

- 5(6) Крупнее ДГ=0,88—0,95, ДМ=1,1—1,19 мм. Верх узелков петноля и постпетноля с густой шагреновой скульптурой. *T. confinis* sp. n.
- 6(5) Мельче: ДГ=0,83—0,9, ДМ=0,94—1,06. Верх узелков петноля и постпетноля с частично сглаженной скульптурой. *T. densopilosus* sp. n.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольд К. В., Длуцкий Г. М. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР, 3, 1, Л., 1978.
2. Багдаларян Б. А. Научн. тр. ЕГУ, 33, 1951.
3. Длуцкий Г. М., Забелин С. И. В кн.: Растительность и животный мир западного Кавказа. Ашхабад, 1985.
4. Жижиланили Т. И. Сообщ. АН Груз. ССР, 33, 3, 1964.
5. Жижиланили Т. И. Сообщ. АН Груз. ССР, 31, 3, 1964.
6. Жижиланили Т. И. Мат-лы к фауне Грузии, 1, 1966.
7. Жижиланили Т. И. В кн.: Фауна пригородной зоны Тбилиси, Тбилиси, 1968.
8. Жижиланили Т. И. Мат-лы к фауне Грузии, 4, 1974.
9. Радченко А. Г., Малий Е. И. В кн.: Экология и таксономия насекомых Украины. Одесса, 1989.
10. Рузский М. Д. Муравьи России, 1, Казань, 1905.
11. Karawajew W. Konowia, 5, 2, 1926.

Поступило 10 VII 1989 г.

Биолог журн. Армении, № 5 (43), 1990

УДК 576.312.3:595.771

ЯДРЫШКОВЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕТЕРОЗИГОТНОСТЬ ПО ПУФФАМ В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *CNETHA DJAFAROWI* RUBZ. (DIPTERA, SIMULIIDAE)

Э. А. КАЧВОРЯН

Институт зоологии АН АрмССР, Ереван

В популяции *Cnetha djafarovi* Rubz. обнаружен ядрышковый полиморфизм, проявляющийся в наличии у 13,09% особей «дополнительных ядрышек» на хромосомах I, II и III. Выявлена гомо- и гетерозиготность по «дополнительным ядрышкам». Последние обнаружены только у тех особей, которые одновременно обладают В-хромосомой. В популяции, кроме того, выявлена гетерозиготность по пуффам в хромосомах II и III.

Cnetha djafarovi Rubz. պոպուլյացիայում հայտնաբերվել է կորիզային պոլիմորֆիզմ, որն արտահայտված է 13,09% անճատների մոտ «չրազուցիկ կորիզով» I, II և III բրոնզոզմների վրա Վարզվել է հոմո- և հետերոզիգոտության ըստ չրազուցիկ կորիզի: Գրառ: հայտնաբերվել է նաև անճատների մոտ, որոնք միաժամանակ ունեն Ե բրոնզոզմներ: Բացի դրանից, պոպուլյացիաներում հայտնաբերվել է հետերոզիգոտություն ըստ պոֆի՝ II և III բրոնզոզմներում:

In population of *Cnetha djafarovi* Rubz., nucleolar polymorphism, expressed in the presence of «additional nucleoluses» on chromosomes I, II and

II in 13,9 per cent individuals). has been found but, homo- and heterozygosis on "additional nucleoluses" have been revealed. The latter has been revealed only in those individuals, which simultaneously have B-chromosomes. Besides, in the populations heterozygosis on puffs in the chromosomes II and III has also been revealed.

Мошка Cnetha djafarovi Rubz.—политенные хромосомы—ядрышковый полиморфизм—B-хромосома.

Изучение изменчивости пuffedов и ядрышкового организатора в политеменных хромосомах *Diptera* позволяет выявить регуляторные механизмы, контролирующие генную активность в процессе развития организмов, т. е. в онтогенезе. Пuffинг исследован как на лабораторных линиях при воздействии активаторов, так и на видах из природных популяций [4].

У мошек одной из форм кариотипической изменчивости является ядрышковый полиморфизм [5, 7, 9, 16], который проявляется в популяциях очень разнообразно. Наиболее распространенным является гетерозиготное состояние ядрышкового организатора, при котором у той или иной особи одна из гомологичных хромосом в районе локализации ядрышкового организатора деспирализована, в то время как другая сохраняет обычную, свойственную ей исследовательскую дискретность [3, 5, 9].

Иное проявление этой формы полиморфизма отмечено в случаях, когда у одних особей популяций в обеих гомологичных ядрышкообразующих хромосомах в зоне ядрышкового организатора четко прослеживается дискондальная структура и ядрышко здесь не выражено, тогда как у других—в этой области оба гомолога деспирализованы и ядрышко хорошо обозначено [9, 11]. Одним из проявлений ядрышкового полиморфизма является транслокация части ядрышкового организатора на какой-либо участок A-хромосом с образованием итеричного ядрышка [6]. Дополнительные ядрышки описаны у ряда видов мошек [5, 9, 16].

Разнообразие форм проявления ядрышкового полиморфизма, разная степень его распространения в популяциях одного вида и у разных видов наводит на мысль о том, что эта форма кариотипической изменчивости может являться одним из серьезных факторов дивергенции популяций и видообразования у мошек [3, 5, 7].

Явление множественности ядрышек имеет место также и у других представителей отряда двукрылых. В частности, дополнительные ядрышки обнаружены у некоторых дрозофил и хиномид [1, 8, 10, 12]. Нами при изучении цитогенетических особенностей природной популяции *Cn. djafarovi* были обнаружены ядрышковый полиморфизм, проявляющийся в виде дополнительных ядрышек на хромосомах I, II, III, и гетерозиготное состояние пuffedов на хромосомах II и III.

Материал и методика. Материалом для работы служили личинки *Cn. djafarovi*, собранные в Арктическом районе (АрмССР), 27.06.1979 г., в горно-степном поясе. Высота местности—1750 м над ур. моря. Ширина ручья, где выплывают личинки,—от 80 см до 1,5 м; грунт—мелкие камни и камни средней величины, течение воды—0,3—0,4 м/сек, температура воды—17°—18°, вода слегка минерализована. Субстратом для прикрепления личинок являлись камни грунта. Вид развивается совместно с

Tetis-mulium condici (Vag.) Материал определен докт. биол. наук А. Е. Тертерян. Исследование политеменных хромосом проводилось по стандартной методике приготовления давленных препаратов в 45% азотнокислом

Изучены 84 личинки VI возраста с развитыми дыхательными нитями.

Результаты и обсуждение. Исследование показало, что диплоидный набор хромосом в метафазных пластинках клеток гонад и нервных ганглиев *Cnetha djafarovi* равен $2n=6$ и $2n=6+B$, 78% особей выборки из популяции обладают В-хромосомами, число которых в ее пределах варьирует от 1 до 4. Описание цитогенетических особенностей этого вида, морфологии В-хромосом, динамики их численности в популяции уже имеется [2], в связи с чем эти вопросы здесь не затрагиваются.

В популяции *Cn. djafarovi* «дополнительное ядрышко» было обнаружено у 11 особей из 84 изученных. В стандартном кариотипе ядрышко локализовано в коротком плече хромосомы I в участке 19 (рис. 1а). Локализация ядрышкового организатора на хромосоме I является родным признаком кариотипа и присуща всем представителям рода *Cnetha* End.

Основное ядрышко у всех изученных особей *Cn. djafarovi* образует значительную по размерам, интенсивно окрашивающуюся ацетоорсеином зону сферической формы (рис. 1а). Оно четко выражено, и определение его локализации не представляет трудностей. Ни у одной из изученных личинок *Cn. djafarovi* не было обнаружено гетерозиготности по основному ядрышку. Также отсутствовал феномен морфологической невыраженности ядрышка. Зато были обнаружены «дополнительные ядрышки» на хромосомах I, II и III. Из 84 личинок «дополнительные ядрышки» на хромосоме I зафиксированы у двух особей, на хромосоме II—также у двух, на хромосоме III—у семи особей, что составляет в общей сложности 13,09% от изученной выборки популяции.

«Дополнительное ядрышко» у *Cn. djafarovi* по структуре, видимо, сходно с основным. Специальные методы для идентификации «дополнительного ядрышка» не применялись ввиду отсутствия таких возможностей. Однако на всех препаратах, где имелось «дополнительное ядрышко», в его зоне наблюдалась значительная деспирализация и интенсивное окрашивание ацетоорсеином (рис. 1б, в, г). Это в ряд описанных ниже особенностей дало основание считать данное образование «дополнительным ядрышком». В хромосомах II и III, судя по морфологии, имела место «прерывистость» в области «дополнительного ядрышка» (рис. 1а, 2а), что функционально сближает его с основным ядрышком. Некоторые исследователи считают [9, 10], что «прерывистость» в локусах основного и вторичного ядрышка свидетельствует об их функциональной идентичности.

Кроме того, в большинстве клеток слюнных желез нами отмечена тенденция к сближению и соединению основного и «дополнительного» ядрышек. Это тяготение активных участков хромосом друг к другу указывает на их функциональное сходство и является косвенным доказательством общности их происхождения. Берман [10] описывает вторичное ядрышко у *Chironomus pallidivittatus*, которое не проявляло тяготения к основному и различалось от него по структуре. В связи с этим автор считает его функционально аномальным. Бедо [9] показывает, что основное и вторичные ядрышки у *Simulium ornatipes* по мор-

фологии одинаковы, за исключением вторичного ядрышка, локализованного в коротком плече хромосомы III, где отсутствует «прерывистость».

Локализация «дополнительного ядрышка» на хромосомах довольно постоянна. На хромосоме I оно занимает субтерминальное положение и локализуется на теломерном участке длинного плеча (участок 41), на котором обнаружена нехватка участка с несколькими тонкими, отчетливо наблюдаемыми дисками (рис. 2б). Два темновкрашенных диска на участке 43—44 неодинаковы в гомологичных сегментах: если в одном эти диски видны по всей ширине хромосомы, то в другом — лишь поперечину (рис. 2б). На хромосоме II «дополнительное ядрышко» расположено в прицентромерной области длинного плеча в участках 11 и 12—13 (рис. 1а и 2а), причем оно здесь представлено в гетерозиготном состоянии, т. е. морфологически выражено только на одной из гомологичных хромосом. На хромосоме III оно занимает проксимальное положение и локализуется в участке 22—23 (рис. 1в). «Дополнительное ядрышко», локализованное на хромосомах I и III, связано с обоими гомологами (гомозиготное состояние), а на хромосоме II — только с одним из гомологов (гетерозиготное состояние). В связи с этим надо отметить, что «дополнительное», или «вторичное ядрышко» (*secondary nucleolus*), и у других видов мошек описано в гетерозиготном состоянии [7, 9].

«Дополнительное ядрышко» у *Cn. djarovii* обнаружено в клетках слюнных желез тех особей, которые одновременно обладали В-хромосомами (рис. 1б, 2а). Из одиннадцати особей, у которых зафиксировано «дополнительное ядрышко», у пяти имелись 2 В-хромосомы, у двух — 3 и у четырех — 4 В-хромосомы. Показано, что из 84 особей 60 обладали В-хромосомами [2], из которых фактически 11 имели еще и добавочное ядрышко. Случайное ли это явление или закономерное, определить трудно. Однако тот факт, что в данной популяции, где одновременно сосуществуют геномный и ядрышковый полиморфизмы, у особей без В-хромосом не зафиксировано случая наличия «дополнительного ядрышка», дает основание сделать предположение об определенной функциональной взаимосвязи между В-хромосомами и основными и «дополнительными» ядрышками.

Взаимосвязь между вторичным и основным ядрышками и В-хромосомой показана у *Cnephia dacotensis* [16]. У этого вида была обнаружена связь между степенью морфологической выраженности основного ядрышка, наличием вторичного ядрышка и числом В-хромосом. Степень взаимодействия этих компонентов ядра определяла серию разных типов X- и Y-хромосом. Различные сочетания X- и Y-хромосом наблюдались при различной морфологической выраженности основного и вторичного ядрышек. Хотя объяснение взаимодействия этой системы не проясняет сущности указанного явления, тем не менее факт существования такой связи представляет значительный интерес.

В отличие от *Cn. dacotensis*, у *Cn. djarovii* не было обнаружено корреляции между присутствием в кариотипе В-хромосом, основного и

«дополнительного» ядрышек и голом насекомого. Наличие «дополнительного» ядрышка у *Cn. djafarovi* сочеталось с четкой морфологической выраженностью основного ядрышка и В-хромосомой в карiotипе, и это взаимоотношение не зависело от пола насекомых, поскольку в равной степени встречалось как у самцов, так и у самок.

В популяции *Cn. djafarovi* обнаружен также полиморфизм по пуффам. У 5 особей в длинном плече хромосомы II (участок 18—19) находится развитый пуфф, в то время как в гомологичном сегменте на его месте имеется диск (рис. 1а). Гетерозиготный пуфф в данной хромосоме сочетается с «дополнительным» гетерозиготным ядрышком в области II (рис. 1б).

Явление гетерозиготности по пуффам, по всей вероятности, имеет мутагенную основу. Структурная гетерозиготность вышеописанного типа показана у некоторых *Sciara* [14] и *Chironomus* [13]. Считается [14, 15], что в основе лежат мутационные превращения типа «диск—пуфф», связанные с малыми структурными изменениями хромосом, которыми могут являться мелкие дупликации, инерсии и нехватки. Нехватка дисков в длинном плече хромосомы I у *Cn. djafarovi* и образование «дополнительного ядрышка» на этом сегменте, по-видимому, связаны с микроделецией.

Высокая степень деспирализации ядрышкового организатора и наличие в карiotипе «дополнительных» ядрышек и гетерозиготных пуффов в популяции *Cn. djafarovi*, по-видимому, свидетельствуют о весьма лабильном функциональном состоянии хромосом в теплофоне, характеризующемся одновременно геномным полиморфизмом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ананьева Е. В., Барский В. Е. Электронно-микроскопическая карта политепных хромосом слюнных желез дрозофилы. М., 1985.
2. Качворян Э. А. Биолог. журн. Армении, 41, 6, 454—458, 1968.
3. Качворян Э. А. Паразитология, 23, 2, 134—139, 1989.
4. Кикнадзе Н. И. Функциональная организация хромосом. Л., 1972.
5. Радчева Н. М. Докл. Болгарской Академии наук, 30, 8, 1217—1220, 1977.
6. Щербakov Е. С. Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 4, 21, 154—155, 1965.
7. Щербakov Е. С. Цитология, 8, 4, 510—513, 1966.
8. Anoniev E. P., Barsky V. E., Nyst Y. Y., Ichirov N. A., Chromosoma, 81, 619—628, 1981.
9. Bedo D. G. Cytobios, 21, 82, 113—132, 1978.
10. Beermann W. Chromosoma, 11, 26, 236, 1960.
11. Dunbar R. W. Can. J. Zool., 45, 377—386, 1967.
12. Hill R. J., Watt F. Chromosoma, 63, 57—78, 1977.
13. Keyl H. G., Strenke K. Z. Naturforsch., 6, 11b, 727—735, 1956.
14. Metz C. W. Carnegie Inst. Wash. Publ., 501, 275—291, 1938.
15. Pantle R. Chromosoma Berl., 17, 199—218, 1965.
16. Procanior W. Can. J. Zool., 69, 11, 2849—2866, 1991.

Поступило 28 II 1990 г.

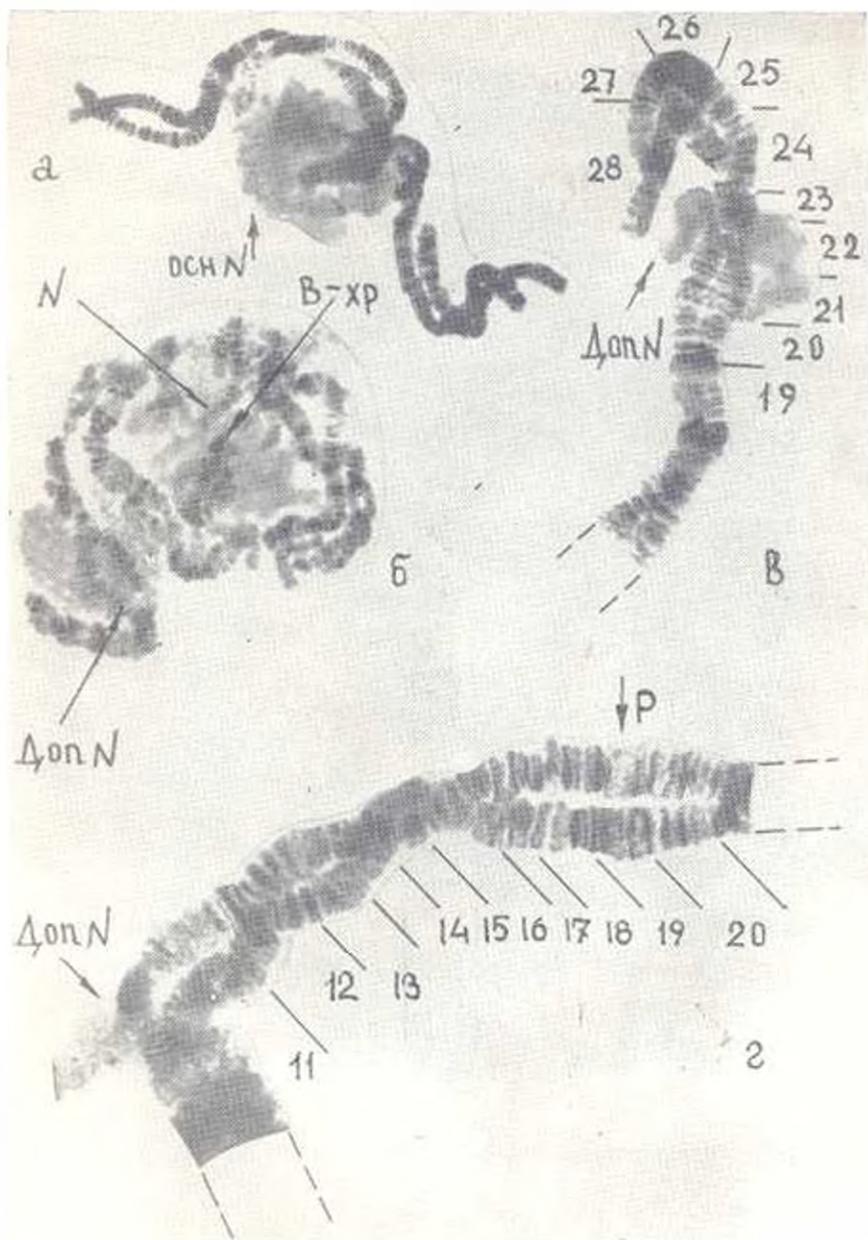


Рис. 1. Карвиологические особенности *Drosophila melanogaster* в мультисекундарном основном ядрышке на хромосоме I в стандартном кариотипе. б — общий вид кариотипа; прослеживаются основное ядрышко, «дополнительное ядрышко» на хромосоме III и В кариотипа; в — «дополнительное ядрышко» в длинном плече хромосомы III; г — «центромерная облыть» в длинном плече хромосомы II, в участке II локализовано «дополнительное ядрышко», в участке 19 — гетеротипный буфф.

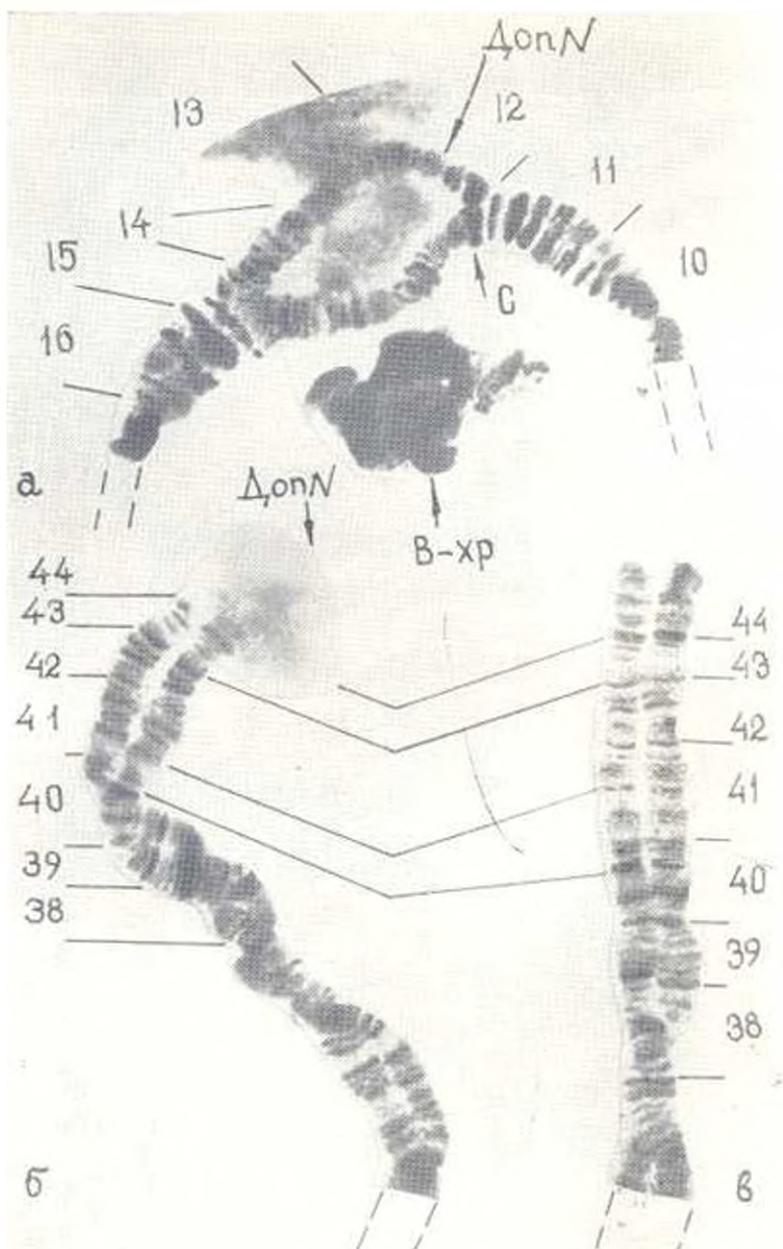


Рис. 2. «Дополнительное ядрышко» в карิโอлизе *Caetba djafarovi* Hubn. а — прицентромержая область в длинном плече хромосомы 11 с локализованным здесь «дополнительным ядрышком», рядом расположенная В-хромосома; б — теломерный участок длинного плеча хромосомы 1 с локализованным на нем «дополнительным ядрышком»; в — теломерный участок длинного плеча хромосомы 1 в стандартном карิโอлизе. Обозначения: Δ — ядрышко доп. N — «дополнительное ядрышко», C — центромера, В-хр — В хромосома, Р — пуфф. Увеличение: 1 а, б — 1100X; 1 а, г. 2 а, б, в — 9900X.