // Цитология. Т.36. No.1. С.117–122.
- Шобанов Н.А. 1996. Морфология и кариотип *Chironomus anthracinus* (Diptera, Chironomidae) // Зоологический журнал. Т. 75. No.10. С.1505–1516.
- Devai G.Y., Miskolczi M., Wülker W. 1989. Standardization of chromosome arms B, C, and D in *Chironomus* (Diptera: Chironomidae) // Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica. Vol.2. P.79–92.
- Keyl H.-G. 1962. Chromosomenrevolution bei *Chironomus*. II Chromosomenbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. Vol.13. P.464–514.
- Kiknadze I.I., Wülker W.F., Istomina A.G., Andreeva E.N. 2005. Banding sequences pool of *Chironomus anthracinus* Zett. (Diptera, Chironomidae) in Palearctic and Nearctic // Euroasian Entomological Journal. Vol.4. No.1. P.13–27.

Поступила в редакцию 30.5.2014