

Л. А. ЧУБАРЕВА, Э. А. КАЧВОРЯН

К ВОПРОСУ О ХРОМОСОМНОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *EUSIMULIUM* *ZAKHARIENSE* RUBZ.

Были исследованы с помощью ацето-орсенной методики кариотипические особенности трех разобщенных популяций эндемичного для Кавказа вида мошек—*Eusimulium zakhariense* Rubz. Во всех трех популяциях был обнаружен хромосомный полиморфизм, выраженный в наличии особей с тем или иным количеством микрохромосом в карิโอטיפе. Причем частота встречаемости особей с микрохромосомными кариотипами в популяции выше в гетерогенных условиях, чем в стабильных.

Цитогенетические исследования, проведенные на ряде двукрылых насекомых, показали, что изучение кариотипических особенностей природных популяций дает богатый материал для познания их структуры [1, 4]. Было обнаружено [2, 3, 5, 6], в частности, что многим видам кровососущих мошек, имеющим обширные ареалы и обладающим значительной изменчивостью морфологических признаков, свойственен хромосомный полиморфизм и что кариофонд природных популяций таких видов представляет собой целый спектр различных кариотипов, большинство из которых гетерозиготно по многочисленным генам. Было показано также, что частота встречаемости особей с хромосомными перестройками или с добавочными микрохромосомами (m-хромосомами) связана с условиями обитания популяции: в гетерогенных условиях показатели хромосомного полиморфизма выше, чем в гомогенных, и формы с гетерозиготной по инверсиям структурой кариотипа обладают большими адаптационными возможностями, чем формы с гомокариотипами [8, 10—16].

В связи с этим представляло интерес изучение кариотипических особенностей природных популяций мошек, обитающих в горных зонах Кавказа и находящихся под многообразным воздействием экологических факторов (скорость течения и термический режим водоема, высота над ур. м. и др.). В нашу задачу входило кариотипическое исследование разобщенных популяций одного из эндемичных для Кавказа горнородниковых видов мошек—*Eusimulium zakhariense* Rubz. [7, 9]. Этому виду свойственна значительная изменчивость ряда морфологических признаков личинок, куколок и имаго [9].

Материал и методика. Материалом служили зрелые личинки со сформированными дыхательными лиями, собранные в разных водоемах АрмССР. Места сборов: ручьи в поселке Цаккар Мартунинского р-на, на окраине пгт Вардениса и в с. Гарни Абовянского р-на. Фиксация личинок и куколок производилась на местах сборов, использовалась жидкость Кларка (смесь 3 частей 96° спирта и 1 части ледяной уксусной кисло-

ты). Для окраски хромосом слюнных желез, гонад и ганглиев применялась ацето-орсеиновая методика. Исследовались давленные препараты. Для определения длин хромосом были произведены промеры курвиметром зарисованных с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении микроскопа 90 об. $\times$ 10 ок. политенных хромосом из 30 ядер от 15 личинок каждой популяции. Микрофотографии изготовлялись с помощью микрофотонасадки МФН-11. Кариологически изучено всего 245 личинок.

Результаты и обсуждение. В 1966—67 гг. было произведено изучение кариотипического состава природной популяции *E. zakhariense* Rubz., обитающей вблизи поселка Цахкар Мартунинского р-на на высоте 1975 м над ур. м. Оказалось, что данной популяции свойственен хромосомный полиморфизм, проявляющийся в том, что в исследованной выборке встречались особи как с $2n=6$, так и с кариотипами, в которых обнаружены добавочные сверхкомплектные хромосомы ($2n=6+m$). Так, в 1966 г. из 70 исследованных личинок 28 было с $2n=6+m$, а в 1967 г. на 75 особей пришлось 36 с $2n=6+m$. Приведенные в табл. 1 данные показывают, что процент особей с микрохромосомными кариотипами здесь достаточно высок—40 и 48%. Обнаружено также, что частота встречаемости особей с микрохромосомами убывает по мере возрастания числа микрохромосом в кариотипе. Характеризуя морфологические особенности политенных хромосом данного вида, следует отметить слабую конъюгацию гомологов, четкую обозначенность центромерных районов, связь с ядрышком хромосомы I и расположение BR в коротком плече хромосомы II—в IIS. Надо добавить, что дистальная область IIS тоже значительно распуффлена, но конец IIS отличается от конца IIS своим веерообразным видом. У форм с микрохромосомными кариотипами хромосома IV имеет отчетливую дискоидальную структуру и зачастую находится в контакте с ядрышком.

Из проведенного сравнительно-кариологического анализа дискоидальной структуры политенных хромосом у особей с разным количеством микрохромосом путем сличения соответствующих микрофотографических карт видно, что у всех особей *E. zakhariense* из данной популяции рисунок дисков гомологичных хромосом сходен. Дискоидальная структура микрохромосом также одинакова. Различия сводятся лишь к размерам хромосомы IV, зависящим от числа конъюгантов (1, 2, 3 или 4 m -хромосомы имеются в кариотипе), и к их конфигурации: иногда гомологи образуют кольцевидные или полулунные фигуры. Мы предполагаем, что микрохромосомам ядер слюнных желез свойственна высокая функциональная активность, так как их теломерные участки обычно значительно деспирализированы и связаны с ядрышком (рис. 1а-г). На основании характеристики морфологических особенностей политенных хромосом можно говорить о большом сходстве форм с добавочными m -хромосомами и без таковых, что обеспечивает им панмиксию в пределах популяции.

Представляло интерес выяснить, каков кариофонд других популяций данного таксона. С этой целью были проанализированы выборки из двух разобщенных популяций: одна из Вардениса (Варденисский р-н, высота 1940 м над ур. м.)—популяция № 2; другая—из Гарни

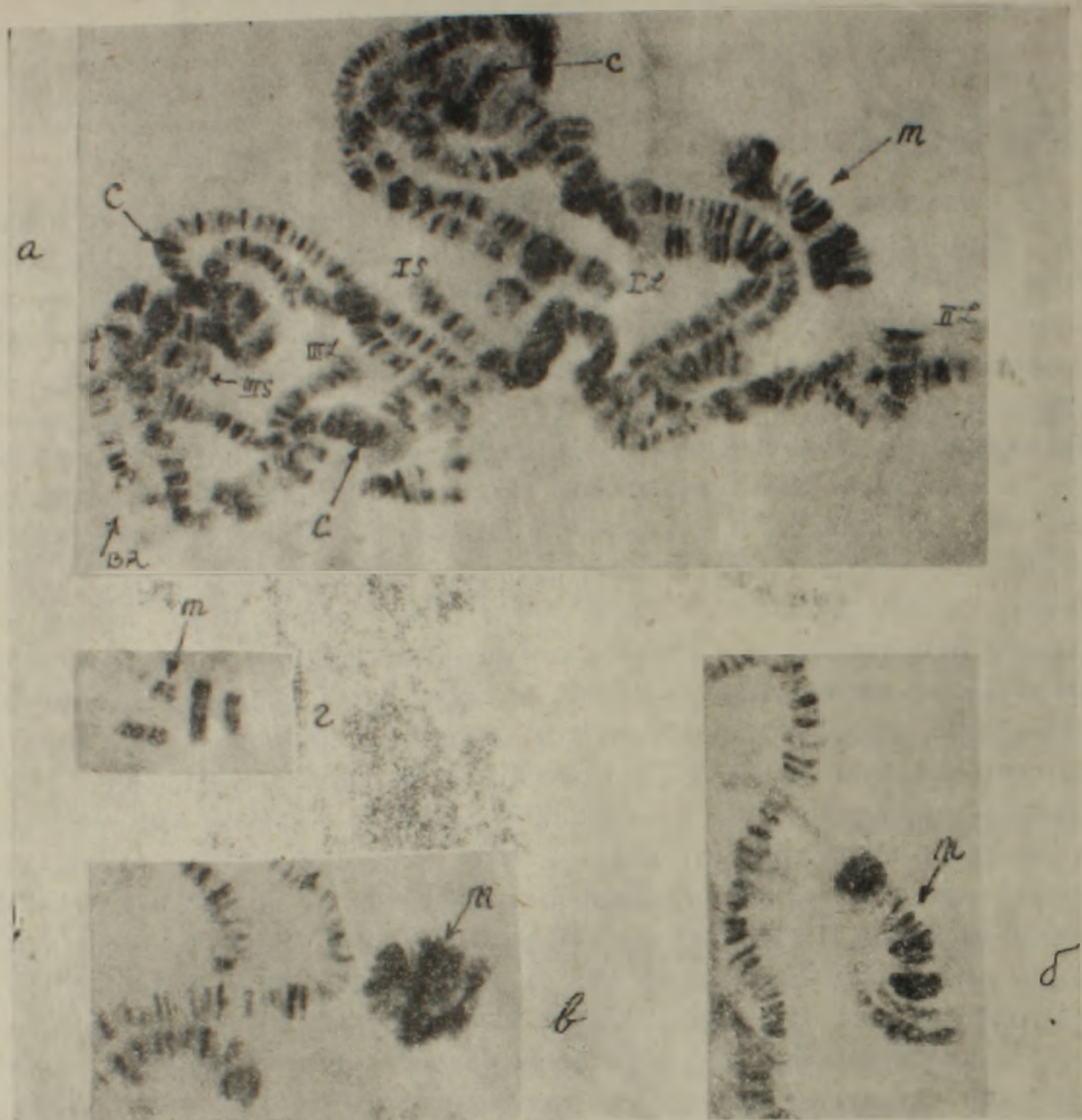


Рис. 1. Карiotипические особенности *Eusimulium zakhariense* Rubz. ($2n=6+m$): а—политенные хромосомы в клетке слюнной железы, б, в—различная конфигурация хромосом IV в слюнной железе, г—метафазная пластинка в делящемся сперматогонии той же особи ($2n=6+m$). Условные обозначения: S—короткое плечо хромосомы, L—длинное плечо хромосомы, N—ядрышковая область, BR—кольцо Бальбиани, C—центромера, m—микрохромосома. Все микрофотографии выполнены при увеличении 90 об.х7 ок.

(Абовняский р-н, высота 1400 м над ур. м.)—популяция № 3. Результаты исследования приведены в табл. 1. Сравнивая полученные данные, нельзя не заметить, что популяции № 2 и 3 по своему карiotипическому составу менее гетерогенны, чем популяция № 1. Неотвря на то, что величина выборки в них была больше, чем в популяции № 1, процент особей с микрохромосомными карiotипами в них меньше, а формы с 3 и более микрохромосомами не обнаружены совсем. Особи из разных популяций четко различаются также и по морфологическим признакам политенных хромосом: в популяции № 2 отмечена более высокая сте-

Т а б л и ц а 1

Количество особей из разных популяций с различным числом хромосом
диплоидного набора

2n	Популяция № 1 (Цаккар)		Популяция № 2 (Вар- денис) 1972 г.	Популяция № 3 (Гар- ни) 1972 г.
	1966 г.	1967 г.		
6+0 m	42	39	61	107
6+1 m	15	14	14	11
6+2 m	11	18	5	2
6+3 m	1	3	—	—
6+4 m	1	1	—	—
Всего особей	70	75	80	120
Особей с m	28	36	19	13
% особей с m	40	48	23,75	9,23

пень полноты хромосом и более интенсивное пуффирование отдельных их участков. Это относится прежде всего к определенным зонам хромосомы I, а также к короткому плечу хромосомы III, которые постоянно пуффированы. Приведенные в табл. 2 метрические данные также указывают на определенные межпопуляционные различия у исследованных форм. Разная степень развитости пуффов и разное их расположение отразились на показателях длин хромосом и соотношениях между их плечами. Однако отношение длины каждой хромосомы к суммарной длине хромосом во всех популяциях одинаково.

Из литературных данных известно [2, 3, 6, 16], что структурная изменчивость полнотных хромосом мошек проявляется в динамике различного типа инверсий, обладающих той или иной адаптивной ценностью и придающих популяции соответствующий уровень хромосомного полиморфизма. В гетерогенных условиях частота встречаемости особей с хромосомными перестройками больше, чем в стабильных. Степень инверсионного полиморфизма зависит от разнообразия экологических ниш, в которых популяции обитают—чем больше экологических ниш популяция использует, чем различнее эти ниши по своим условиям, тем больший хромосомный полиморфизм наблюдается у данного вида.

При изучении кариофона природных популяций украшенной мошки *Odagmia ornata* Mg. из разных местностей было показано, что в динамике численности особей с микрохромосомными кариотипами существенную роль играют экологические условия. Выявилось, что возрастание процента микрохромосомных кариотипов в общем кариофоне популяции идет параллельно большему загрязнению водоемов и более разнообразному воздействию на популяцию антропогенных факторов [11]. В связи с этим высказано предположение, что микрохромосомы придают популяции способность к большей пластичности. По-видимому, в каждой популяции существует свой уровень отбора особей с микрохромосомными кариотипами, адаптивная ценность которых в разных условиях обитания различна.

Показатели измерений длин хромосом

№ популяции и места сбора	Общая длина хромосомы	IS	IL	$\frac{IS}{IL}$	$\frac{1}{\Sigma}$
Популяция № 1, Цаккар	242,35 $\pm 5,70$	116,00 $\pm 3,70$	125,30 $\pm 3,41$	0,91	0,4187
Популяция № 2, Варденис	332,35 $\pm 10,12$	161,76 $\pm 7,06$	170,00 $\pm 7,06$	0,95	0,4154
Популяция № 3, Гарни	319,41 $\pm 10,41$	161,18 $\pm 7,47$	157,65 $\pm 7,35$	1,00	0,4151

Нам представляется, что эти высказывания можно полностью отнести к объяснению полученных различий между изучавшимися популяциями *E. zakhariense*. Разный состав кариофона этих популяций объясняется, очевидно, разными условиями обитания данного таксона. Ручей, населенный популяцией № 1, протекает в зоне большого селения Цаккар, территория которого сильно загрязнена отходами сыроваренного завода; ручей, в котором обитает популяция № 2, расположен на окраине пгт Варденис—также в освоенной человеком зоне. Место сбора популяции № 3—ручей малой протяженности, находящийся далеко от населенных мест в ущелье р. Азат (Абовянский р-н). Терпимость *E. zakhariense* к загрязненности водоемов с относительно медленным течением, к многообразному воздействию антропогенных факторов связана, по-видимому, с генетическими системами вида, со свойственным ему хромосомным полиморфизмом. Отсюда высокий процент особей с микрохромосомными кариотипами, скоррелированный с большим загрязнением водоемов в Цаккаре и Варденисе, и сравнительно редкая встречаемость форм с микрохромосомами в ручье, протекающем вблизи Гарни.

Хромосомный полиморфизм может проявляться, следовательно, либо в разнообразии содержания в кариофонде популяции гетерозиготных инверсий, либо в динамике численности форм с тем или иным числом сверхкомплектных микрохромосом в кариотипе. Возможно, что микрохромосомы, как и инверсии гетерозиготного типа, несут, сохраняя в себе, какие-то блоки генов, которые имеют адаптивное значение для популяции, обеспечивая ей существование в конкретных экологических нишах.

Из полученных данных можно прийти к выводу, что хромосомный полиморфизм свойственен не только представителям родов *Odagmia* End., *Simulium* Latr. и *Tetisimulium* Rubz., но и форм другого рода *Eusimulium* Roub. — виду *E. zakhariense* Rubz., и что он представляет собой не такое уж редкое явление в семействе мошек.

Следует отметить также, что в процессе сравнительно-кариологического изучения природных популяций *E. zakhariense* среди 120 личинок, относящихся к популяции № 3, была обнаружена 1 триплоидная особь, у которой во всех делящихся клетках гонад и гастронев, а также в ядрах

Таблица 2

в микронах и их соотношения

Общая длина хромосомы	II S	II L	$\frac{II S}{II L}$	$\frac{II}{\Sigma}$	Общая длина хромосомы	III S	III L	$\frac{III S}{III L}$	$\frac{III}{\Sigma}$
170,00 $\pm 4,35$	61,76 $\pm 2,41$	107,65 $\pm 2,82$	0,56	0,2940	166,50 $\pm 4,06$	54,90 $\pm 1,65$	111,76 $\pm 3,00$	0,45	0,2880
237,65 $\pm 8,59$	91,18 $\pm 1,18$	146,53 $\pm 6,70$	0,62	0,2970	230,00 $\pm 8,41$	79,41 $\pm 4,35$	150,00 $\pm 6,24$	0,53	0,2875
225,20 $\pm 8,71$	82,94 $\pm 5,35$	137,06 $\pm 6,08$	0,60	0,3002	210,60 $\pm 8,53$	61,18 $\pm 4,70$	172,94 $\pm 7,18$	0,41	0,2827



Рис. 2. Кариотип триплоидной личинки *Eusimulium zakhariense* Rubz. а—метафазная пластинка в делящемся сперматогонии, б—политенные хромосомы в клетке слюнной железы. Обозначения см. на рис. 1.

клеток слюнных желез, насчитывалось 9 хромосом, лежащих тремя группами, в каждой из которых было по 3 гомолога (рис. 2а, б). Появление этой триплоидной особи ($3n=9$) в диплоидной популяции связано, по-видимому, с нарушениями митотических или мейотических процессов в период формирования половых клеток. Такое явление можно рассматривать как один из путей возникновения новых полиплоидных форм мошек.

Լ. Ա. ՉՈՒՐԱՐԵՎԱ, Է. Ա. ՔԱԶՎՈՐՅԱՆ

ԱՐՅՈՒՆԱԾՈՒԾ ՄԱԿՆԵՐԻ ՔՐՈՄՈՍՈՄԱՅԻՆ ՊՈԼԻՄՈՐՖԻԶՄԸ
EUSIMULIUM ZAKHARIENSE RUBZ. ԲՆԱԿԱՆ ՀԱՄԱԿԵՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Eusimulium zakhariense Rubz. 3 համակեցությունների ուսումնասիրման ժամանակ, որոնք հավաքված էին Մարտունու շրջանի Ծակքար գյուղից, Վարդենիսից և Աբովյանի շրջանի Գառնի գյուղի շրջակայքից, հայտնաբերվել են անհատներ միկրոբրոմոսոմային կարիոտիպերով: Միկրոբրոմոսոմային կարիոտիպի տոկոսային ավելացումը համակեցության ընդհանուր կարիոֆոնդում կախված է միջավայրի պայմանների փոփոխություններից, որի փակտորներից մեկը համարվում է անտրոպոգեն ազդեցությունը:

Բացառված չէ, որ այս տեսակի հարմարվողական հնարավորությունները կապված են կարիոտիպում միկրոբրոմոսոմների առկայության հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Петрова Н. А. Цитология, 15, 8, 1055—1059, 1973.
2. Петрухина Т. Е. Генетика, 12, 78—84, 1966.
3. Петрухина Т. Е. Цитология, 10, 9, 1148—1154, 1968.
4. Петрухина Т. Е. Цитология, 12, 4, 539—547, 1970.
5. Петрухина Т. Е. Цитология, 14, 7, 863—867, 1972.
6. Полянская Г. Г. и Цапыгина Р. И. Генетика, 4, 5, 70—72, 1968.
7. Рубцов И. А. Фауна СССР, 6, 6. Насекомые двукрылые. Мошки, М.—Л., 1956.
8. Симоненко В. Д. Генетика, 11, 83—88, 1966.
9. Тертерян А. Е. Фауна Армянской ССР. Насекомые двукрылые. Мошки, Ереван, 1968.
10. Чубарева Л. А. ДАН СССР, 196, 3, 695—697, 1971.
11. Чубарева Л. А. и Петрова Н. А. Цитология, 10, 10, 1248—1256, 1968.
12. Чубарева Л. А. и Щербаков Е. С. ДАН СССР, 153, 5, 1183—1185, 1963.
13. Щербаков Е. С. Генетика, 6, 98—103, 1965.
14. Щербаков Е. С. Генетика, 4, 6, 182—184, 1968.
15. Щербаков Е. С. и Чубарева Л. А. ДАН СССР, 166, 3, 726—728, 1966.
16. Pasternak J. Canad. J. Zool. 42, 135—153, 1964.