

**КАРИОФОНД *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (L.) (DIPTERA, CHIRONOMIDAE).
V. ТЕРМИНАЛЬНЫЕ И ИНТЕРСТИЦИАЛЬНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ**

© Н. А. Шобанов, В. В. Большаков

Институт биологии внутренних вод РАН, Ярославская обл., пос. Борок;
электронный адрес: shobanov@ibiw.yaroslavl.ru, victorb@ibiw.yaroslavl.ru

Изучение политенных хромосом *Chironomus plumosus* в Рыбинском водохранилище, его притоках и окрестных водоемах позволило выявить два типа популяций. Терминалные популяции представлены кариоформами с конкретными ограниченными наборами генотипических комбинаций и зиготических сочетаний плеч, адаптированными к специфическим условиям обитания. Между различающимися по хромосомным признакам терминальными популяциями, даже если они находятся в непосредственной близости, не происходит генетического обмена из-за аллохронии жизненных циклов и неспособности личинок-иммигрантов успешно закончить онтогенез в нехарактерных для них условиях. Интерстициальные популяции обитают в условиях, где способны существовать и воспроизводиться кариоформы двух или нескольких различных терминальных популяций, и являются своего рода «генообменником» между терминальными популяциями.

Ключевые слова: *Chironomus plumosus*, политенные хромосомы, кариофонд, кариоформы, популяции.

При изучении структуры кариофондов популяций *Chironomus plumosus* L., с одной стороны, выявлены популяции-близнецы, разделенные десятками и сотнями километров и различающиеся как разные выборки из одного биотопа. С другой стороны, обнаружены популяции, расположенные в непосредственной близости друг от друга (несколько километров или даже сотен метров), которые не имели общих генотипических комбинаций (совокупность зиготических сочетаний всех плеч одной особи), и популяции, включающие в себя две кариоформы без переходных (гибридных) вариантов (Шобанов, 1994в). Кариоформа — ограниченная совокупность генотипических комбинаций, представляющих собой очевидный результат панмиксии, и характерная для популяций, обитающих в определенных условиях, к которым эти кариоформы адаптированы. По этой причине некоторые из коллег задавались вопросом: не стоит ли после серии публикаций, в которых «кариотипические расы» этого «политического» вида (Белянина и др., 1983) были описаны как близкородственные самостоятельные виды (Devai et al., 1983; Ryser et al., 1983; Керкис и др., 1988; Шобанов, Демин, 1988; Шобанов, 1989; Golygina et al., 2003; Kiknadze et al., 2005), продолжить его «дробление»? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо доказать наличие или отсутствие местообитаний *Ch. plumosus*, где могли бы воспроизводиться и скрещиваться особи из генетически дизруптивных популяций.

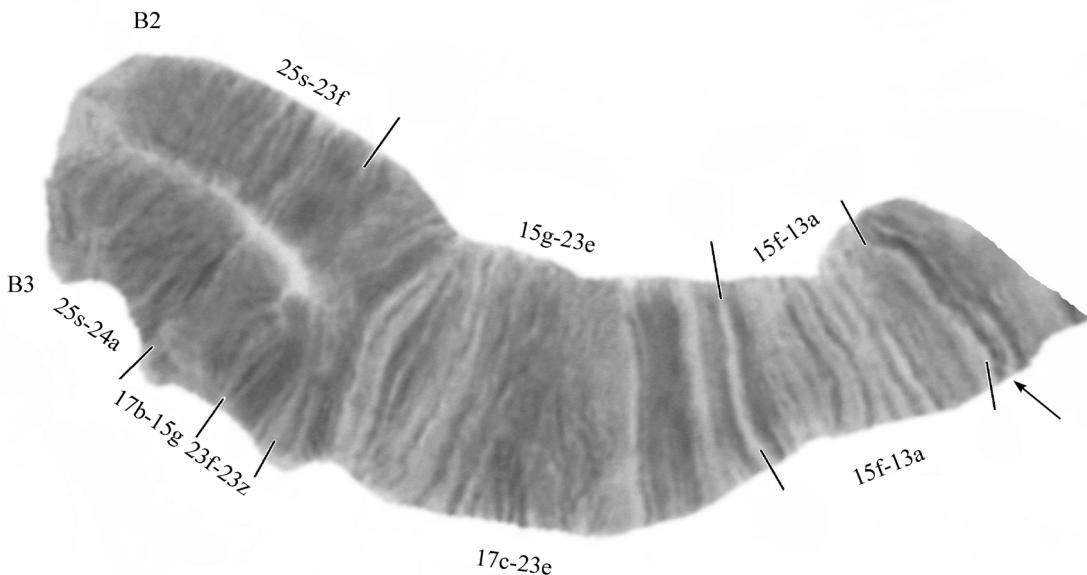
Одним из примеров пространственно-генетического мозаичизма *Ch. plumosus* могут служить популяции из района Рыбинского водохранилища, где можно выделить «прудовые» и «водохранилищную» кариоформы. Все личинки, обитающие в русловой части Волжского пlesa Ры-

бинского водохранилища, характеризовались наличием последовательности pluB2 в гомо- или гетерозиготном с pluB1 состоянии, а личинки из окрестных прудов имели только гомозиготы pluB11 (Шобанов, 1994г). Однако в акватории водохранилища и в его притоках есть местообитания *Ch. plumosus* с промежуточными характеристиками — с небольшими глубинами, как в прудах, и с гидрологическим и гидрохимическим режимами, близкими к водохранилищным (Шилова, Шобанов, 1984).

В настоящей работе исследованы кариофонды популяций *Ch. plumosus*, обитающих в таких «промежуточных» биотопах, с целью выяснения, имеется ли генетический обмен между кариологически дизруптивными популяциями, расположенными по соседству.

Материал и методика

Изучены личинки IV возраста из четырех природных популяций. 1. «Пятачок» — Рыбинское водохранилище, окрестности пос. Борок, выход из портового канала (N58 02 10.4; E38 15 51.4). Глубина 6—12 м (глубина отбора пробы в данной точке варьировала в зависимости от степени наполнения водохранилища и местоположения зажженного судна, подверженного ветровому сносу). Грунт: черный ил с раковинами дрейссены. Даты сбора: 14.06.2007, 28.06.2007, 02.07.2007, 13.09.2007, 05.06.2008 и 03.07.2008. 2. «Заручье» — р. Ильда, окрестности д. Заручье (около 500 м до впадения р. Ильда в р. Сутка) (N58 01 07.6; E38 14 34.6). Глубина 0.5—1.5 м. Грунт: ил с песком, кирпичная крошка. Дата сбора: 06.09.2007. 3. «Пропасть» — р. Ильда, около 1 км вверх по течению



Гетерозиготное сочетание последовательностей B2 и B3 в политенной хромосоме *Chironomus plumosus*.
Стрелка указывает на центромеру.

от д. Заручье (окрестности д. Пропасть) (N58 00 11.5; E38 14 23.3). Глубина 1.5—2.5 м. Грунт: ил, песок. Даты сбора: 28.06.2007 и 18.10.2007. 4. «Канал» — пос. Борок, ковш канала у ихтиологического корпуса ИБВВ РАН. Глубина 1.5 м. Грунт: черный ил с примесью песка. Даты сбора: 20.01.2002 и 29.01.2002.

Материал собирали при помощи дночерпателя Экмана—Берджи (площадь захвата 1/40 м²) и гидробиологического скребка. Личинок фиксировали в день сбора. Попытки собрать в последние годы (1999—2008) достоверный материал в русловой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища, обвалованном водоеме и в окрестных прудах успехом не увенчались — *Ch. plumosus* в этих водоемах либо отсутствовал, либо плотность популяции была крайне мала (единицы экземпляров на 1 м² — 3 личинки и менее на 10 подъемов дночерпателя). Поэтому для сравнения полученных в настоящей работе результатов использованы опубликованные ранее данные (Шобанов, 1994в). Координаты исследованных биотопов начиная с 2007 г. определены при помощи спутниковой навигационной системы GPS (на каждой станции проводили одно определение).

Личинок фиксировали в смеси спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 : 1. Фазу развития и пол личинок, собранных в 2007—2008 гг., определяли по строению имагинальных дисков (Wülker, Gotz, 1964). Давленые препараты хромосом готовили по этил-орсениновой методике (Демин, 1989; Демин, Шобанов, 1990). Анализ проводили под микроскопом Jenaval (Германия), объективы 40× и 100×. При установлении последовательностей дисков в хромосомах использованы стандартные цитокарты *Ch. plumosus* (Максимова, 1976; Шобанов, 1994а). Инверсионные варианты хромосомных плеч обозначали по Шобанову (1994б); поскольку у *Ch. plumosus* не обнаружено плеч, которые были бы представлены последовательностями в количестве более 10, цифры, обозначающие зиготические сочетания плеч, не разделяли точками.

Характеризуя кариофонды, учитывали частоту встречаемости гетерозиготных особей *h*, среднее количество

гетерозиготных инверсий на особь *H*, количество зиготических сочетаний плеч *ZC* и геномных комбинаций *GC* (Шобанов, 1994в). По составу геномных комбинаций оценивали меру разнообразия Шеннона *D* (Свиражев, Логофет, 1978).

Результаты и обсуждение

Во всех плечах выявлено 18 последовательностей — A1, A2, A3, A4, B1, B2, B3, C1, C2, D1, D2, D3, D5, E1, E2, F1, F2, G1, из которых одна (pluB3) впервые описывается для исследуемого вида (см. рисунок) и отличается простой инверсией от pluB2:

pluB3 12u—15f.23e—17c.23z—23f.15g—17b.24a—25s

(12u — центромера, подчеркнутый фрагмент — инвертированный по отношению к pluB2 участок).

Обнаружены 23 зиготических сочетания плеч (табл. 1) и 79 генотипических комбинаций (авторы посчитали не обязательным приводить их полный список в данной статье, поскольку они более чем на 95 % повторяют опубликованные данные; Шобанов, 1994г). Показатели структуры кариофондов изученных популяций приведены в табл. 2. Отношение количества самцов к количеству самок у прудовых (с pluB1.1) и водохранилищных (с pluB1.2 и pluB2.2) кариоформ по объединенным данным незначительно различалось: B11 — 52/48 % (80 экз.); B12 — 65/35 % (66 экз.); B22 — 54/46 % (92 экз.); B12+B22 — 59/41 % (158 экз.); числитель — ♂, знаменатель — ♀.

По приведенным данным в табл. 1 видно, что прудовые и водохранилищные кариоформы обнаружены во всех изученных биотопах. При этом частота встречаемости прудовой кариоформы варьировала от 6 до 100 %, а водохранилищной — от 0 до 94 %. Изменения соотношения кариоформ во времени можно проследить по сборам 2007—2008 гг. на станции Пятачок (табл. 1, строки 1—6).

Таблица 1

Частота встречаемости зиготических сочетаний хромосомных плеч в изученных пробах (%)

Но- мер про- бы	A11	A12	A13	A14	A22	B11	B12	B22	B23	C11	C12	C22	D11	D12	D13	D22	D15	E11	E12	E22	F11	F12	n
1	71	—	29	—	—	6	18	71	6	65	35	—	94	6	—	—	—	82	18	—	82	18	17
2	69	3	28	—	—	66	31	3	—	59	41	—	83	17	—	—	—	97	3	—	100	—	61
3	41	—	53	6	—	12	6	82	—	82	18	—	100	—	—	—	—	76	24	—	100	—	43
4	50	—	50	—	—	75	25	—	—	50	50	—	50	25	25	—	—	100	—	—	100	—	15
5	69	4	23	4	—	12	27	62	—	42	58	—	69	31	—	—	—	85	15	—	100	—	49
6	35	10	55	—	—	10	35	55	—	55	42	3	77	23	—	—	—	97	3	—	100	—	49
7	67	17	17	—	—	33	17	50	—	33	67	—	67	17	—	17	—	83	17	—	83	17	6
8	100	—	—	—	—	100	—	—	—	60	40	—	80	—	—	20	—	100	—	—	100	—	11
9	40	20	40	—	—	40	20	40	—	60	40	—	80	20	—	—	—	100	—	—	100	—	28
10	50	47	3	—	—	97	—	3	—	50	30	20	91	6	3	—	—	100	—	—	100	—	40
11	58	42	—	—	—	84	4	12	—	42	42	16	84	12	4	—	—	100	—	—	100	—	26
12	56	36	0.4	—	7	93	0.7	6.3	—	30	46	24	89	8	3	—	—	99	1	—	99.6	0.4	272
13	69	28	—	—	3	100	—	—	—	23	56	21	95	5	—	—	—	100	—	—	100	—	61
14	47	3	41	9	—	—	17	83	—	56	36	7	80	19	—	—	7	67	29	5	100	—	150

Примечание. Буквенные обозначения колонок: А—F — зиготические сочетания соответствующих хромосомных плеч (плечо G у этого вида мономорфно, поэтому не включено в таблицу); n — количество изученных особей. Здесь и в табл. 2, 3 места сбора проб: 1—6 — «Пятачок» (14.06.2007, 28.06.2007, 02.07.2007, 13.09.2007, 05.06.2008 и 03.07.2008); 7, 8 — «Пропасть» (28.06.2007 и 18.10.2007); 9 — «Заручье» (06.09.2007); 10, 11 — «Канал» (20.01.2002 и 29.01.2002); 12 — пос. Борок, обвалованный водоем (февраль 1990 г.); 13 — пос. Борок, пруд за гостиницей (февраль 1990 г.); 14 — Рыбинское водохранилище, Волжский плес, русловая часть (февраль 1990 г.) (12—14 — приведено по: Шобанов, 1994г.).

В 4 случаях из 6 по численности доминировала «водохранилищная» кариоформа, составляя от 88 до 94 % численности, и в 2 — «прудовая» кариоформа (66 и 75 %). При этом какую-то закономерность в этой динамике отметить сложно. В 2007 г. в 2 случаях было больше «водохранилищных» кариоформ и в 2 — «прудовых». Причем различия в доминировании отмечены даже в пробах, сроки сбора которых разделяют 2 нед (т. е. в период между сборами массового вылета не происходило).

Об этом свидетельствует возрастная структура (табл. 3), незначительные изменения которой (сдвиг модальных частот встречаемости в сторону возрастания количества личинок с более поздними фазами развития) лишь свидетельствуют о том, что личинки в рассматриваемый период продолжали развиваться. Возможно, подобные различия объясняются предпочтением личинок прудовых и водохранилищных кариоформ разных микробиотопов и субстратов; положение судна на данной станции

не было строго фиксированным, поэтому подъемы дно-черпателя осуществляли с разных точек (расстояние между которыми составляло несколько метров) даже в процессе одной съемки.

Возрастная структура обеих кариоформ в отдельно взятой пробе была примерно одинаковой (табл. 3). Следовательно, они в данных условиях представлены личинками, вышедшими из кладок, отложенных в исследованных биотопах в один и тот же период; в случае иммиграции возрастная структура прудовых и водохранилищных кариоформ была бы различной, поскольку в прудах вылет происходит значительно раньше (примерно на 1—1.5 мес.), чем в водохранилище.

Можно заключить, что генетический обмен между популяциями *Ch. plumosus* в прудах и водохранилище осуществляется опосредованно — в «промежуточных» биотопах, где способны обитать и воспроизводиться особи прудовой и водохранилищной кариоформ. Развивая

Таблица 2

Показатели структуры кариофондов изученных популяций

Параметр	Номер пробы													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
n	17	61	43	15	49	49	6	11	28	42	26	61	272	150
GC	12	26	26	11	23	23	6	9	19	11	11	12	31	45
h	94	83.6	97.6	100	98	100	100	72.7	100	81	88.5	75	69	87
H	1.76	1.46	2.00	1.87	1.93	2.02	2.30	1.81	2.25	1.10	1.30	0.92	0.94	1.54
D	0.93	0.92	0.95	0.93	0.94	0.94	1.00	0.95	0.96	0.87	0.91	0.79	0.89	0.97

Примечание. n — количество экземпляров в пробе; GC — количество генотипических комбинаций; h — относительное количество особей с гетерозиготными инверсиями (%); H — количество гетерозиготных инверсий на особь; D — мера разнообразия.

Таблица 3

Относительное количество (%) личинок IV возраста различных фаз развития в изученных популяциях

Номер пробы	Кариоформа	Фазы развития личинок IV возраста									Число личинок
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	П				6						17
	В	12	24	24	18	18					
2	П		10	18	14	20	2				51
	В		6	10	10	12					
3	П	5	5		12				2		43
	В		12	14	21	9	7	12	2		
4	П	17	17	8	8	17		8			12
	В		17	8		8					
5	П		2	2	2		2	2			43
	В		23	12	19	14	12	9			
6	П		2	4		2	2	2			47
	В		6	26	9	15	9	13	4	6	
7	П			11	6	11					18
	В						33	39			
8	П		14	29		29					7
	В		14	14							
9	П			8	20	8	8	4			25
	В			8	16	24	4				

Примечание. П — прудовая, В — водохранилищная кариоформы.

этот вывод, приходим к следующим представлениям об «устройстве» *Ch. plumosus* как вида — он состоит из генетически разнокачественных популяций, которые можно разделить на два типа: 1) терминальные популяции и представлены кариоформами с конкретным ограниченным набором генотипических комбинаций, адаптированных к специфическим условиям обитания; 2) интерстициальные популяции обитают в условиях с комплексом факторов, которые пригодны для обитания и самовоспроизведения кариоформ из двух или нескольких различных терминальных популяций.

На основе приведенных рассуждений попробуем проанализировать приведенные в настоящей работе и полученные ранее (Шобанов, 1994г) данные о структуре кариофондов популяций. В районе Рыбинского водохранилища к интерстициальным мы относим популяции, исследованные на материале, представленном в данной работе («Пятачок» и «Канал», находящиеся в прибрежье Рыбинского водохранилища, а также «Заручье» и «Пропасть», расположенные в низовьях р. Ильды). Терминальные популяции здесь представлены, с одной стороны, «водохранилищной» кариоформой (русловая часть Рыбинского водохранилища) и «прудовой» кариоформой (пруды в окрестных населенных пунктах, обвалованный водоем). Третья кариоформа в этом районе, формирующая терминальную популяцию, обнаружена в оз. Искрецкое (Дарвинский заповедник), расположенным в нескольких километрах от акватории Рыбинского водохранилища, — здесь доминирует кариотипическая комбинация A11B11C11D11E22F11G11 (86.8 %); отличительные особенности этой «болотной» кариоформы: в плече Е нет стандартных гомозигот (при этом у 97.4 % особей обна-

ружена гомозигота E22), а плечо В представлено только последовательностью B1. К «прудовой» кариоформе можно также отнести популяцию из бочага у р. Западный Буг (Украина), которая находится на значительном расстоянии от Рыбинского водохранилища, но структура ее кариофонда почти неотличима от популяций из прудов в окрестностях пос. Борок.

Выше рассмотрены ситуации, когда в нашем распоряжении имеются данные о структуре кариофондов соседствующих популяций и результаты, свидетельствующие об очевидном популяционном сходстве. Можем ли мы, каким-либо образом квалифицировать популяции по разовым сборам, если они находятся на значительном отдалении от других изученных популяций? Оказывается, есть и такие случаи. К таковым можно отнести сбор из оз. Голодная Губа (Архангельская обл., район устья р. Печоры), по которому можно заключить, что эта «печорская» кариоформа образует истинную терминальную популяцию, в которой доминируют кариотипические комбинации A11B12C22D22E22F11G11 и A11B22C22D22E22F11G11; ее отличительные особенности — нет A2, B11, C1, D1 и E1. В этом же биотопе обнаружены личинки с комбинациями A22B22C22D22E11F11G11 и A13B11C11D11E11F11G11 (подчеркнуты зиготические сочетания плеч, отсутствующие у аборигенной кариоформы), которые, по нашему мнению, являются потомством самок, вылетевших из других терминальных популяций, расположенных поблизости. Другой пример: канал у оз. Ялпуг (Украина, Одесская обл.) — «ялпугская» кариоформа, формирующая аборигенную популяцию, где доминирует генотипическая комбинация A22B11C11D11E11F11G11; здесь же около 11 % особей имеют генотипическую комбинацию

A22B22C22D22E11F11G11 и, судя по всему, представляют иммигрантов (в обоих случаях использованы данные из: Шобанов, 1994г).

Таким образом, идентификация терминальных и интерстициальных популяций возможна прежде всего при исследовании популяций на локальной территории в существующих водоемах, между которыми возможны миграции мотыля на имагинальной стадии. Определение терминальных популяций возможно также в случае формирования конгломератов, которые представлены аборигенной кариоформой, формирующей терминальную истинную популяцию, адаптированную к данным условиям обитания, а также кариоформой (кариоформами), личинки которой вышли из кладок, отложенных самками, вылетевшими из другой (других) терминальной популяции с иными условиями обитания, которые в данном биотопе формируют псевдопопуляцию, неспособную к самоизвестованию, поскольку личинки-иммигранты этой кариоформы не в состоянии здесь успешно закончить метаморфоз.

Список литературы

Белянина С. И., Максимова Ф. Л., Бухтеева Н. М., Ильинская Н. Б., Петрова Н. А., Чубарева Л. А. 1983. Кариотип. В кн.: Мотыль *Chironomus plumosus* L. М.: Наука. 61—95.

Демин С. Ю. 1989. Изменчивость степени конденсированности политетных хромосом в клетках разных органов личинок *Chironomus plumosus* из природы: Автoref. канд. дис. Л. 25 с.

Демин С. Ю., Шобанов Н. А. 1990. Кариотип комара *Chironomus ensis* из группы *plumosus* в европейской части СССР. Цитология. 32 (10) : 1046—1054.

Керкис И. Е., Филиппова М. А., Шобанов Н. А., Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И. 1988. Кариологическая и генетико-биохимическая характеристика *Chironomus borokensis* sp. n. из группы *plumosus*. Цитология. 30 (11) : 1364—1372.

Максимова Ф. Л. 1976. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* L. усть-ижорской популяции Ленинградской обл. Цитология. 8 (10) : 1264—1269.

Свержев Ю. М., Логофет Д. О. 1978. Устойчивость биологических сообществ. М. 352 с.

Шилова А. И., Шобанов Н. А. 1984. Таксономические и биологические особенности трех микропопуляций *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) Рыбинского водохранилища. Деп. в ВИНИТИ. № 3494—84 : 86—89.

Шобанов Н. А. 1989. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Личинки. В кн.: Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука. 250—279.

Шобанов Н. А. 1994а. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). I. Стандартизация дисков политетных хромосом в системе Максимовой. Цитология. 36 (1) : 117—122.

Шобанов Н. А. 1994б. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч. Цитология. 36 (1) : 123—128.

Шобанов Н. А. 1994в. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). III. О зависимости характеристик кариофонда от объема выборки и структуры популяций. Цитология. 36 (3) : 189—197.

Шобанов Н. А. 1994г. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). IV. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм. Цитология. 36 (11) : 1129—1145.

Шобанов Н. А., Демин С. Ю. 1988. *Chironomus agilis* — новый вид из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Зоол. журн. 67 (10) : 1489—1497.

Devai Gy., Wüller W., Scholl A. 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp. n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn). Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 29 : 357—374.

Golygina V. V., Martin J., Kiknadze I. I., Siirin M., Ivanchenko O. V., Makarchenko E. A. 2003. *Chironomus suvai*, a new species of the *plumosus* group (Diptera, Chironomidae) from Japan. Aquatic Insects. 25 : 177—189.

Kiknadze I. I., Xinua Wang, Istomina A. G., Gunderina L. I. 2005. A new *Chironomus* species of the *plumosus* sibling-group (Diptera, Chironomidae) from China. Aquatic Insects. 27 : 199—211.

Ryser H. M., Scholl A., Wüller W. 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera) VII: *C. muratensis* n. sp. und *C. nudiventris* n. sp., Geschwisterarten aus der *plumosus*-Gruppe. Revue Suisse Zool. 90 : 299—316.

Wüller W., Götz P. 1964. Die Verwendung der Imaginalschalen zur Bestimmung des Entwicklungszustandes von *Chironomus*-Larven Diptera. Morphol. 62 : 362—388.

Поступила 20 IX 2010

KARYOFUNDS OF *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (L.) (DIPTERA, CHIRONOMIDAE).

V. TERMINAL AND INTERSTITIAL POPULATIONS

N. A. Shobanov, V. V. Bolshakov

Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Yaroslavl Region;
e-mail: shobanov@ibiw.yaroslavl.ru, victorb@ibiw.yaroslavl.ru

The study of polytene chromosomes of *Chironomus plumosus* from Rybinsk reservoir, its inflows and surrounding water bodies allow to mark out two type's of population. Terminal populations — presented by karyoforms with concrete limited composition of genotype combinations and zygotic arm combinations, which adapted to specific complex of the habitat factors. The immediate exchange of genes between different terminal populations is absent (even they placed in nearness) from allochronie of life cycles and impossibility of larvae-immigrants to finish ontogenesis in unfit for they habitat conditions. Interstitial populations inhabit the biotopes, where the karyoforms of two or more terminal populations can to finish ontogenesis and to reproduce. The genetic exchange between terminal population implement through interstitial populations.

Key words: *Chironomus plumosus*, polytene chromosomes, karyofund, karyoforms, populations.