

**ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗЛОСТНОГО КРОВСОСОА
BOOPHTHORA ERYTHROCEPHALA (DIPTERA: SIMULIIDAE)
ИЗ РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОН**

© Н. А. Петрова,¹ Л. А. Чубарева¹, М. В. Рева²

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия,
и ² Донецкий государственный университет, Донецк, Украина

Boophtora erythrocephala — широко распространенный вид, населяющий как небольшие загрязненные водоемы, так и крупные реки. Изучены 3 популяции из Самарской обл. России и из Донецкой и Черниговской областей Украины. Для этих популяций, а также для этого вида, ранее опубликованного (Полянская, Цапыгина, 1968; Петрухина, 1972), была использована хромосомная карта Адлера и Вернер (личное сообщение). Проведено сравнение 8 полученных популяций. Все они относятся к виду *B. erythrocephala*, но каждая имеет свои индивидуальные особенности. Инверсионный полиморфизм наблюдался в каждой из популяций от 88 до 100 % особей. Среднее число гетерозиготных инверсий на особь велико и колеблется около 3.6. Имеется одна инверсия в IIS, встречаемая во всех популяциях, что доказывает наличие панмиксии между ними.

Ключевые слова: кровососущие мошки, *Boophtora erythrocephala*, инверсионный полиморфизм.

Род *Boophtora* установлен Эндерлейном в 1921 г. и представляет собой небольшую, таксономически хорошо обособленную группу кровососущих мошек из 6 видов (Рубцов, Янковский, 1984; Янковский, 2002).

B. erythrocephala широко распространенный эврибионтный и синантропный вид, населяющий как небольшие, тихо текущие ручьи, так и крупные реки, выдерживающий значительные колебания температуры и загрязнение воды, большие, чем какой-либо другой вид (Рубцов, Виолович, 1965; Zwick, 1974). В зависимости от температуры в течение года развиваются 2—4 поколения, вылет начинается с апреля и кончается в сентябре. Вид обладает значительной изменчивостью морфологических признаков и представлен несколькими локальными формами и трудно диагностируемыми видами-двойниками (Рубцов, Виолович, 1965). Этот злостный кровосос, широко распространенный в Палеарктике, неоднократно привлекал внимание кариологов как удобный объект для изучения влияния географического и экологического факторов на структурные и функциональные особенности политенных хромосом. Был описан кариотип ($2n = 6$), составлены цитологические карты политенных хромосом, изучен сезонный и межпопуляционный инверсионный полиморфизм (Петрухина, 1968, 1970, 1972; Полянская, Цапыгина, 1968).

Показано, что вид высокополиморфен по гетерозиготным инверсиям. Популяции северных зон Ленинградской обл. менее гетерозиготны (р. Вуокса, ст. Лосево, Ленинградская обл.) по сравнению с популяциями, расположенными южнее (р. Луга, Ленинградская обл., р. Уводья, Ивновская обл.). Все инверсии, обнаруженные в кариотипе природных популяций *B. erythrocephala*,

можно подразделить на 2 типа: широко распространенные, общие для всех изученных популяций, и эндемичные инверсии, характерные для отдельной локальной популяции. Первые составляют основу генофонда вида, вторые непосредственно связаны с экологией обитания каждой популяции (Петрухина, 1968, 1970, 1972; Полянская, Цапыгина, 1968).

Нами исследованы популяции *B. erythrocephala* из Самарской обл. России, а также из Донецкой и Черниговской областей Украины. Изучен инверсионный полиморфизм популяций и проведено сравнение с ранее опубликованными данными. В работе использована цитологическая карта политенных хромосом *B. erythrocephala*, предложенная для европейских популяций Адлером и Вернер (Adler, Werner, личное сообщение). В ней представлена (последовательно от 1 до 100) сквозная нумерация секций политенных хромосом I, II и III *B. erythrocephala*. Ранее опубликованные данные из Ленинградской обл. (р. Уводья) (Полянская, Цапыгина, 1968; Петрухина, 1972) приведены к единой системе на основе этих хромосомных карт и проанализированы вместе с новыми данными из Самарской обл. России, Донецкой и Черниговской областей Украины.

Материал и методика

Число изученных особей, время и место их сбора приведены в табл. 1. Личинок со зрелыми дыхательными нитями и куколок фиксировали на месте сбора в смеси 96%-ного этилового спирта и ледяной уксусной кислоты

Число изученных личинок и показатели инверсионного полиморфизма *Boopthora erythrocephala* из разных популяций

Место сбора популяции	Год сбора	2n	Число изученных личинок		Доля гетерозиготных особей, %		Среднее число инверсий на особь		Литературный источник
			летний сбор	зимний сбор	летний сбор	зимний сбор	летний сбор	зимний сбор	
Ст. Лосево, р. Вуокса, Ленинградская обл., Россия	1966		58	66	93.0	80	2.93	1.7	Петрухина, 1968
	1967	6	51	70	98.1	95.7	3.02	2.7	
	1968		54	32	100	96.9	3.3	2.3	
Ст. Пудость, р. Теплая, Ленинградская обл., Россия	1966	6	52	36	98.1	97.2	3.6	3.4	Петрухина, 1972
	1965—1966	6	170		99.4		3.5		Полянская, Цапыгина, 1968
Ст. Луга, р. Обла, Ленинградская обл., Россия	1966	6	52		100		3.7	Петрухина, 1972	
Р. Уводья, Ивановская обл., Россия	1968	6	56		100		4.0	То же	
Р. Ситень, Черниговская обл., Украина	1972	6	111		98.3		1.83	Настоящее сообщение	
Р. Нитриус, Донецкая обл., Украина	2001	6	75		98.7		3.0	То же	
Р. Чапаевка, Самарская обл., Россия	2003	6	20		95.0		3.3	» »	

в соотношении 3 : 1. Готовили и изучали энтомологические препараты с частями тела личинок и зрелых куколок. Анализ структурных перестроек хромосом проводили на ацетоорсеиновых препаратах. Уровень инверсионного полиморфизма популяции в работе оценивали по двум показателям: доле (в %) особей с гетерозиготными инверсиями в исследованной популяции и среднему числу гетерозиготных инверсий, приходящихся на одну особь.

В настоящей статье объединены все имеющиеся кариологические данные по *B. erythrocephala*. Популяции изучены разными авторами не в одинаковой степени. Так, для популяции из р. Вуокса представлены цитофотокарты с $2n = 6$, кариологически и морфологически исследованы две формы — зимне-весенняя и летне-осенняя (Петрухина, 1968, 1970, 1972; Полянская, Цапыгина, 1968). Подсчитаны частоты встречаемости некоторых наиболее распространенных инверсий на протяжении 3 лет (1968, 1970 и 1972 гг.), для остального большинства инверсий, эндемичных и встреченных у единичных особей, отмечены только их присутствие и локализация. Такие инверсии в сводной табл. 3 нами отмечены звездочкой (*). В р. Ситень Черниговской обл. (Украина) анализ инверсионного полиморфизма ограничен только числом гетерозиготных и гомозиготных инверсий в каждом из хромосомных плеч, а точной локализации инверсий не проводилось. Приведение всех имеющихся кариологических данных по *B. erythrocephala* к единой системе на основе цитофотокарт политенных хромосом позволило осуществить сравнительный анализ и представить более полные сведения о кариофонде популяций данного вида.

Результаты и обсуждение

Морфологические особенности *B. erythrocephala*

Личинка (рис. 1). Длина тела 6—7 мм, светло-красноватая или светло-зеленоватая, с характерными отчетливыми темноватыми поперечными перевязями на брюшных сегментах. Рисунок лба явственный, позитивный, видоспецифичный. Вентральный вырез головной капсулы глубокий, арковидный. Субментум с мелкими зубцами, отчетливы только срединный и боковые зубцы. Мандибула с крупным вершинным зубцом. В большом веере 38—50 щетинок. В заднем прикрепительном органе 65—76 рядов крючков, по 13—15 крючков в каждом ряду. Ректальные придатки простые, реже с небольшими выростами.

Куколка (рис. 1). Кокон простой, плотного плетения. Дыхательных нитей 6: 3 пары нитей на очень коротких стебельках; иногда верхняя нить постепенно загибается вперед.

Самец (рис. 1). Гоностерн треугольноподобный, приоткрытый книзу, с большими боковыми отростками по краям. Мы привели рисунки двух гоностернов, различающихся по ширине, которые встречаются у разных особей. Гоностили очень короткие и широкие, значительно меньше гонококситов. Гонофурка пластинчатая, слегка расширенная на конце, но встречается и более узкая. В параметрах по 2—3 ряда многочисленных небольших двухрядных шипиков.

Надлежит подчеркнуть, что анализ многочисленных энтомологических препаратов личинок, куколок и взрослых насекомых *B. erythrocephala* выявил значительную морфологическую изменчивость.

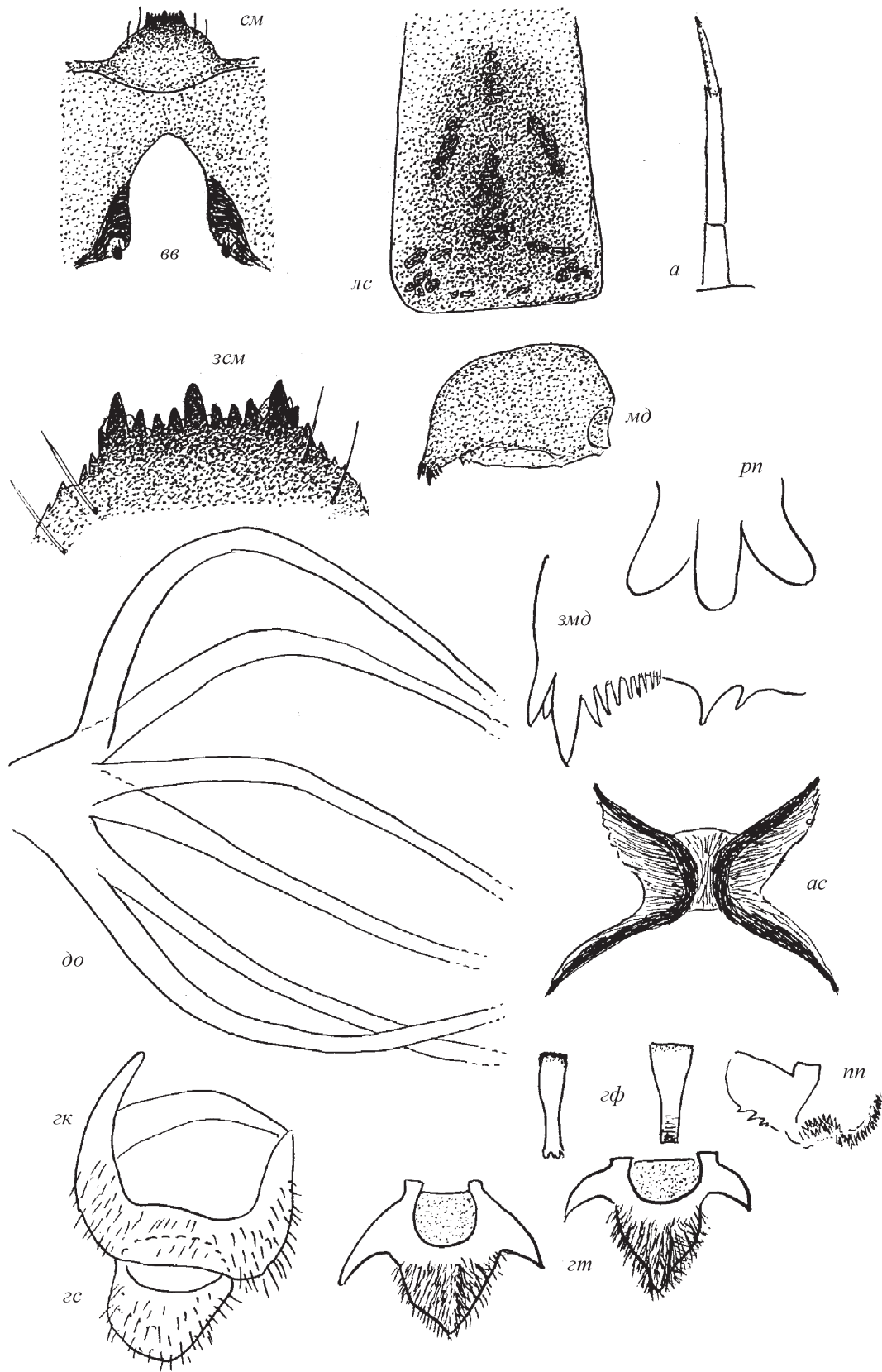


Рис. 1. Морфологические признаки личинки, куколки и самца *Boophthora erythrocephala*.

лс — лобный склерит, см — субментум, зсм — зубцы субментума, вв — вентральный вырез, а — антенна, мд — мандибула, до — дыхательный орган, змд — зубцы мандибулы, рп — ректальные придатки, ас — анальный склерит личинки, гк — гоноксцит, гс — гоностерн, гт — гоностерн, гф — гонофорка, пп — параметры самца.



Рис. 2. Стандартные карты полилетних хромосом *Voortithoga eurythoserphala*.

BR — кольцо Бальбиани, C — центромеры, N — ядрышко, S, L — короткий и длинный плечи хромосомы, 5D — 5 темных дисков; арабскими цифрами обозначены секции хромосомы.

Таблица 2

Встречаемость гетерозиготных и гомозиготных инверсий (в %) в разных географически удаленных популяциях *Boophthora erythrocephala*

Standart (Adler, Werner, личное сообщение)	IS (Std.)	IL (Std.)	IIS (Std.)	III (Std.)	IIIS (Std.)	IIIL (Std.)
Ст. Лосево, р. Вуокса, Ленинградская обл. (Петрухина, 1972)	Inv. (7с—17) (100 % — гомо-)	Inv. (23—29b) (гетеро- и гомо-)	Inv. (43—49a) (гетеро- и гомо-)	Std.	Std.	Std.
Ст. Пудость, р. Теплая, Ленинградская обл. (Полянская, Цапыгина, 1968)	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.
Ст. Пудость, р. Теплая, Ленинградская обл. (Петрухина, 1972)	Inv. (7с—17) (100 % — гомо-)	Inv. (23—29b) (гетеро- и гомо-)	Inv. (43—49a) (гетеро- и гомо-)	Std.	Std.	Std.
Ст. Луга, р. Обла, Ленинградская обл. (Петрухина, 1972)	Std.	Std.	Inv. (43—49a) (гетеро- и гомо-)	Std.	Std.	Std.
Р. Уводьи, Ивановская обл. (Петрухина, 1972)	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.
Украина, р. Ситень, Черниговская обл. (Настоящее сообщение)	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.
Украина, р. Нитриус, Донецкая обл. (настоящее сообщение)	Inv. (2—17a) (гетеро- и гомо-)	Std.	Std.	Inv. (62a—69c) (гетеро- и гомо-)	Std.	Std.
Р. Чапаевка, Самарская обл. (настоящее сообщение)	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.	Std.

Кариотипическая характеристика популяций

Стандартная хромосомная карта политенных хромосом *B. erythrocephala* предложена Адлером и Вернер (Adler, Werner, личное сообщение). $2n = 6$. Как мы уже указывали, хромосомы обозначены I, II и III, а плечи — S (короткое) и L (длинное) (рис. 2). Плечо IS поделено на 1—19 секций, плечо IL — на 20—41, IIS — на 42—55, III — на 56—71, IIIS — на 72—82 и IIIL — на 83—100 секций. Центромеры (С) четко выражены в виде локальных вздутий и легко определяются. Гомологичные хромосомы плотно конъюгируют друг с другом. Характерный маркер («Sim»-конец) находится в IS (секция 1). Хромосома II определяется по кольцу Бальбиани (BR, секция 48) и пуффам (Р, секции 43 и 50) в IIS, в этом же плече находится маркер из 5 толстых прицентромерных дисков (5D, секции 52—54). В IIIS, вблизи центромеры, локализованы 2 четких диска (2D, секция 82), в середине этого же плеча расположен еще один маркер — толстый диск, разъединяющий 2 PP (секции 74, 75). Кроме того, в теломерной зоне IIIL имеется отчетливый маркерный рисунок дисков «сложенная гармонь» (секция 99). Ядрышковый организатор (N) расположен в IIIL (секция 85).

Выборка из популяции р. Вуокса, вблизи ст. Лосево (Приозерский р-н, Ленинградская обл., Россия), локализованная в 81 км на север от г. Санкт-Петербурга (Петрухина, 1972). $2n = 6$. Конъюгация гомологов плотная, асианпсис крайне редок. У 24 % особей между центромерами и теломерами негомологичных хромосом отмечены гетерохроматиновые нитевидные мосты. Локализация основных маркеров (округлые центромеры, ядрышко, 5D, 2D и др.) полностью совпадает со стандартом. Обнаружена гомозиготная фиксированная последовательность в IS (7с—17) (табл. 2), отличающая ее от стандарта, а инверсии IL (23—29b) (рис. 3, а) и IIS

(43b—49a) (рис. 3, в) встречались в гетерозиготном и гомозиготном состояниях. В остальных трех плечах (III, IIIS и IIIL) последовательности дисков гомологичны стандарту.

Популяция характеризуется высоким уровнем инверсионного полиморфизма. Выявлено 10—11 типов гетерозиготных инверсий, 5 из них обнаружены на протяжении 3 лет: IS(2—6), IS(9b—13), IS(16—17с), IL(23—29b) и IIS(43b—49a) (рис. 3, 4; табл. 3). Остальные инверсии — единичные эндемики. Уровень инверсионного полиморфизма в среднем равен 98.2 %, а среднее число гетерозиготных инверсии на особь — 3.5 (табл. 1). Наиболее часто встречаются инверсии в IS (9 типов), в IIIS инверсий не обнаружено.

По данным Рубцова (1956), в Европе существуют 2 формы *B. erythrocephala* — зимне-весенняя и летне-осенняя. Особи первой формы крупнее по сравнению летне-осенней, кроме того, самцы этой формы отличаются от самок еще и по окраске. Отмечены и другие мелкие различия, касающиеся морфологии гениталий имаго и головной капсулы личинок. Было предложено считать в качестве истинной *B. erythrocephala* летне-осеннюю, а крупную зимне-весеннюю форму еще со времен Мейгена (Meigen, 1818) называли *B. sericata*. Среди систематиков мнения разошлись: одни считали эти формы отдельными видами (Meigen, 1818; Rubzov, 1959, 1962; Knoz, 1963, 1965), другие — единым полиморфным видом (Smart, 1944; Grenier, 1953; Carlson, 1962; Рубцов, Янковский, 1984; Crosskey, 1987). В связи с тем что местоположение типов неизвестно, трудно с достоверностью утверждать, что это разные виды, тем более что обе формы развиваются в одних и тех же биотопах и имеют много общего в биологии.

Петрухина (1972) провела сравнительно-кариологический анализ обеих форм и показала, что это один полиморфный вид. Теперь, когда проведен межпопуляционный анализ, можно подтвердить вывод Петрухиной о

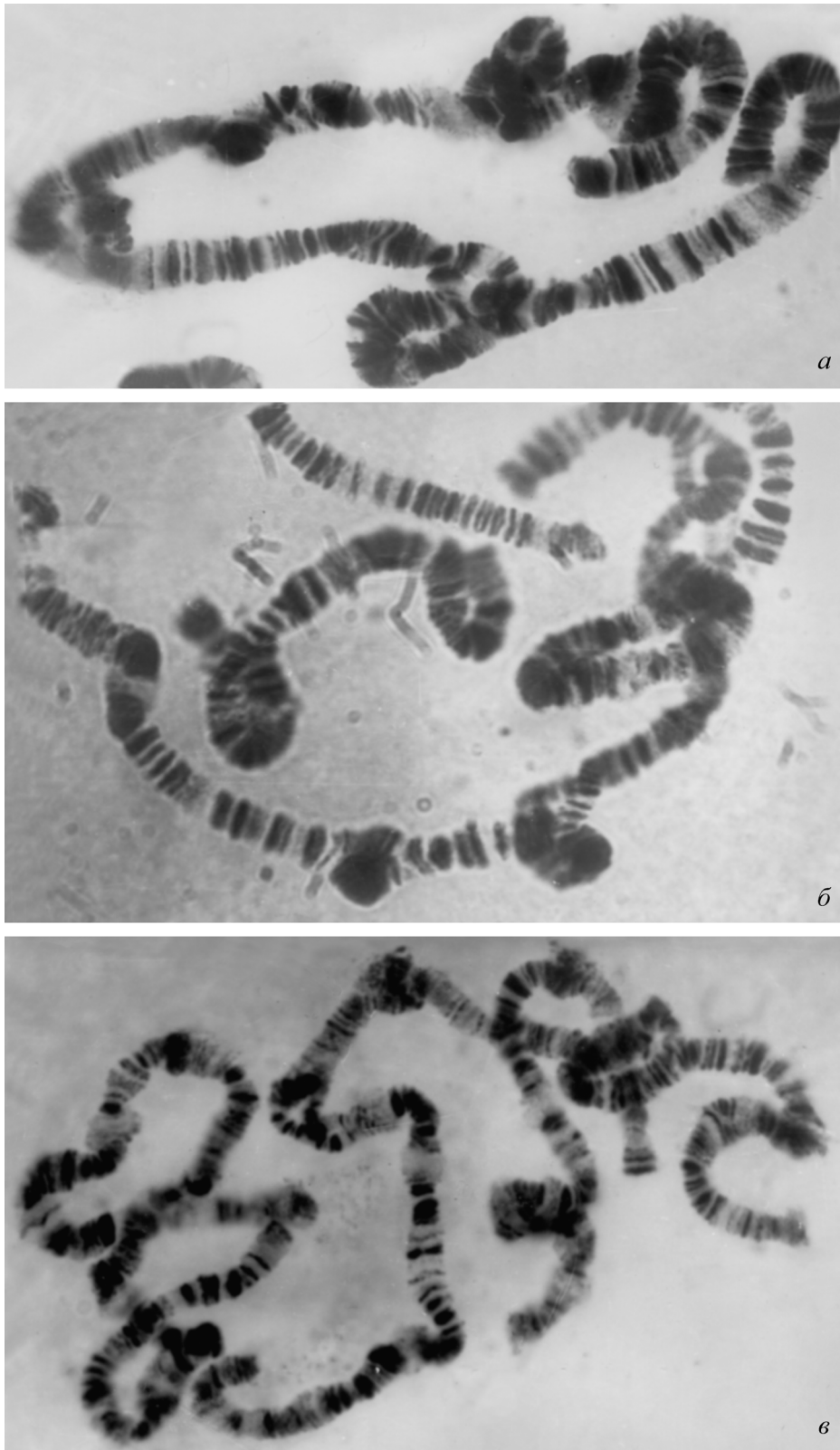


Рис. 3. Гетерозиготные инверсии *Boophthora erythrocephala*.

a — IS (13—14) + IS (10—4) + IL (23—29b); *б* — IS (2—6) + IS (9b—13) + IL (27—31b) + IL (25—30a) + IL (21—23a); *в* — IS (2—17) + IL (23—29b) + IIS (43b—49a) + IIIL (90—93).

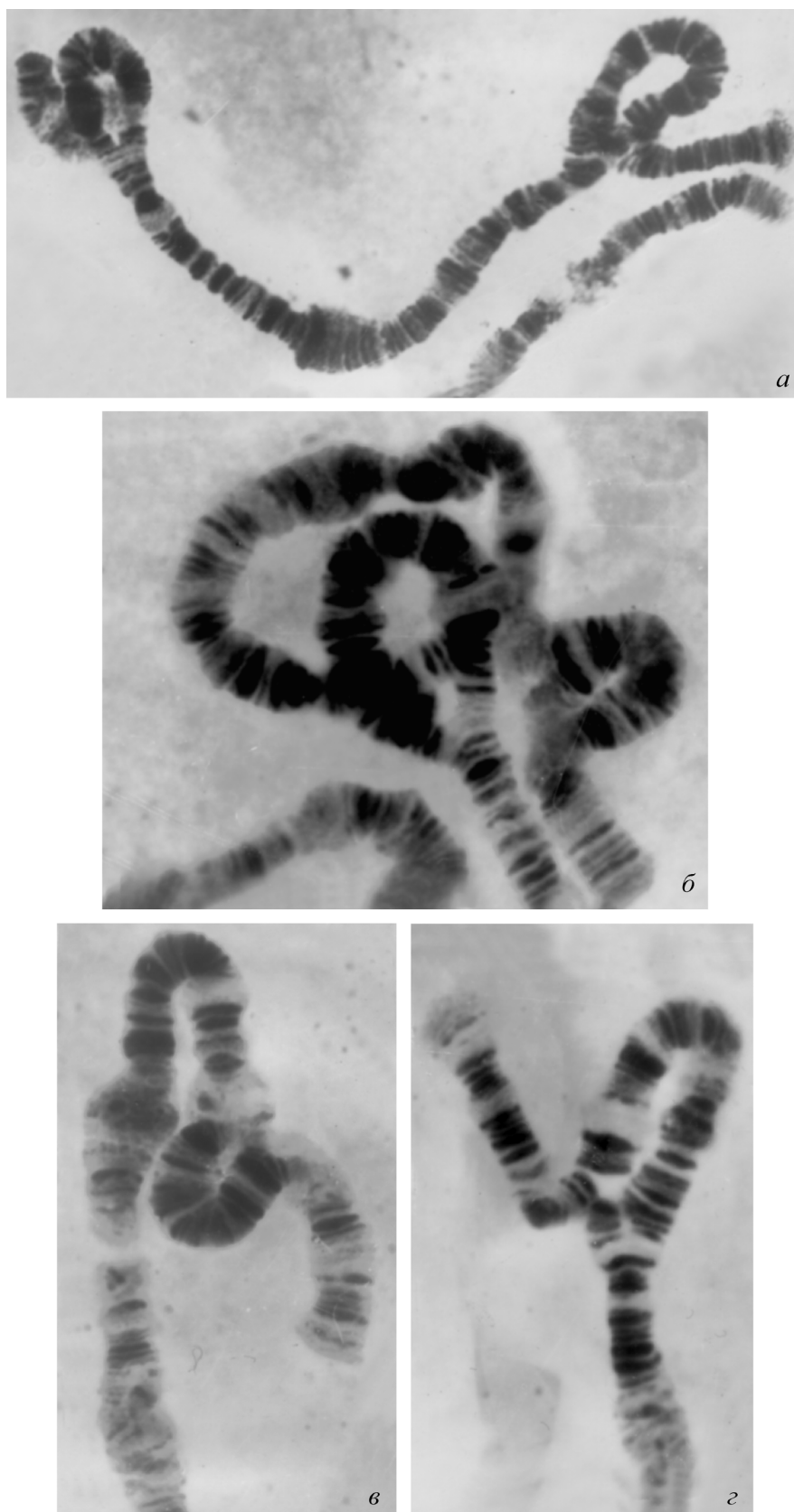


Рис. 4. Гетерозиготные инверсии *Boophthora erythrocephala*.

a — IIS (43b—49a) + IIL (67—68); *б* — IIS (43b—49a) + IIL (62—66); *в* — IIS (43b—49a); *г* — IIL (58cba) + IIS (43b—49a).

Частота встречаемости (в %) гетерозиготных инверсий *Voophthora erythrocephala*
в разных популяциях из России и Украины

Секции хромосом	Ленинградская обл., ст. Лосево, р. Вуокса (Петрухина, 1968)						Ленинградская обл., ст. Пудость, р. Теплая (Петру- хина, 1972)		Ленин- градская обл., ст. Пудость, р. Теплая (Полян- ская, Ца- пыгина, 1968)	Ленин- градская обл., ст. Луга, р. Обла (Петру- хина, 1972)	Иванов- ская обл., р. Уводьи (Петрухи- на, 1972)	Донец- кая обл., р. Нит- риус (настоя- щее сооб- щение)	Самар- ская обл., р. Чапа- евка (на- стоящее сообще- ние)
	1966 г.		1967 г.		1968 г.		1966 г.		1965— 1966 гг.	1968 г.	1966 г.	2001 г.	2003 г.
	зима	лето	зима	лето	зима	лето	зима	лето					
IS													
2—6	0.04	0.45	0.20	0.38	0.31	0.44	0.38	0.31		0.37	0.35	0.23	0.05
2—17													
3—8b			*	*						*			
3—16										*			
4—10	*	*	*	*		*							0.10
6a—13												0.04	
7—12										*	*	0.25	0.10
8—10												0.01	
8b—16												0.08	
9b—13	0.04	0.38	0.01	0.36	0.16	0.40	0.36	0.34		0.21	0.09	0.08	0.25
9—15											*		0.05
9—17	*	*	*	*		*					*		
10b—11													
10—14												0.01	0.10
10—17									0.81				
11—14	*	*				*							0.01
12—14			*	*									
13—14										*		0.11	0.05
13—17										*			
14b—18a												0.17	0.10
16—17c	0.17	0.50	0.10	0.52	0.31	0.56	0.31	0.27		0.16	0.07	0.07	
II													
20—25					*		*	*					0.10
21—22a									0.01				
21—23									0.02			0.09	0.05
21—30												0.03	
23—25										*			
23—29b	0.24	0.58	0.30	0.57	0.25	0.61	0.40	0.31		0.40	0.30	0.03	0.10
25—30a												0.43	0.10
25—38												0.03	0.10
27—31b											*	0.04	
III													
41—36									0.52				
41—37									0.72				
42—43									0.34				
43—46											*	0.07	
43b—49a	0.11	0.31	0.40	0.41	0.43	0.67	0.28	0.42		0.42	0.11	0.39	0.30
44—47									0.29		*		
48—51												0.01	
III													
58cba												0.03	
58—59												0.01	0.05
58—61					*		*	*		*			0.15
58—63	*	*	*	*	*	*	*	*	0.22			0.05	0.05

Таблица 3 (продолжение)

Секции хромосом	Ленинградская обл., ст. Лосево, р. Вуокса (Петрухина, 1968)						Ленинградская обл., ст. Пудость, р. Теплая (Петрухина, 1972)		Ленинградская обл., ст. Пудость, р. Теплая (Полянская, Цапыгина, 1968)	Ленинградская обл., ст. Луга, р. Обла (Петрухина, 1972)	Ивановская обл., р. Уводьи (Петрухина, 1972)	Донецкая обл., р. Нитриус (настоящее сообщение)	Самарская обл., р. Чапая (настоящее сообщение)
	1966 г.		1967 г.		1968 г.		1966 г.		1965—1966 гг.	1968 г.	1966 г.	2001 г.	2003 г.
	зима	лето	зима	лето	зима	лето	зима	лето					
62—66										*		0.03	0.30
67—68												0.01	0.05
III S													
74—75												0.01	0.15
75—77												0.07	0.10
III L													
86—88									0.09	*			0.05
86—90												0.03	0.05
88—96						*		*					
89с—91									0.11			0.01	0.05
89а—98b												0.01	
90—93												0.01	0.05
91—98	*	*	*	*						*			0.05
92—97										*			
94—95а													
94—97									*			0.08	0.05
95—98											*		
97b—98												0.04	
99—100а									0.31				

том, насколько высокополиморфны все исследованные популяции.

Выборка из популяции р. Теплая (ст. Пудость, Ленинградская обл., Россия), локализованная в 41 км к югу от г. Санкт-Петербурга (Полянская, Цапыгина, 1968; Петрухина, 1972). Несмотря на то что эту популяцию независимо друг от друга изучали разные исследователи и в разные годы, получены сопоставимые материалы. $2n = 6$. Локализация всех маркеров соответствует стандарту (округлые центромеры, ядрышко, 5D, 2D и др.). В IS отмечена инверсионная гомозиготная последовательность Inv. — IS(7с—17), отличающая ее от стандартной последовательности и встреченная в разные годы. В IL(23—29b) (рис. 3, а) и IIS(44b—49a) (рис. 3, в) обнаружены инверсии, встречающиеся как в гомозиготной, так и в гетерозиготной формах. Последовательности III L, III S и III L гомологичны стандарту, в них обнаружены единичные гетерозиготные инверсии.

Популяция характеризуется высоким уровнем инверсионного полиморфизма. В 1965—1966 гг. (Полянская, Цапыгина, 1968) 99.4 % особей оказались гетерозиготными, среднее число инверсий на особь равно 3.5, а в 1966 г. (Петрухина, 1972) 98.1 % (летний сбор) и 97.2 % (зимний сбор) оказались гетерозиготными со средним числом инверсий, равным летом 3.6, зимой — 3.4 (табл. 1). В первом случае было обнаружено 9 типов инверсий с частотой больше 30 % — IS(10—17), IL(41—36), IL(41—37), IIS(42—43) и III L(99—100a); во втором случае обнаружено 11 типов, из которых 5 инверсий — IS(2—6), IS(9b—13), IS(16—17с), IL(23—29b) и IIS(43b—49a) (рис. 3, 4) — постоянно встречаются в популяции. Остальные эндемики отмечены с низкими частотами. Наиболее полиморфны плечи IS и IL, в III S инверсии не встречались.

Выборка из популяции р. Обла (ст. Луга, Ленинградская обл., Россия) находится в 145 км к югу от г. Санкт-Петербурга (Петрухина, 1972). $2n = 6$. Локализация всех маркеров соответствует стандарту (центромеры, ядрышковая область, 5D, 2D и др.). В IIS (43b—49a) (рис. 4, а—в) отмечена гомозиготная последовательность, однако она встречалась и в гетерозиготном состоянии (табл. 2, 3).

100 % личинок в популяции имели в своих кариотипах гетерозиготные инверсии, а среднее число инверсий на особь равно 3.7 (табл. 1). Отмечено 16 типов инверсий, из них 5 — IS(2—6), IS(9b—13), IS(16—17с), IL(23—29b) и IIS(43b—49a) (рис. 3, 4) — постоянно встречаются и в других популяциях. Наиболее полиморфно IS, в III S инверсий совсем не встречалось.

Выборка из популяции р. Уводьи (Ивановская обл., Россия) исследована Петрухиной (1972). $2n = 6$. Локализация всех маркеров и последовательности дисков всех плеч хромосом гомологичны стандарту. 100 % личинок в популяции имели гетерозиготные инверсии, среднее число инверсии на особь равно 4 (табл. 1). Отмечено 12 типов инверсий. Из них 5 —

IS(2—6), IS(9b—13), IS(16—17c), IL(23—29b) и PIS(43—49a), указанных для других популяций, постоянно встречаются, остальные — единичные эндемики. Наиболее полиморфно плечо IS, а в PIS инверсий совсем не встречалось.

Выборка из популяции р. Ситень (Черниговская обл., Украина) исследована нами. $2n = 6$. Последовательности дисков всех плеч и локализация маркеров полностью совпадают со стандартом. К сожалению, при анализе популяции инверсии не локализованы. Установлено только, что в IS найдены 82 инверсии, в IL — 20, в PIS — 20, в PII — 25 инверсий. В PIS инверсий не обнаружено, а всего обнаружено 170 инверсий. Из 111 личинок 13 оказались с гомокариотипами (11.7%). Уровень инверсионного полиморфизма данной популяции равен 88.3%, а среднее число инверсий на особь — 1.61 (табл. 1). Наиболее полиморфным оказалось плечо IS, в нем обнаружено более половины всех встреченных инверсий; в PIS инверсий не обнаружено.

Выборка из популяции р. Нитриус (Донецкая обл., Украина) изучена нами наиболее подробно. Именно исследование этой популяции побудило нас пересмотреть все опубликованные ранее данные и привести их в единое соответствие с новой хромосомной картой *B. erythrocephala* $2n = 6$. Локализация всех маркеров хромосом соответствует стандарту (рис. 1). Обнаружено по две гомозиготные инверсии в IS(2—17) у 1.3% особей и PIS(43b—49a) у 9.3%, которые встречались также и в гетерозиготном состоянии (табл. 3; рис. 3, 4), остальные инверсии были только гетерозиготными и встречались с низкими частотами.

Уровень гетерозиготности данной популяции высок: 98.7% особей в популяции имеют гетерозиготные инверсии, а среднее число инверсий на особь равно 3.0 (табл. 1).

Обнаружено 33 типа инверсий. Наиболее полиморфными оказались плечи IS (11 типов инверсий), в остальных плечах инверсий было почти в 2 раза меньше, IL и PII (по 6 типов), чуть меньше в PIII (5 типов) и последними оказались PIS и PIS, в которых встречалось по 3 и по 2 гетерозиготные инверсии. Чаще других встречались инверсии IS(2—6), IS(7—12), IS(13—14), IS(14b—18a), IL(25—30a) и PIS(43b—49a) (рис. 3, 4); первая и последняя встречались в других популяциях, а остальные обнаруженные инверсии встречались с низкими частотами и были единичными. Интересно отметить, что в PIS выявлены 2 небольшие периферические инверсии с низкими частотами.

Необходимо обратить внимание на некоторые кариологические особенности. Так, в участке IS 6 перед группой темных толстых дисков присутствовал огромный пuffed, у стандарта он отсутствовал. У одной личинки в хромосоме III во всех клетках слюнной железы наблюдали в участке 85 обычное ядрышко, а в участке 80 — еще одно, дополнительное.

Выборка популяции из р. Чапаевка (Самарская обл., Россия) исследована нами в 2003 г. $2n = 6$. Локализация всех маркеров и последовательности дисков хромосом соответствуют стандарту (рис. 1). Уровень гетерозиготности популяции высок: 95.0% особей имеют гетерозиготные инверсии, а среднее число инверсий на особь равно 3.3 (табл. 1). Обнаружено 28 типов инверсий. Наиболее полиморфным оказалось плечо IS (9 типов инверсий), затем идет плечо PII (6 типов), чуть меньше — IL и PIII (по 5 типов), потом следует PIS

(2 типа) и, наконец, PIS (1 тип). Чаще других встречались инверсии IS(9b—13), PIS(43b—49a), PII(58—61), PIII(62—66) и PIS(74—75) (рис. 3, 4); при этом две первые встречались и в других популяциях, остальные инверсии встречались с низкими частотами.

Было показано на разных видах дрозидовид, комаров и хирономид, что инверсии вскрывают определенную связь с сезоном года и типом водоема, устанавливая зависимость от географического и климатического градиентов, выявляют зависимость концентрации инверсии от высоты обитания популяции над уровнем моря. Широко распространенные, с обширными ареалами виды мошек тоже проявляют полиморфизм по инверсиям гетерозиготного типа. Установлено, что наиболее распространенным типом хромосомных перестроек являются инверсии, которые в одних случаях встречаются во всех хромосомах, они широко распространены в природе и определяют структуру вида, в других случаях они встречаются только у части кариотипа, они эндемичны и являются механизмом приспособления популяции к определенной среде (Петрухина, 1972; Чубарева, 1974; Гринчук, Чубарева, 1975). В 8 природных популяциях *B. erythrocephala* имаго часто скапливаются около поселений человека и животных и обнаружен значительный инверсионный полиморфизм. Исследованы популяции из разных географических мест, и везде они имели высокий уровень гетерозиготных инверсий, достигающий 88—100%. Среднее число гетерозиготных инверсий на особь велико — около 3.6. Самый полиморфный оказалось плечо IS, во всех популяциях в этом плече было наибольшее число гетерозиготных инверсий — от 6 до 11. Плечо PIS в 5 изученных популяциях оказалось полностью гомозиготным, и только в двух популяциях (реки Нитриус и Чапаевка) обнаружены 2 гетерозиготные небольшие парацентрические инверсии, которые встречались с низкими частотами. В остальных плечах перестройки встречались достаточно умеренно: от 1 до 6 инверсий в IL и PIII, от 1 до 5 — в PII и самое маленькое число (1—2 инверсии) — в PIS. Таким образом, плечо IS — это лабильная часть генома, легко подвергающаяся перестройкам, а плечо PIS — консервативная часть, встречающаяся в таком большом ареале почти без изменений. Если посмотреть, какие инверсии участвуют в образовании полиморфизма, то окажется, что в 4 популяциях набор постоянно встречающихся инверсий одинаковый: это инверсии IS(2—6), IS(9b—13), IS(16—17c), IL(23—29b) и PIS(43—49a) (рис. 3, 4). Были обнаружены из рек Нитриус и Чапаевка 2 инверсии из этого набора, первая и последняя, которые создают как бы единый комплекс инверсий. Если посмотреть инверсии с севера на юг (от Ленинградской до Самарской обл.), то на юге число инверсий больше (от 28 до 33), чем на севере, где насчитывается от 8 до 11 инверсий. Учитывая эти данные, можно заключить, что число инверсий увеличивается с севера на юг.

Таким образом, сопоставляя цитогенетические данные по 8 изученным популяциям, обитающим в экологически разнообразных водоемах и географически отстоящим друг от друга на сотни километров, мы выявили как значительные различия между ними, так и сходство. Так, с одной стороны, они различаются набором инверсий, встречающихся с низкими частотами и определяющих экологию данного вида, а с другой стороны, их объединяет набор инверсий, доказывающих, что они могут скрещиваться между собой.

Выражаем глубокую благодарность Н. С. Хабазовой за помощь в оформлении работы.

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 05-04-48387).

Список литературы

Гринчук Т. М., Чубарева Л. А. 1974. О межгрупповых кариологических различиях некоторых представителей рода *Wilhelmitia*. Цитология. 16 (11) : 1432—1435.

Петрухина Т. Е. 1968. Изучение хромосомного полиморфизма в природной популяции красноглазого мошки. Цитология. 10 (9) : 1148—1154.

Петрухина Т. Е. 1970. Сравнительно-кариологическое изучение изменчивости в популяциях красноглазого мошки *Boophtora erythrocephala* De Geer. Цитология. 12 (4) : 539—547.

Петрухина Т. Е. 1972. Хромосомный полиморфизм в географически разобщенных популяциях красноглазого мошки. Цитология. 14 (7) : 70—79.

Полянская Г. Г., Цатыгина Р. И. 1968. Инверсионный полиморфизм *Boophtora erythrocephala* (Simuliidae, Diptera). Генетика. 4 (5) : 70—79.

Рубцов И. А. 1956. Мошки (сем. Simuliidae). В кн.: Фауна СССР. Т. 6, вып. 6. 2-е изд. М.; Л. 860 с.

Рубцов И. А., Виолович Н. А. 1965. Мошки Тувы. Новосибирск. 64 с.

Рубцов И. А., Янковский А. В. 1984. Определитель родов мошек Палеарктики. Л. 176 с.

Чубарева Л. А. 1974. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек и некоторых других двукрылых насекомых. Цитология. 16 (3) : 267—280.

Янковский А. В. 2002. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР). СПб. 570 с.

Carlsson G. 1962. Studies on Scandinavian black flies (Fam. Simuliidae Latr.). Lund. 279 p. (Opusc. Entomol. Suppl. 21).

Crosskey R. W. 1987. An annotated checklist of the World black flies (Diptera: Simuliidae). In: Kim K. C., Merritt R. W. (Eds). Black flies: ecology, population management, and annotated World list. Pennsylvania State Univ., Univ. Park et London. 425—520.

Grenier P. 1953. Simuliidae de France et d'Ariège du Nord. Encycl. Entomol. (A). 29 : 1—170.

Smart J. 1944. The British Simuliidae with keys to the species in the adult, pupal and larval stages. Freshwater Biol. Assoc. British Empire. Sci. Publ. 9 : 1—57.

Knoz J. 1963. To studying of black flies (Diptera, Simuliidae) from Vysokiy Jesenik and surrounding of village Mirov. Acta faun. entomol. Mus. nat. Pragae. 9 (81) : 179—228.

Knöz J. 1965. To identification of Czechoslovakian black-flies (Diptera, Simuliidae). Folia prirodoved. Fak. Univ. Purkyne. 6 (5) : 56.

Meigen J. W. 1818. Systematische Beschreibung der bekannten europaischen zweiflugigen Insekten. Teil. 1 : 289—298.

Rubzov I. A. 1959. 14. Simuliidae (Melusinidae). In: Lindner E. (Ed.). Die Fliegen der palaearktische Region. Stuttgart. Lief. 203—210 : 1—96.

Rubzov I. A. 1962. 4. Simuliidae (Melusinidae). In: Lindner E. (Ed.). Die Fliegen der palaearktische Region. Stuttgart. Lief. 221—235 : 257—464.

Zwick H. 1974. Faunistische — ökologische und taxonomische Untersuchungen an Simuliidae (Diptera), unter besonderer daruck-sichtigung der Arten des Fulda-Gebietes. W. Uramer (Ed.). Frankfurt am Main. 116 S.

Поступила 28 VI 2006

CYTOGENETIC ANALYSIS OF THE NOXIOUS BLOODSUCKER *BOOPHTORA ERYTHROCEPHALA* (DIPTERA: SIMULIIDAE) FROM DIFFERENT GEOGRAPHIC ZONES

N. A. Petrova,¹ L. A. Chubareva¹,¹ M. V. Reva²

¹ Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russia, and ² Donetsk State University, Donetsk, Ukraine

Boophtora erythrocephala is a widely spread species inhabiting both small polluted water-bodies and large rivers. Three populations from Samara region in Russia and from Donetsk and Chernigov regions in the Ukraine have been studied. Five populations of this species in Russia were described earlier (Polyanskaya, Tsapygina, 1968; Petrukhina, 1972). For identification of this species the chromosome map of Adler and Werner (personal communication) was used. Comparison of 8 populations studied was performed. All of them belong to the species *B. erythrocephala* but everyone has its own individual characteristics. Inversion polymorphism was observed in each population comprising from 88 to 100 %. Mean number of heterozygous inversions per individual is low fluctuating around 3.6. There is one inversion in IIS observed in all populations that proves panmixy among them. Other inversions occur in a part of the individuals.