

КАРИОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОДА  
PROSIMULIUM ROUB. (SIMULIIDAE)  
И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ

Л. А. Чубарева

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

При сравнительно-кариологическом изучении 12 видов мошек рода *Prosimulium* установлено, что виды, относящиеся к группам *hirtipes* и *macropyga*, имеют сходные карิโอтипические характеристики, различаясь в основном степенью пloidности хромосомных наборов. Виды группы *alpestre* обладают своеобразными кариологическими признаками, занимая по этим показателям промежуточное положение между родами *Prosimulium* и *Helodon*; их следует выделить в самостоятельный надвидовой таксон — *Ahaimophaga* Chubareva et Rubzov gen. n. *Prosimulium multicaulis* Rogov кариотипически существенно отличается от остальных видов рода *Prosimulium*, проявляя большее сходство с видами рода *Helodon*, в силу чего должен быть отнесен к последнему.

ВВЕДЕНИЕ

Некоторые роды сем. *Simuliidae* представляются как сборные, и, по мнению систематиков, было бы правильнее разделить их на несколько отдельных родов или подродов. Пока накапливаются дополнительные данные, для отражения естественных группировок видов внутри родов введен термин «группа», название которой дано по типовому виду. Так, род *Prosimulium* поделен на 3 группы: *alpestre* Dor. et Rubz. (6 видов), *macropyga* Lundstr. (6 видов) и *hirtipes* Fries (28 видов).

Данная работа является одним из этапов исследования кариотипических особенностей природных популяций сем. *Simuliidae*; в ее задачу входило изучение карิโอ типов 12 видов рода *Prosimulium*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В таблице даны названия исследованных видов, места их сборов и число изученных особей. На давленных ацето-орсеиновых препаратах изучались метафазные хромосомы делящихся клеток гонад и ганглиев и политенные хромосомы паутиных желез личинок. Сравнение кариотипов проводилось по фотокартам политенных хромосом. Видовая принадлежность установлена по описаниям видов (Рубцов, 1956, 1959—1964; Тертерян, 1968; Попов, 1968).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*P. hirtipes*.  $2n=6$ . В делящихся клетках гонад и ганглиев 3 пары мета- и субметацентрических хромосом. В ядрах паутиных желез в силу полной конъюгации гомологов видны лишь 3 хромосомы (рис. 1, А). Хромосома I маркирована связью с ядрышком (*N*) сильно деспирализованной расширенной зоной (*ER* — Expanded Region) и характерным рисунком терминальных дисков, обозначенным символом 5ДР (5 тонких дисков — пuffed). Хромосома II распознается по пuffedам в средней зоне

Виды, исследованные кариотипически

Названия видов	Группа	Число исследованных особей	Дата и место сбора
<i>P. alpestre</i> Dor. et Rubz.*	<i>alpestre</i>	15	6 VII/72, Саяны, р. Малый Бабик
<i>P. altaicum</i> Rubz.	»	25	4 VIII/74, Тува, р. Хелль-Ежу
<i>P. kamtshaticum</i> Rubz.	»	4	28 VI/67, Камчатка, приток р. Дальней
<i>P. multicaulis</i> Popov	»	32	30 VII/70, Хабаровский край, ручей Соснинский
<i>P. macropyga</i> Lundtsr.*	<i>macropyga</i>	158	24 VII/66, Северное побережье Кольского п-ова, ручей
<i>P. ventosum</i> Rubz.	»	10	17 VI/74, горный ручей, 65 км от Усть-Камчатска
<i>Prosimulium</i> sp.	»	55	2 VII/68, Красноярский край, ручей в окр. Енисейска
<i>P. hirtipes</i> Fries *	<i>hirtipes</i>	30	6 VII/67, Лапландский заповедник, ручей, территория усадьбы
<i>P. luganicum</i> Rubz.	»	30	28 IV/66; 11 V/70, Ленинградская обл., 16 км от Зеленогорска
<i>P. pecticrassum</i> Rubz.	»	34	4 VIII/74, Тува, р. Холль-Ежу
<i>P. pronevitshe</i> Rubz.	»	20	6 VI/68, Армения, Цахкадзор, горный ручей
<i>P. frontatum</i> (- <i>stenopalpis</i> ) Terter.	»	3	11 VI/68, Армения, Апаран, р. Арпа

\* Типичные для группы названия видов.

(*P.*), а хромосома III — по веерообразному концу (*F* — *Fan*). Соотношение длин хромосом в виде неравенства  $I > II > III$ . Центромерные районы политенных хромосом морфологически не выражены.

*P. luganicum*.  $2n=6$  (рис. 1, Б). Кариотипически сходен с *P. hirtipes*. Отличается рисунком дисков в участке, прилегающем к *ER* хромосомы I, степенью распуфленности (*PP*) и последовательностью дисков дистальных зон хромосомы II.

*P. pronevitshe*.  $2n=6$ . Кариотипические признаки сходны с *P. hirtipes* и *P. luganicum*. Основное отличие — гомозиготные инверсии ( $J_1$  и  $J_2$ ) в хромосоме I (рис. 1, В).

*P. frontatum*. По морфологическим данным, обособленный вид (Тертерян, 1968).  $2n=6$  (рис. 1, Г). *ER* хромосомы I достигает значительных размеров в сравнении с предыдущими таксонами. В хромосоме II отмечен большой пуффированный участок (*PPP*), образующий деспирализованную область, что отличает данный кариотип от остальных из группы *hirtipes*. Сравнение рисунков дисков одноименных хромосом *P. frontatum* и трех предыдущих видов вскрыло существенные различия, указывающие на генетическую обособленность данного таксона. Каждая из хромосом на значительном протяжении затронута перестройками, лишь дистальные участки остались неизменными и легко идентифицируемыми. На идиограммах (рис. 1, А—Г) одинаковым типом штриха отмечены зоны одноименных хромосом с одинаковым рисунком дисков; видно, что *P. frontatum* обладает более значительными различиями, однако общий план строения кариотипа и сходство основных маркеров подтверждают принадлежность *P. frontatum* к группе *hirtipes*.

*P. pecticrassum* (рис. 2, А). Основная особенность — триплоидная природа генотипа ( $3n=9$ ). В обследованных клетках гонад, ганглиев и паутинных желез обнаружено 9 хромосом, сгруппированных в трех хромосомных комплексах с слабой конъюгацией гомологов. Хромосома I маркирована *ER* и связана с ядрышком (*N*), хромосома II — пуффами (*P*), хромосома III — веерообразным концом (*F*). Поскольку среди 34 особей не было обнаружено ни одного самца, предполагается, что данная популяция размножается партеногенетически.

*P. macropyga* (рис. 2, Б). Все 158 личинок — триплоидные самки ( $3n=9$ ). Гомологи слабо сконъюгированы. Хромосома I имеет *ER* и

связана с *N*, в проксимальной зоне хромосомы II сильно развитый пuffed (*P*), хромосома III с веерообразным концом (Чубарева, 1968).

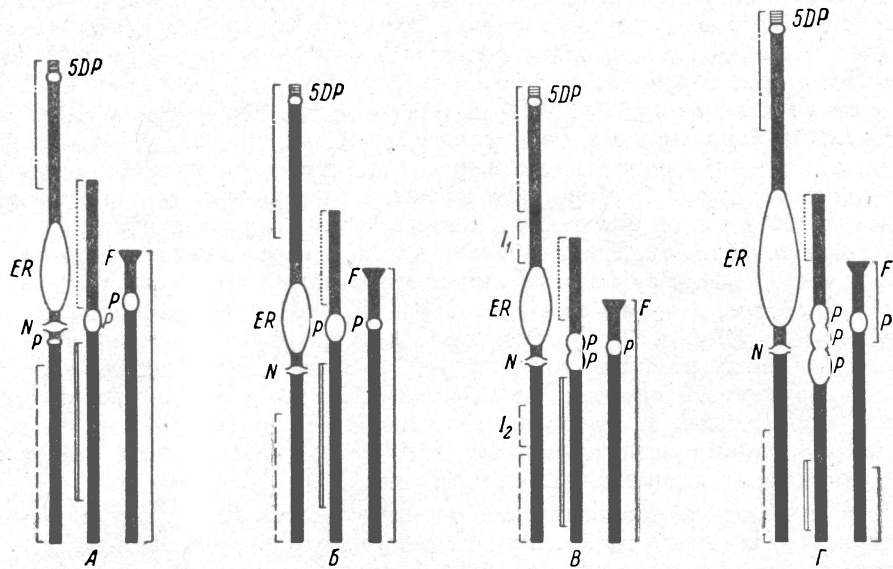


Рис. 1. Идиограммы хромосомных наборов *Prosimulium hirtipes* (А), *P. luganicum* (Б), *P. pronevitshe* (В), *P. frontatum* (Г).

Обозначения на рис. 1—4 и в тексте: *C* — центромера, *P* — пuffed, *N* — область связи с ядрышком, *ER* — расширенная зона, *F* — веерообразный конец хромосомы III, *J*<sub>1</sub> и *J*<sub>2</sub> — инверсии, *5ДР* — 5 тонких дисков — пuffed в теломерной зоне хромосомы I. На рис. 1—3 участки одноименных хромосом с одинаковым диском отмечены одинаковым типом штриха.

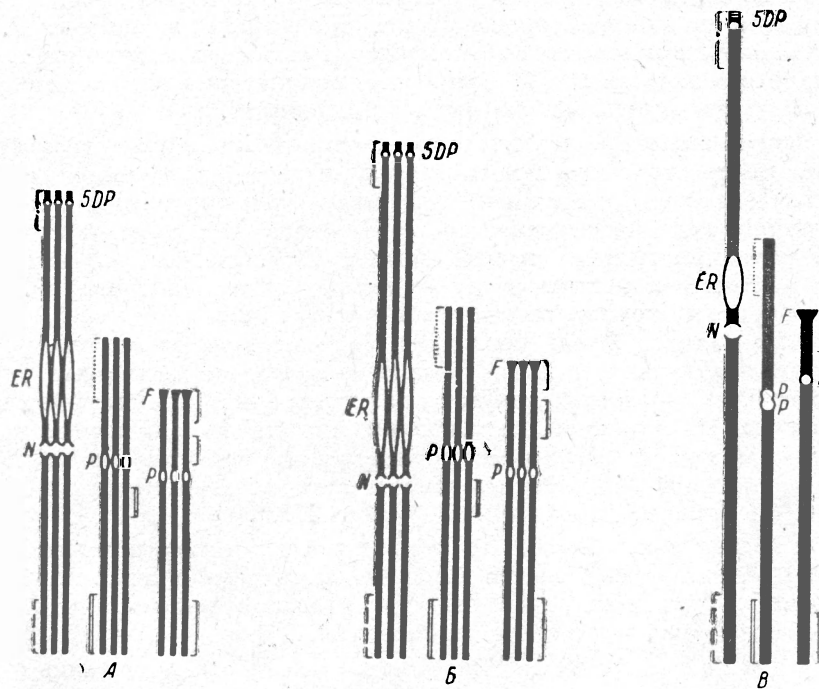


Рис. 2. Идиограммы хромосомных наборов *P. pecticrassum* (А), *Prosimulium* sp. группа *macroptera* (Б), *P. ventosum* (В).

Популяции данного вида из Норвегии были тоже представлены только триплоидными самками (Basgur, Rothfels, 1959). Вместе с тем в ряде водоемов Мурманской обл. и Восточной Сибири обнаружены как самки, так и самцы данного вида (Рубцов, 1956; Усова, 1961). Следовательно, наряду

с триплоидными, вероятно партеногенетическими популяциями, существуют и бисексуальные формы *P. macropyga*.

*P. ventosum*.  $2n=6$  (рис. 2, В). Хотя систематиками отнесен к группе *macropyga*, кариотипически сходен с представителями группы *hirtipes*, отличаясь более слабо развитой политенией и гетерохроматизацией теломерных дисков.

*Prosimulium* sp. (группа *macropyga*). По форме субментума с крупными боковыми и натрое рассеченным срединным зубцами, по рисунку лба и типу вентрального выреза личинки данного сбора отнесены к группе *macropyga*. Морфологические и кариотипические признаки свидетельствуют о явных отличиях этого таксона от всех известных нам видов *Prosimulium*, однако отсутствие в нашем сборе куколок и взрослых особей удерживает нас от описания этого нового вида, названного пока *Prosimulium* sp., группа *macropyga*. Все 55 особей были триплоидными самками ( $3n=9$ , рис. 2, Б). Основные маркерные признаки кариотипа сходны с вышеназванными триплоидами. Различия установлены в хромосомной структуре. Например, от *P. pecticrassum* его отличает иной рисунок дисков проксимальных участков хромосом I, II и III (на рис. 2, А, Б видно, что одноименные хромосомы идентичны только в дистальных зонах, отмеченных одинаковым типом штриха).

Как показал кариологический анализ, среди изученных таксонов, относящихся к роду *Prosimulium*, были обнаружены диплоидные и триплоидные формы, найденные как в группе *hirtipes* (из 5 видов 1 триплоидный) так и в гр. *macropyga* (из 3 исследованных — 2 триплоидных). Различия между видами этих групп сводятся в основном к степени пloidности хромосомных наборов, а остальные кариотипические показатели, характеризующие род *Prosimulium* в целом (рисунок дисков дистальных участков хромосом, ER и N — в хромосоме I, пуффы — в хромосоме II, веерообразный конец хромосомы III) у них сходны (рис. 1, А—Г; рис. 2, А, Б). Заметим, что, по данным Карлсона (Carlsson, 1962), изученный им *P. ursinum* Edw. из группы *macropyga* был представлен тоже только триплоидами, а, по данным Ралчевой (1974), природные популяции 4 видов мошек рода *Prosimulium* из группы *hirtipes* были диплоидными.

В связи с этим можно предположить, что показателем принадлежности того или иного вида к группе *macropyga* является его триплоидная природа. Тем более что у всех исследованных нами триплоидных личинок этой группы намечается сходство морфологических деталей строения. По-видимому, правильнее триплоидный вид *P. pecticrassum* изъять из группы *hirtipes* и поместить в группу *macropyga*, а диплоидный *P. ventosum*, наоборот, из группы *macropyga* в группу *hirtipes*.

*P. alpestre*.  $2n=6$  (рис. 3, А). Гомологичные хромосомы на значительном протяжении плотно сконъюгированы, центромерные районы четко обозначены — в этих локусах хромосомы I и II как бы перетянуты, а хромосома III утолщена, центромеры интенсивно окрашены, по обе стороны от них расположены деспирализованные участки; ядрышко связано с хромосомой III, один из концов которой веерообразной формы. Соотношение длин хромосом типа I > II > III.

*P. altaicum*.  $2n=6$ . По кариотипическим показателям близок к *P. alpestre*, отличаясь большей выраженностью деспирализованных прицентромерных участков, иным рисунком дисков проксимальных зон, а также структурой центромеры хромосомы III (рис. 4, Б).

*P. kamtschaticum*. Ввиду малочисленности сбора определены лишь основные хромосомные маркеры:  $2n=6$ , связь ядрышка с хромосомой III, отчетливость центромерных районов и высокая степень конъюгации гомологов. Тем самым установлено общее сходство с кариотипами двух предыдущих видов.

Как показал цитологический анализ, эти 3 вида из группы *alpestre* по кариотипическим признакам сходны между собой. Всем им свойственна плотная конъюгация гомологов, связь ядрышка с хромосомой III, четкая

выраженность центромерных районов,  $I > II > III$  и расположение маркерного пuffed хромосомы II не в дистальной, как у многих видов мошек, а в проксимальной зоне. Установлено, что каждый таксон обладает видоспецифичными кариотипическими признаками, по которым может быть распознан. Однако самым существенным фактом оказалось то, что кариотипы группы *alpestre* значительно отличались от всех кариотипов рода *Prosimulium* (групп *hirtipes* и *macrocyga*), а это ставило под сомнение обос-

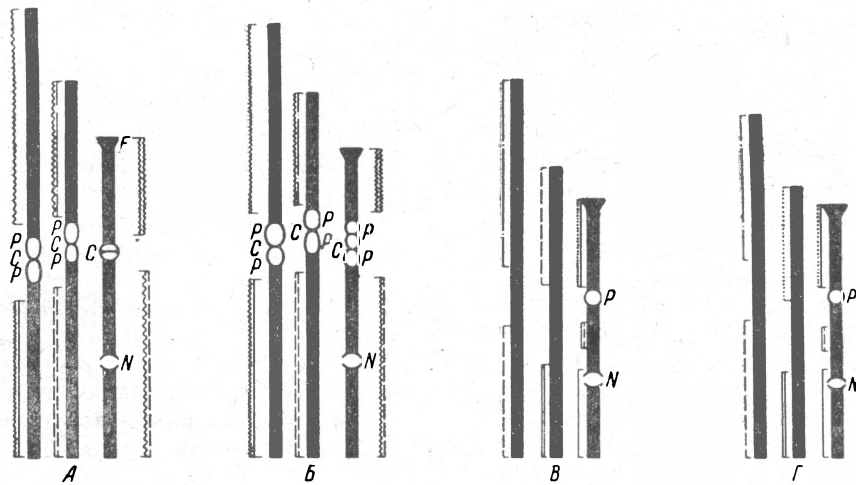


Рис. 3. Идиограммы хромосомных наборов *P. alpestre* (A), *P. altaicum* (B), *P. multicaulis* (B), *Helodon ferrugineus* (Gamma).

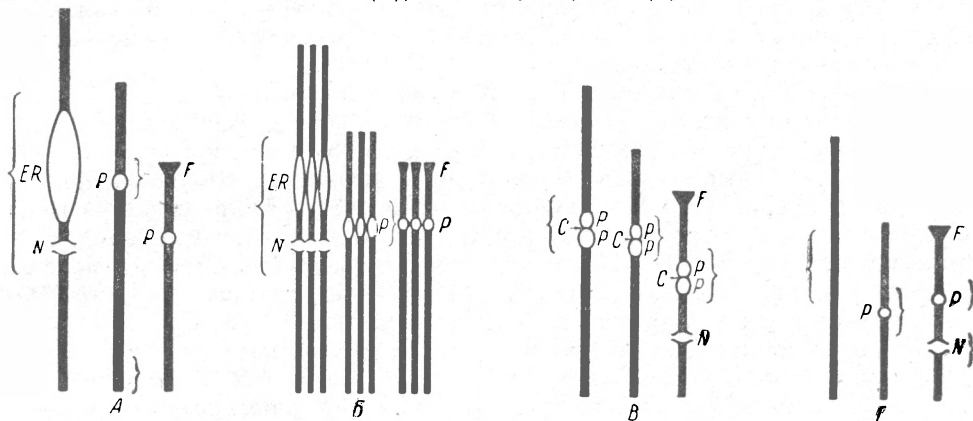


Рис. 4. Схематизированные идиограммы исследованных видов *Prosimulium* групп *hirtipes* (A), *macrocyga* (B), *alpestre* (B) и *Helodon* (Gamma).

Скобками выделены участки хромосом, по которым названные виды в пределах группы различаются между собой. A — *P. hirtipes* (h), *P. luganicum* (h), *P. pronevitshe* (h), *P. frontatum* (h), *P. ventosum* (m); B — *P. macrocyga* (m), *P. pecticrassum* (h), *Prosimulium* sp. (m); B — *P. alpestre* (a), *P. altaicum* (a), *P. kamtschaticum* (a), Gamma — *P. multicaulis*, *H. ferrugineus*, *H. rubicundus*; a, h, \*m — начальные буквы групп, к которым относятся указанные виды.

нованность отнесения группы *alpestre* к данному роду. Действительно, с ядрышком связана у них не хромосома I (как у всех изученных кариотипически видов групп *hirtipes* и *macrocyga*), а хромосома III; хромосома I не имеет ER, столь сильно развитой у представителей двух других групп; центромерные районы хорошо обозначены в отличие от остальных видов рода; наконец, и по рисунку дисков хромосом — признаку, который расценивается как один из основных кариотипических показателей сходств и различий между таксонами, — виды группы *alpestre* существенно отличались от видов группы *hirtipes* и *macrocyga*, не укладываясь в их кариотипические маркерные параметры.

Надо сказать, что положение ядрышкового организатора в той или иной хромосоме является важным показателем, имеющим большую таксономи-

ческую значимость при оценке кариотипических признаков в сем. *Simuliidae*. У разных видов мошек в пределах одного рода единственное в кариотипе ядрышко связано всегда с определенной хромосомой. У большинства видов, и у *Prosimulium* в частности, оно сопряжено с хромосомой I. Локализация ядрышкового организатора у видов группы *alpestre* в хромосоме III — свидетельство существенных кариотипических различий родового ранга. На основе полученных данных виды группы *alpestre* следует выделить в самостоятельный род *Ahaimophaga* Chubareva et Rubzov gen. n., диагноз которого составлен совместно с И. А. Рубцовым.

Род *Ahaimophaga* Chubareva et Rubzov gen. n.

Типовой вид: *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz.

Самка: голова небольшая, составляет около 2/3 диаметра спинки; лоб широкий, его высота примерно равна ширине или превосходит ее в наиболее узкой части не более чем в 1.5 раза; усики тонкие, длинные; ротовые придатки растениеядных видов; мандибулы и максиллы со слабыми щетинковидными выростами вместо зубцов; коготки с относительно крупным зубцом на расширенном основании; брюшко с отчетливо склеротизованными стернитами.

Самец: тело гоностерна широкое, задний край выпуклый; генитальные пластинки короткие, округленные; окраска всего тела черная. Дыхательный орган куколки имеет 30—50 нитей, собранных на 3 удлинненных толстых стебельках. Голова личинки относительно небольшая, ее диаметр около 1/2 диаметра тела посередине; лобный склерит, как и вся голова, затемнен, с неявственными темными пятнами мускулов; средний зубец субментума выступает над краевыми.

Кариотип:  $2n=6$ , плотная конъюгация гомологичных хромосом, с ядрышком связана хромосома III, достоверное различие длин хромосом ( $I > II > III$ ), расположение маркерного пuffed в проксимальном участке хромосомы II, четкая выраженность центромер, ограниченных деспирализованными зонами.

Распространение: Палеарктика и Неарктика.

*P. multicaulis*. История изучения кариотипа данного таксона является еще одним из примеров полезности кариологического метода для систематики. Характерно:  $2n=6$ , плотная конъюгация гомологов, хромосома I без ER, хромосома II с двумя сближенными пuffed, хромосома III маркирована веерообразным концом и связью с N, соотношение длин хромосом по типу  $I > II=III$ , центромеры политенных хромосом морфологически не выражены (рис. 3, B). Эти признаки поражали кариотипическим сходством с родом *Helodon*, включающим в себя всего 2 вида, изученных нами ранее (Чубарева, Петрова, 1969) и характеризующихся также полной конъюгацией гомологов, отсутствием ER в хромосоме I, связью ядрышка с хромосомой III и соотношением длин хромосом в виде неравенства  $I > II=III$ .

Сходство кариотипов подтвердилось сравнительным анализом рисунка дисков одноименных хромосом *P. multicaulis* и *H. ferrugineus*, результаты которого отражены на идиограммах (рис. 3, B, Г). Таким образом, здесь, как и при изучении группы *alpestre*, обнаружены существенные кариотипические отличия *P. multicaulis* от остальных видов *Prosimulium*. На основе полученных данных предполагается *P. multicaulis* отнести к роду *Helodon*.

Обобщение результатов работы для наглядности представлено на схематизированных идиограммах (рис. 4, A—Г). Видно, что триплоиды найдены как в группе *hirtipes*, так и в группе *macropyga*, что основные хромосомные маркеры в этих группах одинаковы, а различия сводятся лишь к уровню пloidности и степени конъюгации гомологов. Возможно, накопление кариотипических данных по другим видам этих групп приведет к нерациональности разделения рода *Prosimulium* на группы. Кариотип *P. multicaulis* соответствует параметрам кариотипа *Helodon* (рис. 4, Г). Виды группы *alpestre* (рис. 4, B) занимают промежуточное положение между *Prosimulium* и *Helodon*: с *Prosimulium* их объединяет сходство рисунков дисков дистальных участков хромосом и соотношение длин хромосом

в виде I > II > III, а с *Helodon* — связь с ядрышком хромосомы III и отсутствие ER в хромосоме I. На основе полученных данных трудно согласиться с Петерсоном (Peterson, 1970), включившим виды группы *alpestre* в род *Helodon*.

#### ВЫВОДЫ

1. Среди видов групп *hirtipes* и *macropyga* обнаружены триплоидные, по-видимому партеногенетические популяции. Кариотипические различия между видами этих групп незначительны и сводятся в основном к уровню плоидности хромосомных наборов и степени конъюгации гомологов, тогда как основные хромосомные маркеры у них сходны.

2. Виды группы *alpestre* кариотипически существенно отличаются от видов групп *hirtipes* и *macropyga*, их следует выделить в самостоятельный род *Ahaimophaga* Chubareva et Rubzov gen. n., который по своим кариотипическим признакам занимает промежуточное положение между *Prosimulium* и *Helodon*, тяготея к последнему.

3. *P. multicaulis*, кариотипически отличный от остальных видов *Prosimulium* и сходный с видами *Helodon*, должен быть отнесен к *Helodon*.

Выражаю глубокую благодарность сотрудникам ЗИН АН СССР И. В. Пановой, И. С. Даревскому и П. П. Стрелкову, а также В. Д. Попову и С. А. Горшкову за сбор и предоставление материала для кариологического анализа. Я особо признательна проф. И. А. Рубцову за помощь в работе и ценные консультации.

#### Л и т е р а т у р а

- П о п о в В. Д. 1968. Новый вид мошек рода *Prosimulium* Roub. (Simuliidae, Diptera) фауны СССР. Паразитол., 2 (5) : 444—447.
- Р а л ч е в а Н. М. 1974. Кариотипические особенности на 4 вида зли мухи от рода *Prosimulium* сем. Simuliidae. Генетика и селекция, 7 (1) : 61—76.
- Р у б ц о в И. А. 1956. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. 6 (6), Мошки. М.—Л.
- Р у б ц о в И. А. (Rubzov I. A.) 1959—1964. Simuliidae (Melusiidae). In Lindner: Die Fliegen der Palearktischen Region, Bd. 3 (4) : 1—689.
- Т е р т е р я н А. Е. 1968. Фауна Армянской ССР. Насекомые двукрылые. Мошки. Изд. АН АрмССР, Ереван : 1—271.
- У с о в а З. В. 1961. Фауна мошек Карелии и Мурманской области. Изд. АН СССР. М.—Л. : 1—286.
- Ч у б а р е в а Л. А. 1968. Триплоидия в природных популяциях мошек. Цитология, 10 (6) : 750—754.
- Ч у б а р е в а Л. А., П е т р о в а Н. А. 1969. Кариотипические особенности мошки *Helodon ferrugineus* и некоторые вопросы систематики. Цитология, 11 (2) : 234—241.
- В а с р у р Р. К., R o t h f e l s К. Н. 1959. Triploidy in natural populations of the black fly *Cnephia mutata* Mall. Canad. J. Zool. 37 (4) : 571—589.
- С a r l s s o n G. 1962. Studies on Scandinavian black flies (Fam. Simuliidae Latr.). Opusc. Entomol., suppl. 21 : 265—268.
- P e t e r s o n В. V. 1970. The *Prosimulium* of Canada and Alaska (Diptera, Simuliidae). : 1—216.

#### KARYOTYPICAL PECULIARITIES OF THE GENUS PROSIMULIUM ROUB. (SIMULIIDAE) AND PROBLEMS OF TAXONOMY

L. A. Chubareva

#### S U M M A R Y

A comparative-karyological study of 12 species of black flies of the genus *Prosimulium* was carried out. Species referring to the groups *hirtipes* and *macropyga* have similar karyotypical characteristics differing in general in the degree of ploidy of chromosomal sets. Species which form the group *alpestre* possess peculiar karyological characters occupying due to this an intermediate position between the genera *Prosimulium* and *Helodon*. They should be separated into a distinct superspecies taxon, *Ahaimophaga* Chubareva et Rubzov gen. n. *P. multicaulis* differs karyotypically from other species of the genus *Prosimulium* but displays a great resemblance to species of *Helodon*; due to this it should be assigned to the latter.