

УДК 595.771: 591.813(575.3)

**МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНКИ И СТРУКТУРА КАРИОТИПА ЗВОНЦА
CHIRONOMUS SP. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)
С АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ (РОССИЯ)**

© 2019 г. Петрова Н. А., ^{1*} **Жиров С. В.**, ^{1*} Крашенинников А. Б. ^{2**}

¹ Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: chironom@zin.ru

² Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Портовая ул., 18, Магадан, 685000 Россия
**e-mail: krashennikov2005@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.04.2017 г.

После доработки 5.06.2018 г.

Принята к публикации 5.06.2018 г.

Описаны строение личинок и особенности кариотипа звонца *Chironomus* sp. с о. Южный в архипелаге Новая Земля. $2n = 6$: АВ, CD, FEG. Последняя хромосома возникла в результате присоединения плеча малой хромосомы G к плечу E и генетического закрепления этой мутации. Показано, что этот вид близок к *Ch. tuvanicus*, который был описан из Тувы (Сибирь), принадлежит к группе *riihimakiensis* и относится к числу примитивных видов этого рода.

DOI: 10.1134/S0367144519040099

Архипелаг Новая Земля расположен между Баренцевым и Карским морями на крайнем северо-востоке Европы и состоит из Северного и Южного островов, разделенных проливом Маточкин Шар. Общая площадь архипелага около 83 000 км. На большей части территории доминируют арктические тундры, на севере распространены полярные пустыни, на крайнем юге – типичные тундры (Боярский и др., 1994).

Кариологические исследования фауны хирономид в высоких широтах Арктики выявили несколько видов хирономусов (Wülker, 1991; Шобанов, Петрова, 1995; Беянина, Филинкова, 1996; Кикнадзе и др., 1996; Shobanov et al., 2002; Petrova, Zhironov, 2008). Предварительный анализ морфологии личинок, куколок и имаго с полярных территорий России показал, что род *Chironomus* представлен в этом регионе 15–20 видами, среди которых есть ряд неописанных (Зеленцов, Шилова, 1996, Макаренченко и др., 1998; Зеленцов, 2007; Крашенинников, 2013). Большинство этих видов слабо изучено, но почти у всех личинки относятся к морфотипу *salinarius*, который характеризуется отсутствием вентральных и латеральных отростков на VII и VIII брюшных сегментах. Известно 18 видов с личинками морфотипа *salinarius* (Shobanov et al., 2002). 9 из них населяют пресные водоемы в северном полушарии – цитокомплекс *thummi*, другие

6 – пресные водоемы в южном полушарии. В большинстве своем это виды, относящиеся к цитокомплексу *pseudothummi*. Оставшиеся 3 вида населяют морские биотопы.

Chironomus sp., обнаруженный нами на Новой Земле, оказался очень близким к *Ch. tuvanicus*, относящимся к группе *riihimakiensis*, который был найден в Туве и тоже имеет $2n = 6$ (Kiknadze et al., 1992). В данной статье мы описываем личинку звонца с Новой Земли и структуру его кариотипа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Закрытым постановлением № 1559-699 Совета Министров СССР от 31 июля 1954 г. на архипелаге Новая Земля был создан Северный полигон для испытаний ядерного оружия. С момента создания до 24 октября 1990 г. на полигоне было произведено 130 ядерных испытаний (Думик и др., 1998). В 1993 г. архипелаг перешел под юрисдикцию администрации Архангельской области, став центром сообщества «Культура и Мировой океан» (Боярский и др., 1994), и после длительного перерыва началось активное изучение биоты Новой Земли отечественными специалистами.

В июле и августе 2015 г. в окрестностях мыса Саханина о. Южный работала комплексная экспедиция, организованная Научно-экспедиционным центром Ассоциации «Морское наследие». В ходе этой экспедиции в двух внутренних пресных водоемах о. Южный был собран вид, условно названный *Chironomus* sp. и оказавшийся близким к *Ch. tuvanicus*. Материал собирался 28 июля 2015 г. в окрестностях мыса Саханина в небольшом озере около избы Белой (5 м над ур. м.) и 5 августа 2015 г. в озере около балков (35 м над ур. м.) (сбор А. Б. Крашенинникова). Приведена карта-схема мест сбора (рис. 1), созданная в программе QGIS 2.14.3-Essen с привлечением картографического материала с сайта <https://www.bing.com>.

Тонкий слой ила взмучивался с подлежащего слоя крупного щебня на глубине менее 0.5 м и помещался в скребок. Пробы сразу разбирались на берегу. Личинок фиксировали на месте сбо-

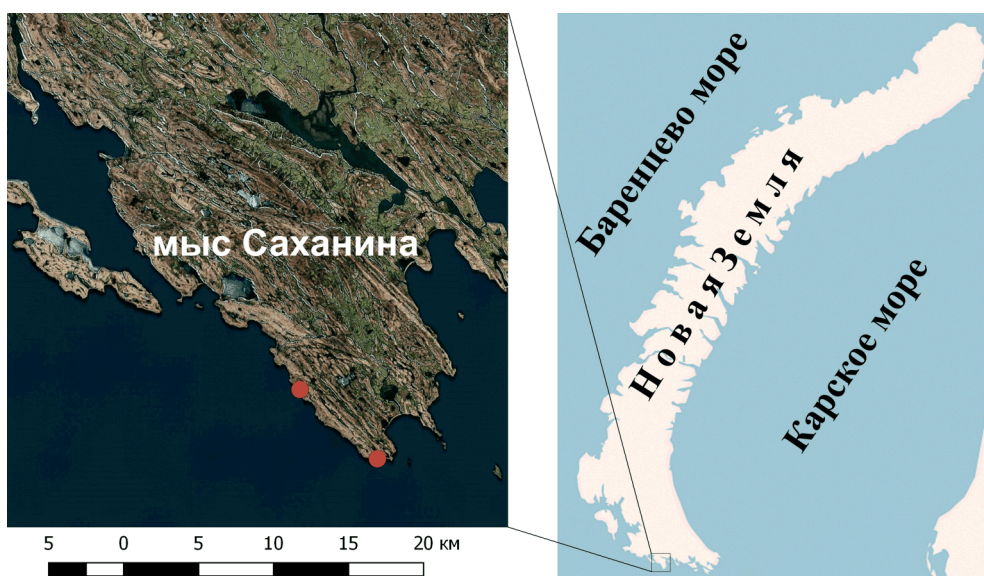


Рис. 1. Места сбора *Chironomus* sp. (красные кружки), мыс Саханина, о. Южный, архипелаг Новая Земля.

ра в жидкости Кларка (1 часть ледяной уксусной кислоты и 3 части 96%-ного этилового спирта). Изучено 28 личинок.

Морфологические препараты частей головной капсулы готовили в жидкости Фора. Определение проводили в лабораторных условиях по морфологическим признакам с использованием общих ключей (Панкратова, 1983; Pinder, Reiss, 1983; Kiknadze et al., 1992, 1994). При описании личинок применялась обычная терминология (Saether, 1979; Cranston, Reiss, 1983). Препараты политенных хромосом готовили по ацетоорсеиновой методике (Чубарева, Петрова, 1982). Кариотип *Ch. tuvanicus* использовали как стандарт для картирования хромосом *Chironomus* sp. При кариологическом сравнении эти виды сокращенно обозначены как «*Ch. sp.*» и «*tuv*».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Chironomus sp.

Личинка 4-го возраста

Тело (рис. 2, *a-d*) длиной 12–14 мм, красного цвета. Вентральные и латеральные отростки на брюшке отсутствуют (морфотип *salinarius*).

Головная капсула светло-желтая. Фронтотемпальная апотома светло-коричневая, с отчетливыми коричневыми продольными полосами. Глазные пятна небольшие, верхнее округлое и простое, нижнее – сложное. Гулярный склерит темно-коричневый. Внутренняя поверхность вентральных пластинок бороздчатая. Антенна короткая, 5-члениковая, 1-й членик массивный, остальные значительно тоньше и короче. В первой трети базального членика располагается кольцевой орган. Щетинка антенны достигает основания 5-го членика, AR – 1.43. Лаутерборновы органы мелкие, почти незаметные.

Ментум состоит из тройного срединного зубца и 6 пар боковых. Зубцы ментума черные, немного закругленные. Срединный зубец широкий, значительно ниже 1-го бокового, придаточные – почти вдвое ниже. 1-е и 2-е боковые зубцы слиты в верхней четверти. Высота боковых зубцов ментума постепенно уменьшается от середины к краям. На рис. 2, *b* зубцы 2–4, по-видимому, обломаны. 4-я пара зубца ментума почти вдвое ниже соседних, – это характерный признак группы видов *riihimakiensis*. Вентральные пластинки серо-желтые, их внутренние края достигают 2-й боковой пары зубцов, передний край гладкий (рис. 2, *b*).

Мандибула с 4 постепенно уменьшающимися к основанию зубцами; первые 3 темно-коричневые, 4-й – светло-коричневый с желтизной. Внешний зубец одиночный, небольшой. Субдентальная щетинка ланцетовидная, достигает середины 4-го зубца. У внутренней щетинки сложное ветвистое строение.

Премандибула с 2 зубцами, внутренний зубец намного шире внешнего, узкого и тонкого. Эпифарингеальный гребень состоит из 8 зубцов.

Имаго и куколка *Chironomus* sp. в месте сбора не обнаружены.

ЭКОЛОГИЯ

Личинки *Chironomus* sp. обитают в водоеме с медленным течением на небольших глубинах (0.5–1.0 м). Озеро в окрестностях избы Белой подвержено периодическим забросам соленой воды из Баренцева моря. Соленость в самом озере неравномерна и определялась нами органолептически. Наибольшее количество личинок хирономид найдено в пресной зоне.

КАРИОТИП

2n = 6. На метафазных и анафазных пластинках различимы 3 пары митотических хромосом (рис. 3, *a, b*), Клетки слюнных желез содержат 3 пары плотно сконъюгиро-

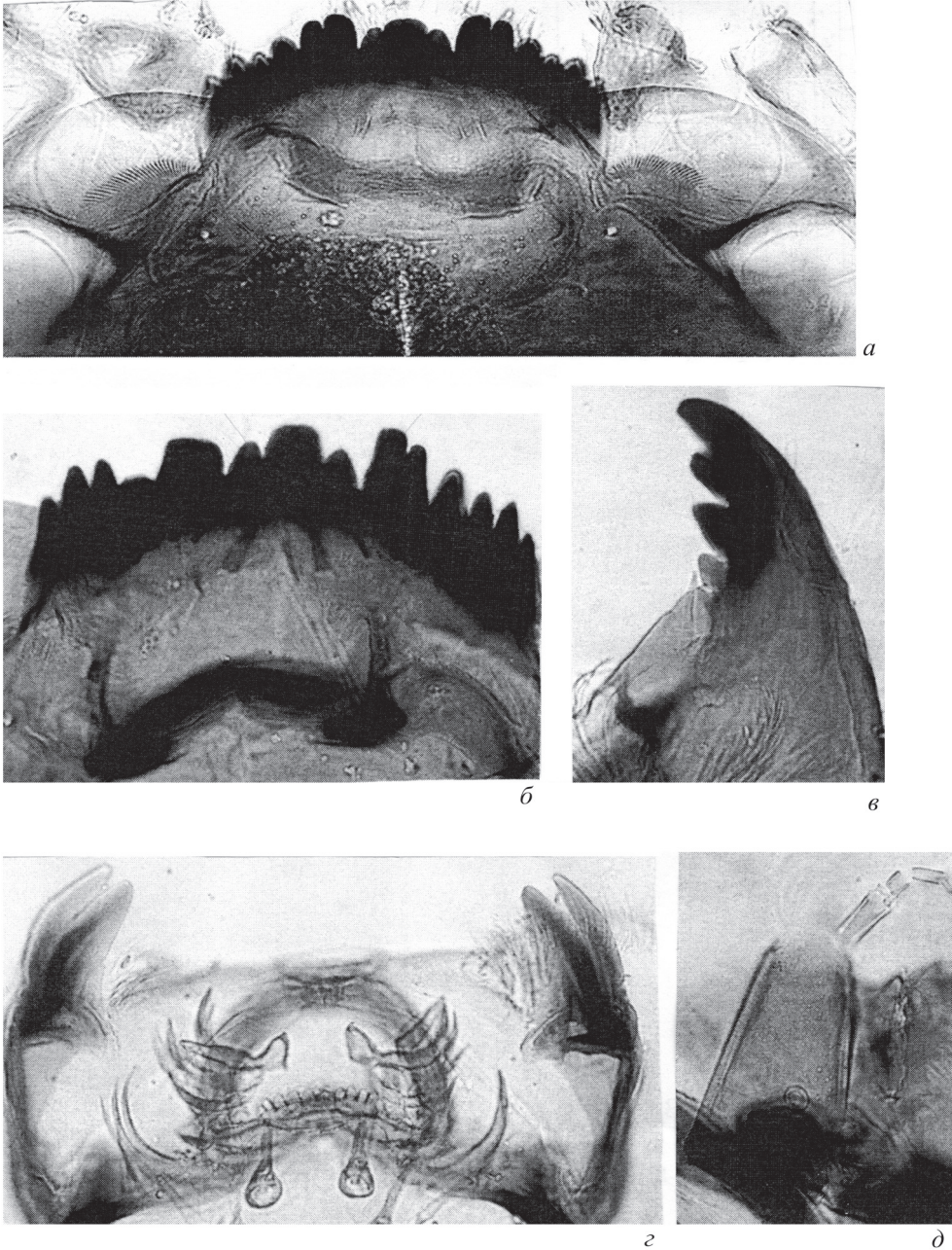


Рис. 2. *Chironomus* sp., личинка.

а, б – мандибула с вентральными пластинками; *в* – мандибула; *г* – премандибулы и эпифарингеальный гребень; *д* – усик.

ванных гомологов (рис. 3, в). Комбинация хромосомных плеч АВ, CD, FEG. По длине первые две хромосомы равны, хромосома FEG несколько длиннее: $AB = CD < FEG$ (рис. 3). Центромерные диски хромосом хорошо выражены в виде массивных гетерохроматиновых блоков, часто меняющих свои очертания и образующих рыхлые вздутия. На месте прикрепления плеча G к хромосоме EF присутствовало второе ядрышко (рис. 4, плечо E + G). У одной личинки в разных хромосомах представлены разные типы центромер, которые хорошо отличаются друг от друга (рис. 3, 4). В хромосоме FEG иногда наблюдалась гетерозиготность по содержанию прицентромерного гетерохроматина. Хромосомы АВ и CD метацентрические, FEG – субметацентрическая; два ядрышка локализованы в плече D и в хромосоме FEG. Это четкий маркер видов группы *riihimakiensis*. В середине плеча G обычно функционирует единственное кольцо Бальбиани.

Наблюдается полиморфизм по гетерозиготным хромосомным перестройкам, которые затрагивают как небольшие, так и значительные участки хромосом.

Сравнение рисунков дисков политенных хромосом у *Chironomus* sp. и *Ch. tuvanicus*

Chironomus tuvanicus относится к примитивной группе *riihimakiensis* рода *Chironomus* и имеет $2n = 6$ (Kiknadze et al., 1992, 2016). Плечо G присоединилось к теломере плеча

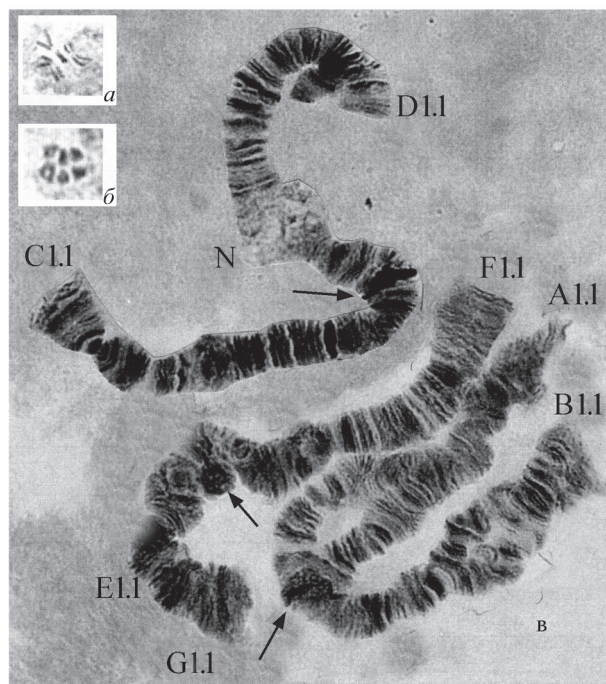


Рис. 3. Кариотип *Chironomus* sp. ($2n = 6$): а, б – анафазные и в – политенные (A1.1, B1.1, D1.1, C1.1, D1.1, E + G1.1, F1.1) хромосомы; BR – кольцо Бальбиани; N – ядрышко. Стрелками показаны центромеры.

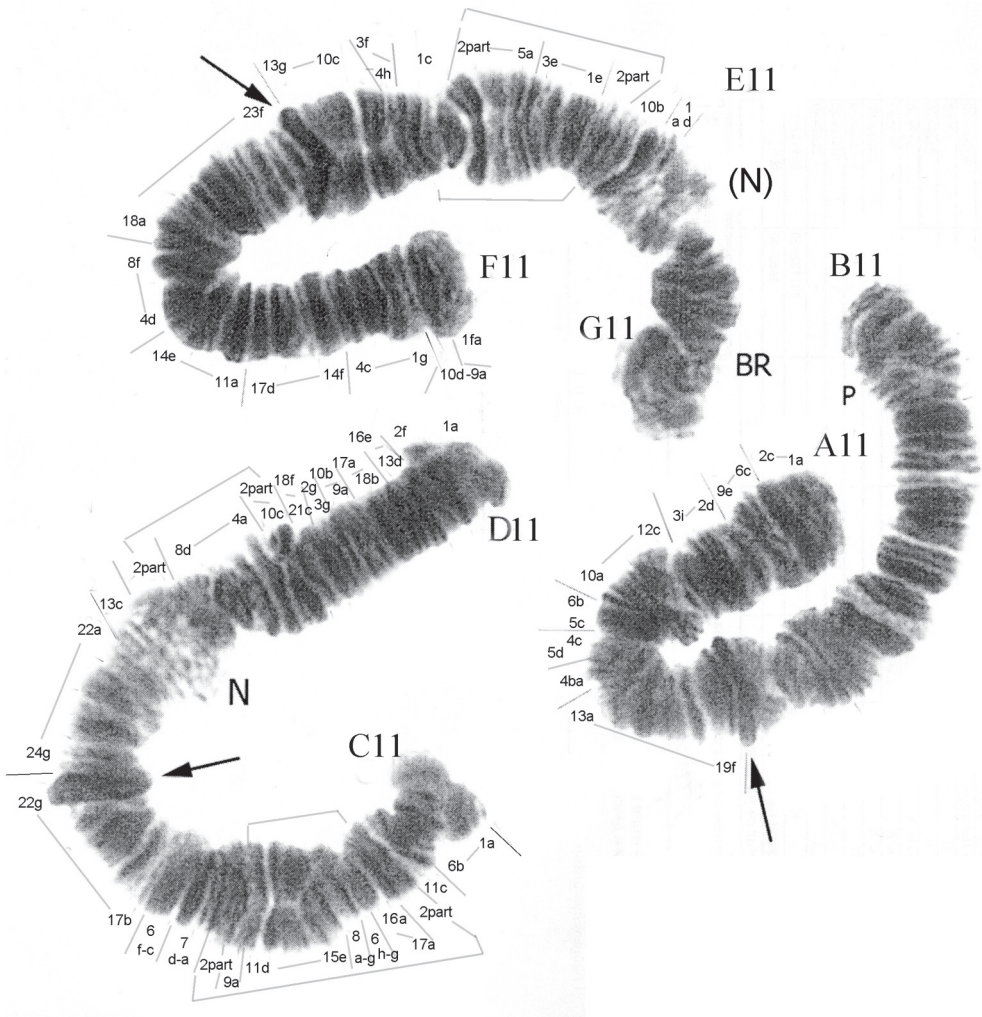


Рис. 4. *Chironomus* sp., политенные хромосомы.

Арабскими цифрами обозначены районы хромосом, остальные обозначения как на рис. 3.

ча E, на месте этого объединения работает ядрышко. Второе ядрышко локализовано в плече D. В кариотипе 2 кольца Бальбиани.

Последовательность дисков плеча A у *Chironomus* sp. и *Ch. tuvanicus* идентична.

Ch. sp. A1.1 1a–2c 6c 9e 2d 3i 12c–10a 6d 5e 4c–5d 4ba 13a–19f

Поскольку картирование плеча B у *Chironomus* sp. представляет трудности, авторы отказались от него.

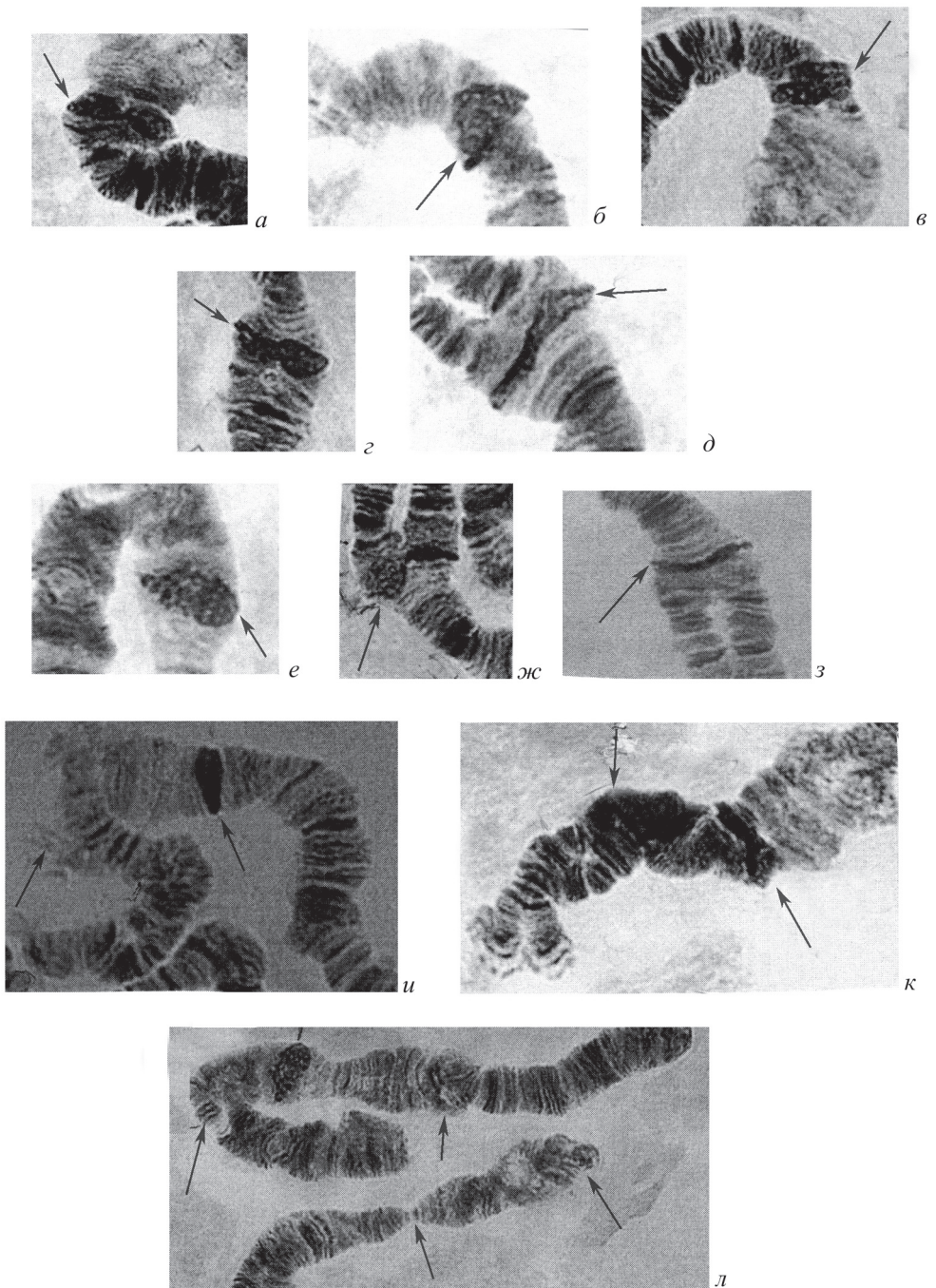


Рис. 5. Центромерные диски политенных хромосом и гетерозиготные инверсии (показаны стрелками) в популяции *Chironomus* sp.

a–в – центромерные диски в хромосоме AB; *г, д* – центромерные диски в хромосоме CD;
е–з – центромерные диски в хромосоме GEF; *и* – гетерозиготная инверсия в плече D;
к – гетерозиготная инверсия в плече C; *л* – гетерозиготные инверсии в плечах E и G.

Последовательность дисков плеча С у *Chironomus* sp. отличается от последовательности дисков плеча С у *Ch. tuvanicus* большой гомозиготной инверсией (эта инверсия и все последующие подчеркнуты прямой линией).

Ch. sp. C1.1 1a–6b 11c 2part 17a–16a 6hg 8g–a 15c–11d 9a 2part 7d–a 6f–c 17b–22g

tuv C1.1 1a–6b 11c–9a 11d–15e 8a–g 6gh 17a–16a 7d–a 6f–c 17b–22g

Последовательность дисков плеча D у *Chironomus* sp. очень трудно было картировать, но мы все же решили сравнить ее с последовательностью в плече D у *Ch. tuvanicus*. У *Chironomus* sp. в плече D есть гомозиготная инверсия

Ch. sp. D1.1 1a–2f 13d–16c 18b–17a 9a–10b 3g–2g 21f–18c 2part–10c 4a–8d 2part–13c 22a–24g

tuv D1.1 1a–2f 13d–16e 18b–17a 9a–10b 3g–2g 21f–18c 8d–4a 10c–13c 22a–24g

Последовательность дисков плеча E у *Chironomus* sp. отличается гомозиготной инверсией от последовательности дисков плеча E *Ch. tuvanicus*. Второе ядрышко у *Chironomus* sp. не всегда активно. Диски, кольца Бальбиани и перетяжка не картированы, они представляют собой малую хромосому G, которая является частью хромосомы FEG. С ядерной оболочкой хромосома соединена очень слабо; освобождаясь от нее, она сразу попадает в протоплазму (Kiknadze et al., 1992, 1994, 2016).

Ch. sp. E1.1 Диски–BR–перетяжка–1a–d 10b 2part 1e–3e 5a–2part 1c 4h–3f 10c–13g

tuv E 1.1 Диски–BR–перетяжка–N 1a–d 10b–5a 3c–1e 4h–3f 10c–13g

Последовательность дисков плеч F хромосомы FEG *Chironomus* sp. идентична последовательности в плече F *Ch. tuvanicus*.

Ch. sp. F1.1 1a–f 9a–10d 1g–4c 14f–17d 11a–14e 4d–8f 18f–23f

Кариотип *Chironomus* sp. по дисковым последовательностям сходен с кариотипом *Ch. tuvanicus*, но отличается фиксированными гомозиготными перестройками.

Хромосомный полиморфизм

На 28 особей только 3 (около 11 %) не имели инверсий, остальные 89 % были гетерозиготны (см. таблицу). Среднее число гетерозиготных инверсий на одну особь составило 1.2. Больше всего инверсий отмечено в плечах С, D и E. В плече D инверсия возникла сразу за ядрышком (Inv. 2part–10c); инверсия в С самая большая, она захватывает почти все плечо (Inv. 16a–2part), инверсия в плече E расположена у его середины (Inv. 10a–2part).

У *Ch. tuvanicus* инверсии найдены только в 3 плечах: В, С и F.

Хромосомный полиморфизм личинок *Chironomus* sp.

Плечо хромосом	Доля личинок с гетерозиготными инверсиями (%)
C1.1	14.2
D1.1	35.2
E1.1	21.5

Сбор материала на архипелаге представляет собой большие трудности из-за отсутствия постоянного гражданского сообщения с Новой Землей, а экспедиции туда кратковременны и не предполагают длительных стационарных работ. Выведение имаго комаров из личинки очень затруднительно из-за краткости теплого периода, и установить связь личинки с имаго конкретного вида порой невозможно.

Морфологические признаки личинок *Chironomus* sp. и *Ch. tuvanicus* очень сходны: оба относятся к одной группе видов (*riihimakiensis*) и имеют ее характерные признаки (Kiknadze et al., 1992, 1994, 2016): зубцы ментума 4-й пары почти вдвое ниже соседних, виды имеют 2 ядрышка и очень сходны по последовательности дисков хромосом.

Центромерные диски хромосом *Chironomus* sp. крупные, рыхлые, имеют разные очертания у разных особей. У *Ch. tuvanicus* центромеры как у *Ch. plumosus*, в виде небольших дисков. У *Chironomus* sp., как и у *Ch. tuvanicus*, 2 ядрышка, но второе работает не всегда. У *Chironomus* sp. в бывшем плече G функционирует только 1 кольцо Бальбиани, а у *Ch. tuvanicus* – 2, одно работает постоянно, а второе – периодически (Kiknadze et al., 1992, 1994).

Плечи А и F полностью сохранили одинаковую последовательность дисков у обоих видов. Хромосомы С, D и E *Chironomus* sp., наоборот, отличаются от хромосом *Ch. tuvanicus* гомозиготными инверсиями, притом что плечо С приобрело достаточно крупную перестройку.

Таким образом, при большом морфологическом и кариологическом сходстве с одной стороны, и значительных различиях между этими двумя формами с другой, решить вопрос о видовой самостоятельности *Chironomus* sp. пока трудно и нужно подождать следующей экспедиции на архипелаг Новая Земля для сбора материала по другим стадиям этой формы.

В тех же озерах был собран еще один представитель рода – *Ch. albimaculatus* Shobanov, Wülker et Kiknadze, 2002. Морфология новоземельских личинок этого вида ($n = 33$) и их кариотип идентичны таковым популяции хирономусов из Усть-Ленского заповедника (Shobanov et al., 2002). Принципиальное отличие заключается в том, что якутская популяция характеризуется свободнoleжащей IV хромосомой, тогда как в популяции с Новой Земли эта хромосома облигатно участвует в образовании хромоцентра. Различия такого рода обычно относят к межпопуляционным (Жиров и др., 2016). Таким образом, на Новой Земле обитают 2 вида, относящиеся к группе *riihimakiensis* и оба имеющие $2n = 6$.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят глубокую благодарность Н. С. Хабазовой (ЗИН) за помощь в оформлении рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Экспедиция на Новую Землю поддержана Научно-экспедиционным центром Ассоциации «Морское наследие». Мы выражаем признательность Марии Владиславовне Гаврило за организацию экспедиции. Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А19-119020790106-0, а также при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 41 «Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянина С. И., Филликова Т. Н. 1996. Морфология и карiotипы трех симпатрических видов рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из Заполярья. Зоологический журнал **75** (5): 701–710.
- Боярский П. В., Гусев С. В., Евсеев Н. Ф., Захаров Ю. С., Калякин В. Н., Корякин В. С., Мазуров Ю. Л., Серебрянный Л. Р. 1994. Концепция формирования системы особо охраняемых природных и историко-культурных территорий на Новой Земле. В кн.: П. В. Боярский (ред.). Новая Земля. Труды Морской арктической комплексной экспедиции. Вып. IV. Том 3. М.: Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия, с. 13–37.
- Думик В. П., Золотухин Г. Е., Матушенко А. М. 1998. Новая Земля – самый северный полигон. Взгляд изнутри. В кн.: П. В. Боярский (ред.). Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура. Труды Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ). Кн. 2, ч. 1. Культурное наследие. Радиоэкология. М.: Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия, с. 210–220.
- Жиров С. В., Петрова Н. А., Крашенинников А. Б. 2016. *Chironomus albimaculatus* и *Chironomus tuvanicus* (Diptera, Chironomidae) с архипелага Новая Земля. Бюллетень медицинских интернет-конференций **6** (9): 1490.
- Зеленцов Н. И. 2007. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) архипелагов Новая Земля и Северная Земля. Биология внутренних вод **4**: 15–19.
- Зеленцов Н. И., Шилова А. И. 1996. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) Усть-Ленского государственного заповедника. Биология внутренних вод **1**: 54–61.
- Крашенинников А. Б. 2013. Предварительные данные по фауне и распространению комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) островов российского сектора Арктики. Вестник Пермского университета, сер. Биология **1**: 32–36.
- Макарченко Е. А., Макарченко М. А., Вехов Н. В. 1998. Предварительные данные по фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) архипелага Новая Земля. В кн.: П. В. Боярский (ред.). Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура. Кн. 1. Природа. Труды Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ). М.: Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия, с. 262–267.
- Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Гундерина Л. И., Салова Т. А., Айманова К. Г., Саввинов Д. Д. 1996. Карioфонды хирономид криолитозоны Якутии: триба Chironomini. Новосибирск: Наука, 166 с.
- Панкратова В. Я. 1983. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 309 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, вып. 134).
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. 1982. Цитогенетический метод анализа хромосом у хирономид. В кн.: Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе: Дониш, с. 64–73.
- Шобанов Н. А., Петрова Н. А. 1995. Особенности карiotипа *Chironomus saxatilis* Wülker, Reser, Scholl 1981 из Сибирского Заполярья и возможное возникновение неоцентромер в хромосоме АЕ (цитоккомплекс *pseudothummi*). Цитология **37** (7): 586–592.
- Шобанов Н. А., Шилова А. И., Белянина С. И. 1996. Объем и структура рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae): обзор мировой фауны. В кн.: Н. А. Шобанов, Т. Д. Зинченко (ред.). Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН, с. 44–96.
- Cranston P. S., Reiss F. 1983. The larvae of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic Region. Key to subfamilies II. *Entomologica Scandinavica. Supplement* **19**: 11–15.
- Kiknadze I. I., Siirin M. T., Wülker W. 1992. Siberian species of the riihimakiensis-group in the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). I. Karyotypes and morphology. Netherlands Journal of Aquatic Ecology **26** (2–4): 163–171.
- Kiknadze I. I., Siirin M. T., Wülker W. 1994. Siberian species of the riihimakiensis group in the genus *Chironomus*. II. Inversion polymorphism and cytophylogeny. Spixiana. Supplement **20**: 115–113.
- Kiknadze I. I., Istomina A., Golygina V., Gunderina L. 2016. Karyotypes of Palearctic and Holarctic Species of the Genus *Chironomus*. Novosibirsk: Academic Publishing House «GEO», 489 p.
- Petrova N. A., Zhironov S. V. 2008. Polytene chromosomes of salivary glands of chironomids (Diptera: Chironomidae) from the Wrangel Island (Russia). Comparative Cytogenetics **2**: 127–130.
- Pinder L. C. V., Reiss F. 1983. The larvae of Chironominae (Diptera, Chironomidae) of the Holarctic Region – Keys and diagnoses. *Entomologica Scandinavica. Supplement* **19**: 293–436.
- Saether O. A. 1980. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). *Entomologica Scandinavica. Supplement* **14**: 1–51.
- Shobanov N. A., Wülker W. F., Kiknadze I. I. 2002. *Chironomus albimaculatus* sp. n. and *C. tricolora* sp. n. (Diptera, Chironomidae) from Polar Russia. Aquatic Insects **24** (3): 169–188.
- Wülker W. 1991. *Chironomus fraternus* n. sp. and *Ch. beljaninae* n. sp., sympatric sibling species in Fennoscandian reservoirs. *Entomologica Fennica* **2**: 97–109.

LARVAL MORPHOLOGY AND KARYOTYPE STRUCTURE
OF *CHIRONOMUS* SP. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)
FROM NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO (RUSSIA)

N. A. Petrova, S. V. Zhiron A. B. Krasheninnikov

Key words: *Chironomus* sp., larvae morphology, karyotype, $2n = 6$, *riihimakiensis* group, Polar area.

SUMMARY

Larval morphology and karyotype characters of *Chironomus* sp. from Yuzhnyi Island of the Novaya Zemlya Archipelago (70°32' N, 55°10' E) are described. This species is close to *Ch. tuvanicus* described from Tuva (Siberia, Russia) and belongs to the *riihimakiensis* group. Its chromosome set is $2n = 6$: AB, CD, FEG, the latter chromosome has derived from joining of the small chromosome G with the arm E and genetic fixation in the karyotype. *Chironomus* sp. has the Arctic distribution, belongs to the *riihimakiensis* group and is a primitive member of the genus.