

ОТДЕЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ

УДК 595.77:575.22+504.064.36

Генотипическая изменчивость *Chironomus behningi* Goetgh (Diptera, Chironomidae)

А. Ж. РАКИШЕВА

Институт зоологии и генофонда животных МН-АН РК,
480060 Академгородок, Алматы, Казахстан

АННОТАЦИЯ

Проведен анализ данных генотипической изменчивости хирономиды *Chironomus behningi* Goetgh. (Diptera, Chironomidae) в зависимости от экологических факторов среды. При изучении внутривидовой генотипической изменчивости *Ch. behningi*, как наиболее распространенного и массового вида в оз. Балхаш (Казахстан), обнаружена сопряженность изменения частот отдельных зиготических комбинаций последовательностей дисков с такими экологическими факторами, как глубина и уровень минерализации. Показано отсутствие достоверной зависимости частот зиготических комбинаций и хромосом от типа донных отложений.

В популяционных исследованиях хирономид особую значимость имеют характеристики цитогенетической структуры видов, позволяющие оценить межпопуляционные взаимоотношения и внутривидовую изменчивость. В условиях уникального пресноводно-солончатого оз. Балхаш проведен анализ внутривидовой генотипической изменчивости в зависимости от условий мест обитания для самого распространенного и массового вида – *Chironomus behningi* Goetghebuer. Эти исследования особенно интересны, с одной стороны, в связи с тем, что этот вид обнаружен только в Казахстане и встречен лишь в пресных и солоноватых водоемах бассейна Аральского моря и в Капчагайском водохранилище [1–3], с другой – отсутствием литературных сведений по экологии этого вида. В ранних работах нами изучена цитогенетическая структура кариотипа: установлены спектр и частоты встречаемости гомо- и гетерозигот, выявлен уровень хромосомного полиморфизма и типы хромосомных перестро-

ек, представляющие начальный этап для проведения экологического мониторинга хирономид Балхашского бассейна [4–8]. На основании имеющихся данных предпринята попытка анализа внутривидовой изменчивости генотипа от некоторых абиотических факторов среды, таких как глубина, тип грунта и уровень минерализации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор личинок IV возраста на оз. Балхаш проводили в весенне-летний период 1986–1993 гг. по сетке 38 станций с учетом деления озера на 8 районов. Материал обрабатывали согласно общепринятым методикам [9–11]. Гидрологические и гидрохимические наблюдения проводились на каждой станции, также были использованы дополнительные данные [12, 13]. При изучении внутривидовой цитогенетической изменчивости использованы методы непа-

раметрической статистики: определение ранговой корреляции Спирмена [14, 15], критерий медианы, серийный критерий Вальда-Вольфовица и различие средних значений при двух возможных состояниях объекта по методу Манна-Вилкоксона-Уитни [16, 17]. Уровень инверсионного полиморфизма охарактеризован двумя показателями: числом гетерозиготных инверсий на особь (NHI) и долей личинок с гетерозиготными инверсиями (NHL). Обработано 43 пробы с 21 станции, всего 1122 исследованных личинок [7].

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

При сравнительно низкой солености воды в условиях засушливого пустынного климата, что отмечено Л. С. Бергом как "географический парадокс", оз. Балхаш отличаются ярко выраженная неоднородность ионного состава воды и закономерное повышение ее минерализации с запада на восток. Климат резко континентальный, характеризующийся большими колебаниями годовых и суточных температур. По морфологическим особенностям котловины, гидрохимическим, гидрологическим характеристикам и другим признакам озеро подразделяется на 8 районов [18].

I район охватывает пресноводную юго-западную часть озера. Средняя глубина 4,88 м, максимальная – 7,0 м. В период исследований: рН воды 8,2; содержание растворенного кислорода в среднем 7,7 мг/л; ионный состав воды сульфатный натриевой группы второго типа со средним значением минерализации 1400 мг/л. Дно в открытой части представлено серыми и песчаными илами, в заливах и бухтах преобладают темно-серые илы с растительными остатками.

II район. Средняя глубина района 2,5 м, максимальная – 6,0 м. Показатели рН воды – 8,3, кислорода – 7,9 мг/л. По классификации вода станций района относилась к сульфатному классу натриевой группы второго типа. Уровень минерализации в среднем составлял 1500 мг/л. В открытой части также преобладали серые и песчаные илистые грунты, в заливах и в прибрежном мелководье – темно-серые илы со значительной примесью детрита.

III район. Средние глубины 3,5–4,0 м, максимальная – 5,0 м. Вода станций района имела

рН 8,3, содержание растворенного кислорода 7,9 мг/л, степень минерализации района 2200 мг/л. По ионному составу вода относилась к сульфатному классу натриевой группы второго типа. Типы грунта сходны с двумя предыдущими районами.

IV район. Глубины до 13,5 м, рН воды 8,4, содержание кислорода 8,3 мг/л. Среднее значение минерализации – 2500 мг/л. По классификации вода станций относилась к сульфатному классу натриевой группы второго типа. Грунт представлен в основном темно-серыми илами с большим количеством детрита.

V район "открывает" восточную солоноватоводную часть озера. Средняя глубина 5,5 м. Вода имела рН 8,4 с содержанием растворенного кислорода 7,9 мг/л и средним значением минерализации 3100 мг/л, по ионному составу относилась к сульфатному классу натриевой группы второго типа. Преобладали серые и песчаные илы.

VI район. Максимальная глубина 8,8 м. Активная реакция воды – 8,5, содержание кислорода 7,6 мг/л. Уровень минерализации в среднем 3200 мг/л. Вода относилась к сульфатному классу натриевой группы второго типа. Донные отложения представлены в основном серыми илами.

VII район. Максимальная глубина 14 м. Показатели рН воды 8,6, кислорода – 7,9 мг/л. Вода станций района по ионному составу относилась к хлоридному классу натриевой группы второго типа. Уровень минерализации в среднем составлял 4500 мг/л. Встречались серые, песчаные и доломитовые илы.

VIII район. Средняя глубина 12,3 м, максимальная – 26,5 м, рН воды 8,9, содержание кислорода 7,4 мг/л. Среднее значение минерализации 5800 мг/л. По ионному составу вода относилась к сульфатному классу натриевой группы второго типа. Грунты представлены преимущественно доломитовыми илами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Статистические связи частот зиготических комбинаций, В-хромосом между собой. По данным 1986–1993 гг. вычислены средние частоты встречаемости зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности, пределы их колебаний, коэффициенты ва-

Т а б л и ц а 1

Статистические показатели частот встречаемости зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности *Ch.behningi* для двух районов оз. Балхаш (1986–1993 гг.)

Показатель	Частоты						
	B1.2	B2.2	C1.2	D1.2	В-хр.	NHL	NHI
I западный район							
M ± m	0,06 ± 0,023	0,01 ± 0,005	0,02 ± 0,005	0,03 ± 0,007	0,13 ± 0,05	0,01 ± 0,08	0,01 ± 0,005
lim	0–0,22	0–0,04	0–0,08	0–0,031	0–0,02	0–0,02	
Cv	130,9	170,8	159,8	107,8	93,2	116,9	115,7
VIII восточный район							
M ± m	0,17 ± 0,05	0,06 ± 0,01	0,01 ± 0,005	0,01 ± 0,005	0,14 ± 0,03	0,00	0,00
lim	0,02–0,32	0,02–0,10	0–0,03	0–0,02	0,05–0,22	0–0,01	0–0,01
Cv	124,8	94,3	173,2	141,4	89,0	113,1	90,0

Примечание. M ± m – средняя и ошибка средней, lim – пределы колебаний значений, Cv – коэффициент вариации. Здесь и далее: NHL – среднее число гетерозиготных личинок, NHI – среднее число гетерозиготных инверсий на особь.

риации, изучена корреляционная структура, а также выполнены расчеты по выяснению различий в средних тенденциях. В табл. 1 представлены данные статистических показателей частот встречаемости зиготических комбинаций, В-хромосом и показателей гетерозиготности *Ch.behningi* в период исследований на оз. Балхаш. В качестве наиболее показательных в таблицу отобраны крайние районы озера – I из западной пресноводной части и VIII из восточной солоноватоводной. Сравнительный анализ частот встречаемости последовательностей дисков показал, что самой распространенной последовательностью по всей акватории озера оказалась beh B1.2. Это достоверно по критерию Манна-Вилкоксона-Уитни ($p < 0,05$) [16]. Полученные данные свидетельствуют о достоверных различиях частот встречаемости исследованных вариантов в озере. Так, в западной части доминировала В-хромосома ($0,13 \pm 0,05$; $p < 0,05$), в восточной – beh B1.2 ($0,17 \pm 0,05$; $p < 0,05$).

Используя серийный критерий Вальда-Вольфовица [16], определены различия по присутствию зиготических комбинаций и В-хромосом на всех станциях озера. Достоверные различия ($p < 0,05$) обнаружены для большинства станций Западного и Восточного Балхаша. Станции IV, VIII районов и отдельные станции III (ст. 13, 17) и VI (ст. 12, 21) районов озера по наличию зиготических комбинаций и В-хромосом не отличались между собой. Приведенные в табл. 2 данные о частотах зиготических комбинаций полиморфных плеч, В-хромосом и показателей гетерозиготности в разных райо-

нах оз. Балхаш в 1993 г. показывают максимальные из средних значений частот встречаемости. В целом по озеру наиболее часто встречалась В-хромосома ($0,19 \pm 0,009$; $p < 0,05$), субдоминировала последовательность beh B1.2 ($0,10 \pm 0,02$; $p < 0,05$). Наибольшая гетерозиготность наблюдалась в 1987, 1989 и 1993 гг. в I районе. В результате анализа обнаружено, что среднее число гетерозиготных личинок (NHL) и среднее число гетерозиготных инверсий на особь (NHI) в западной части оз. Балхаш выше, чем в восточной ($p < 0,05$).

Сравнение анализируемых характеристик по вариабельности частот в период наших исследований показало, что по высоким коэффициентам вариации выделялись гетерозиготные последовательности beh B1.2, beh C1.2, beh D1.2 и beh F1.2. Меньшая вариабельность частоты В-хромосомы показывает ее как более стабильную характеристику генома в годы наблюдений. Незначительная вариабельность отмечена для частот встречаемости гетерозиготных личинок и среднего числа гетерозиготных инверсий на особь.

Для выяснения сопряженности между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом и показателей гетерозиготности проведен корреляционный анализ путем определения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена [15]. По результатам анализа в период исследований обнаружена сопряженность изменения большинства частот (табл. 3). На примере I западного района оз. Балхаш прослежена зависимость изменений частот последовательностей дисков полиморфных плеч В, С, D и F, а также В-хромосом между собой. Показано, что уро-

Т а б л и ц а 2

**Статистические показатели частот зиготических комбинаций,
В-хромосом, показателей гетерозиготности по районам оз. Балхаш в 1993 г.**

Район	B1.2	B2.2	C1.2	D1.2	F1.2	B-хр.	NHL	NHI
I	$\frac{0,03 \pm 0,001}{0-0,12}$ (200,0)	0	$\frac{0,03 \pm 0,003}{0-0,12}$ (200,0)	$\frac{0,03 \pm 0,006}{0-0,12}$ (200,0)	0	$\frac{0,15 \pm 0,12}{0-0,50}$ (155,7)	$\frac{0,08 \pm 0,008}{0-0,33}$ (200,0)	$\frac{0,08 \pm 0,008}{0-0,33}$ (200,0)
II	$\frac{0,08 \pm 0,004}{0-0,25}$ (173,0)	0	0	0	0	$\frac{0,3 \pm 0,004}{0-0,66}$ (109,8)	$\frac{0,17 \pm 0,1}{0-0,5}$ (173,2)	$\frac{0,17 \pm 0,1}{0-0,5}$ (173,2)
III	0	0	0	$\frac{0,13 \pm 0,001}{0-0,13}$	0	0	$\frac{0,12 \pm 0,001}{0-0,19}$	$\frac{0,12 \pm 0,001}{0-0,19}$
IV	$\frac{0,21 \pm 0,03}{0,18 \pm 0,23}$ (172,0)	$\frac{0,06 \pm 0,006}{0-0,12}$ (141,0)	$\frac{0,03 \pm 0,005}{0-0,6}$ (141,0)	$\frac{0,12 \pm 0,001}{0-0,12}$ (0)	$\frac{0,03 \pm 0,006}{0-0,06}$ (141,5)	$\frac{0,17 \pm 0,006}{0,12-0,23}$ (44,4)	$\frac{0,48 \pm 0,01}{0,41-0,55}$ (20,6)	$\frac{0,48 \pm 0,01}{0,41-0,55}$ (20,6)
V	$\frac{0,39 \pm 0,03}{0-1,0}$ (137,2)	0	0	0	0	$\frac{0,08 \pm 0,004}{0-0,25}$ (173,2)	$\frac{0,39 \pm 0,009}{0-1,0}$ (138,9)	$\frac{0,39 \pm 0,009}{0-1,0}$ (138,9)
VI	$\frac{0,04 \pm 0,001}{0-0,12}$ (173,2)	0	$\frac{0,06 \pm 0,008}{0-0,25}$ (200,0)	$\frac{0,08 \pm 0,006}{0-0,19}$ (121,2)	0	$\frac{0,15 \pm 0,06}{0-0,25}$ (76,6)	$\frac{0,18 \pm 0,008}{0-0,25}$ (67,1)	$\frac{0,18 \pm 0,008}{0-0,25}$ (67,1)
VII	0	0	0	0	0	$\frac{0,16 \pm 0,001}{0-0,18}$	0	0
VIII	$\frac{0,06 \pm 0,007}{0,02-0,10}$ (71,3)	$\frac{0}{0-0,01}$ (173,2)	$\frac{0,01 \pm 0,005}{0-0,03}$ (114,5)	0	$\frac{0,01 \pm 0,005}{0-0,03}$ (173,2)	$\frac{0,09 \pm 0,002}{0,05-0,12}$ (40,6)	$\frac{0,13 \pm 0,01}{0,04-0,24}$ (81,0)	$\frac{0,13 \pm 0,01}{0,04-0,24}$ (81,0)
Западный Балхаш	$\frac{0,08 \pm 0,005}{0-0,25}$ (115,9)	$\frac{0,01 \pm 0,01}{0-0,06}$ (200,0)	$\frac{0,02 \pm 0,007}{0-0,12}$ (85,7)	$\frac{0,09 \pm 0,008}{0,03-0,13}$ (50,5)	$\frac{0,01 \pm 0,008}{0-0,03}$ (200,0)	$\frac{0,25 \pm 0,01}{0,15-0,23}$ (42,5)	$\frac{0,21 \pm 0,01}{0-0,55}$ (85,9)	$\frac{0,23 \pm 0,009}{0-0,75}$ (77,5)
Восточный Балхаш	$\frac{0,12 \pm 0,009}{0-0,10}$ (147,0)	$\frac{0}{0-0,01}$ (173,2)	$\frac{0,02 \pm 0,01}{0-0,01}$ (164,1)	$\frac{0,02 \pm 0,005}{0-0,19}$ (200,0)	$\frac{0}{0-0,01}$ (200,0)	$\frac{0,12 \pm 0,01}{0-0,25}$ (34,0)	$\frac{0,17 \pm 0,01}{0-1,0}$ (92,7)	$\frac{0,17 \pm 0,01}{0-1,0}$ (92,7)
В целом по озеру	$\frac{0,10 \pm 0,02}{0-1,0}$ (28,3)	$\frac{0}{0-0,01}$ (141,2)	$\frac{0,02 \pm 0,01}{0-0,25}$ (157,0)	$\frac{0,05 \pm 0,009}{0-0,13}$ (90,0)	$\frac{0}{0-0,01}$ (141,2)	$\frac{0,19 \pm 0,009}{0-0,50}$ (49,7)	$\frac{0,19 \pm 0,005}{0-0,50}$ (14,9)	$\frac{0,19 \pm 0,005}{0-0,55}$ (14,9)

П р и м е ч а н и е. Над чертой – $M \pm m$, под чертой – \lim , в скобках – C_v .

вень изменений частоты beh B1.2 был достоверно повышенным. Коэффициент корреляции колебался от 0,750 до 0,964 ($p < 0,05$). Для некоторых случаев определены коэффициенты корреляции при $p < 0,01$. Так, наблюдалась по-

ложительная взаимосвязь между изменениями частот beh B1.2 и beh B2.2, а также корреляционная зависимость между изменением частоты встречаемости последовательности beh D1.2 и встречаемостью В-хромосомы. Таким образом, по предварительному анализу в годы исследований подтверждена взаимосвязь изменений частот гетеро- и гомозигот.

На основе данных 1993 г. более углубленно изучена корреляционная структура частот встречаемости зиготических комбинаций, В-хромосом и показателей гетерозиготности *Ch.behningi* в разных районах оз. Балхаш. В табл. 4 приведены коэффициенты корреляции между частотами встречаемости в Западном и Восточном Балхаше. При анализе полученных данных выявлена достоверная зависимость показателей гетерозиготности (NHL и NHI) и всех частот встречаемости зиготических комбинаций в за-

Т а б л и ц а 3
Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена частот зиготических комбинаций и В-хромосом между собой для I района оз. Балхаш за 1986–1993 гг.

	Частоты встречаемости				
	B2.2	C1.2	D1.2	F1.2	B-хр.
B1.2	0,857**	0,750*	0,678*	0,750*	0,178
B2.2		0,964**	0,750*	0,890**	0,250
C1.2			0,285	0,857**	0,214
D1.2				0,714*	0,714*
F1.2					0,214

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее звездочками отмечены достоверные коэффициенты корреляции: ** – при $p < 0,01$, * – при $p < 0,05$.

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом и показателей гетерозиготности в разных районах Западного и Восточного Балхаша в 1993 г.

		Частоты встречаемости						
Западный Балхаш		B2.2	C1.2	D1.2	F1.2	В-хр.	NHL	NHI
B1.2		0,721*	0,951**	0,927**	0,309	0,290	0,987**	0,980**
B2.2			0,575*	0,745**	0,980**	0,380	0,757**	0,721*
C1.2				0,878**	0,636*	0,248	0,915**	0,951**
D1.2					0,587*	0,406	0,903**	0,927**
F1.2						0,381	0,757**	0,721*
В-хр.							0,284	0,297
NHL								0,975**
Восточный Балхаш		B2.2	C1.2	D1.2	F1.2	В-хр.	NHL	NHI
B1.2		0,070	0,236	0,372	0,409	0,454	0,527*	0,527*
B2.2			0,763**	0,754**	0,964**	0,300	-0,090	-0,090
C1.2				0,564*	0,745**	0,300	0,109	0,109
D1.2					0,718**	0,627*	0,100	0,100
F1.2						0,345	-0,027	-0,027
В-хр.							-0,036	-0,036
NHL								0,285

падных районах. Наибольшее влияние на гетерозиготность в этой части озера оказывают изменения частот beh B1.2, beh C1.2 и beh D1.2 при $p < 0,01$. Напротив, в восточной части не обнаружено достоверных взаимосвязей частот. Однако при $p < 0,05$ связанными оказались изменения частоты встречаемости beh B1.2 с показателями гетерозиготности.

В целом, следует отметить положительную связь частот гомо- и гетерозигот по инверсиям между собой в разных районах озера. Коэффициент корреляции варьировал от 0,564 до 0,721 при 5 % уровне значимости. При $p < 0,01$ выявлены коэффициенты ранговой корреляции в пределах 0,745–0,980.

Наглядна сопряженность варьирования частот гомозиготы плеча В и гетерозиготы плеча F, раскрывшаяся при анализе встречаемости в разных районах. Полученный коэффициент корреляции превосходил критические значения уровня значимости (0,980 при $p < 0,01$). Обнаружено также существование отрицательной взаимосвязи частоты В-хромосомы и частоты гетерозиготы B1.2 ($p < 0,05$).

Статистические связи между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом и экологическими условиями мест обитания *Ch. behningi*. Для выяснения корреляционных связей генотипической изменчивости *Ch. behningi* с условиями среды обитания в оз. Балхаш вы-

браны следующие характеристики: глубина, тип грунта, уровень минерализации.

Глубина. Предварительный статистический анализ выявил, что наиболее показательное деление глубин на диапазоны (0,5–1,9; 2,0–3,4; 3,5–6,4; > 6,5 м) по всей акватории озера. В табл. 5 представлены коэффициенты ранговой корреляции между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности и диапазонами глубин по материалам исследований 1993 г. Проведенный анализ показал достоверную положительную зависимость изменений частоты встречаемости beh C1.2 от глубины в диапазоне 0,5–1,9 м ($p < 0,01$). В диапазоне глубин 3,5–6,4 м выявлена сопряженность изменения частоты встречаемости В-хромосомы при $p < 0,05$. В других диапазонах глубин достоверно значимых корреляций не обнаружено. Статистические исследования зависимостей частот зиготических комбинаций и В-хромосом от средних глубин западных и восточных районов озера продемонстрировали положительную корреляцию частоты beh B1.2 на глубинах Восточного Балхаша, где средние ее значения составляли 7,5 м (табл. 6). Определена тенденция связи частоты beh B2.2 с большими глубинами в восточной части озера. В западной части статистически достоверных корреляций не обнаружено, однако все коэффициенты корреляции положительны, что свидетельству-

Т а б л и ц а 5

Коэффициенты корреляции между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности и диапазонами глубин (1993 г.)

Диапазоны глубин, м	Частоты встречаемости							
	B1.2	B2.2	C1.2	D1.2	F1.2	В-хр.	NHL	NHI
0,5–1,9	0,543	0,257	0,943**	0,543	0,200	0,085	0,542	0,542
2,0–3,4	0,028	0	-0,143	0	0,028	0,714	-0,143	-0,143
3,5–6,4	0	0	0,800*	0,400	0	0,800*	-0,200	-0,200
6,5	-0,500	0,600	0,600	0,200	0	-0,300	-0,500	-0,500

Т а б л и ц а 6

Коэффициенты корреляции между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности и средними значениями глубин западных (2,3 м) и восточных (7,5 м) районов оз. Балхаш (1993 г.)

Район	Частоты встречаемости							
	B1.2	B2.2	C1.2	D1.2	F1.2	В-хр.	NHL	NHI
Западный Балхаш	0,163	0,187	0,381	0,066	0,066	0,224	0,103	0,103
Восточный Балхаш	0,536*	0,445	0,045	0,372	0,354	-0,154	0,027	0,027

Т а б л и ц а 7

Коэффициенты корреляции между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности и уровнем минерализации районов Западного и Восточного Балхаша (1993 г.)

Район	Частоты встречаемости							
	B1.2	B2.2	C1.2	D1.2	F1.2	В-хр.	NHL	NHI
Западный Балхаш	0,381	0,151	0,309	0,210	-0,260	-0,006	0,406	0,381
Восточный Балхаш	0,070	0,736**	0,427	0,445	0,709**	0,245	-0,218	-0,218

ет о существовании некоторой связи между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности и глубинами Западного Балхаша.

Минерализация. Данные корреляции между исследованными вариантами и уровнем минерализации воды в пресноводных западных и солоноватоводных восточных районах озера приведены в табл. 7. При анализе ранговой корреляции между частотами зиготических комбинаций, В-хромосом и уровнем минерализации воды получены статистически достоверные результаты. Они показывают, что изменения частот встречаемости последовательностей beh B2.2 и beh F1.2 достоверно связаны со степенью минерализации воды ($p < 0,01$). Средние значения минерализации воды в этой части озера изменялись в пределах 3100–5800 мг/л. Прослежена тенденция изменений частот гетерозигот beh C1.2 и beh D1.2 в восточной, более минерализованной части озера. Частоты встречаемости последовательностей beh B2.2 и beh F1.2 увеличивались с ростом минерализации ($p < 0,01$). В Западном Балхаше на частоты зиготических комбинаций и В-хромосом степень

минерализации воды не оказывала существенного влияния. Однако тенденция сопряженности изменений показателей гетерозиготности с минерализацией в западной пресноводной части озера была выявлена (см. табл. 7).

При выяснении корреляционных связей частот зиготических комбинаций, В-хромосом, показателей гетерозиготности в разных районах оз. Балхаш также использовали анализ медианы минерализации воды в западной и восточной частях. Для этого полученный ряд значений минерализации разделили на две равные части таким образом, чтобы по обе стороны от медианы располагалось одинаковое число вариантов. Метод "выше и ниже медианы" показал более удачное деление степени минерализации воды Западного и Восточного Балхаша и позволил учесть связи, оказавшиеся скрытыми при простом делении акватории озера на пресную западную и солоноватую восточную. Критерий медианы выявил статистическую достоверность различий NHL и NHI ниже и выше медианы в западной части, значения минерализации которой находились на уровне 1640 мг/л. Для восточной части, значения медианы кото-

рой составляли 3230 мг/л, достоверных зависимостей не обнаружено.

Грунт. Проведенный корреляционный анализ показал отсутствие достоверной зависимости частот всех зиготических комбинаций, В-хромосом и показателей гетерозиготности от типа грунта. Применение метода Манна-Вилкоксона-Уитни подтвердило вывод о статистической недостоверности связи частот зиготических комбинаций, В-хромосом с типом донных отложений.

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении внутривидовой генотипической изменчивости *Ch.behningi* как наиболее распространенного и массового вида в оз. Балхаш обнаружена сопряженность изменения частот отдельных зиготических комбинаций последовательностей дисков с такими экологическими факторами, как глубина и уровень минерализации. Показано отсутствие достоверной зависимости частот всех зиготических комбинаций и В-хромосом от типа донных отложений.

Установлена статистически достоверная обратная зависимость показателей гетерозиготности (среднего числа гетерозиготных личинок и среднего числа гетерозиготных инверсий на особь) с уровнем минерализации ($p < 0,01$).

С увеличением минерализации наблюдалось уменьшение частот их встречаемости. Наибольшее влияние на показатели гетерозиготности оказывала частота встречаемости beh В1.2. Для нее выявлена отрицательная связь с встречаемостью В-хромосом ($p < 0,05$). Повышенная встречаемость гетерозиготы beh В1.2 и гомозиготы beh В2 в солоноватоводной глубоководной восточной части озера, вероятно, связана с адаптивными возможностями вида в экстремальных условиях.

Присутствие и увеличение частоты встречаемости В-хромосомы на станциях Западного Балхаша, подвергающихся хроническому антропогенному воздействию, могут быть связаны с приспособлением вида к обитанию в загрязненных отходами заливах оз. Балхаш. Обнаруженные различия в частоте встречаемости В-хромосом в разных районах западной пресноводной и восточной солоноватоводной частей оз. Балхаш связаны с особенностями гидро-

логических и гидрохимических условий обитания личинок в этих зонах.

Геномный полиморфизм, представленный наличием добавочной В-хромосомы, более стабилен. В период исследований (1986–1993 гг.) наблюдалось некоторое увеличение средней гетерозиготности у *Ch.behningi*. Наибольшее влияние на показатели гетерозиготности оказывала частота встречаемости beh В1.2. Для нее выявлено существование отрицательной связи с встречаемостью В-хромосом. Это, по-видимому, объясняется тем, что адаптация к антропогенному загрязнению заливов, главным образом Западного Балхаша, у *Ch.behningi* происходит за счет появления и увеличения частоты добавочной В-хромосомы. Как известно [19–21], число особей с В-хромосомами увеличивается с повышением загрязненности водоемов и свидетельствует об ухудшении экологических условий обитания. Многими исследователями [22–26] предполагается, что сохранение В-хромосом в популяции является результатом адапционных преимуществ особей с подобными хромосомами. Вероятно, в оз. Балхаш различия в частоте встречаемости В-хромосом в разных районах западной и восточной частей связаны с особенностями гидрологических и гидрохимических условий обитания личинок в этих зонах, и в первую очередь с загрязнением в районах металлургического и кожевенного заводов, рыбокомбинатов, а также влиянием сбросных вод ТЭЦ.

Можно предположить, что адаптация популяции *Ch.behningi* оз. Балхаш к повышенному уровню минерализации и техногенному загрязнению на хромосомном уровне связана с их высокой гомозиготностью и наличием В-хромосом.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. И. Шилова, *Энтомологическое обозрение*, 1958, **37**: 2, 434–451.
2. С. И. Белянина, Т. А. Колосова, *Цитология*, 1979, **21**: 9, 1103–1105.
3. Б. К. Минсаринова, Хиროномиды Капчагайского водохранилища, Дис. ... канд. биол. наук, М., 1983.
4. А. Ж. Ракишева, И. И. Кикнадзе, С. А. Матмуратов, Проблемы сохранения оз. Балхаш и рациональное использование его сырьевых ресурсов, Матер. конф., Балхаш, 1992, 45–47.
5. И. И. Кикнадзе, О. Е. Лопатин, А. Ж. Ракишева, С. А. Матмуратов, *Сиб. биол. журн.*, 1992, 5, 5–12.

6. А. Ж. Ракишева, С. А. Матмуратов, М. А. Филиппова, О. Е. Лопатин, Зоол. исследования в Казахстане, Алматы, 1993, ч. 2, 307–309.
7. А. Ж. Ракишева, Личинки хирономид трибы *Chironomini* (Diptera, Chironomidae) оз. Балхаш и дельты р. Или: кариология, морфология, особенности экологии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1996.
8. А. Ж. Ракишева, Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. VI Всерос. диптер. симп., СПб, ЗИН РАН, 1997, 110–111.
9. И. И. Кикнадзе, А. И. Шилова и др., Кариотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас, Новосибирск, 1991, 115.
10. Н.-Г. Keyl, I. Keyl, *Arch. Hydrob.*, 1959, **56**: 1/2, 43–57.
11. Н. А. Шобанов, *Цитология*, 1994, **36**: 1, 117–120.
12. С. А. Матмуратов, В. И. Нилов, Б. И. Брагин и др., Отчет Ин-та зоологии АН Каз ССР за 1986–1990 гг., А-Ата, 1990, т. 1, 151, № Госрегр. 0186 0 070736.
13. В. Н. Цой, Н. Б. Воробьева, Э. Н. Григорьева и др., Отчет Балх. отд. КазНИИРХ, Балхаш, 1993, 108.
14. Н. Ф. Лакин, *Биометрия*. М., 1990, 352.
15. Д. Дэвис, *Статистический анализ данных в геологии*, М., Недра, 1, 319.
16. Е. В. Гублер, А. А. Генкин, Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях, Л., 1973, 173.
17. Л. А. Животовский, Популяционная биометрия, Л., 1991, 150.
18. В. Н. Абросов, Озеро Балхаш, М., 1973, 180.
19. Г. Н. Мисейко, И. И. Кикнадзе, Б. К. Минсаринова, *ДАН СССР*, 1971, 3, 709–711.
20. С. И. Белянина, Кариотипический анализ хирономид (*Chironomidae*, Diptera) фауны СССР, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Саратов, 1983, 455.
21. Н. А. Петрова, Л. А. Чубарева, Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. VI Всерос. диптер. симп. СПб, ЗИН РАН, 1997, 94–95.
22. Л. А. Чубарева, *Цитология*, 1974, **16**: 3, 267–280.
23. Т. А. Андропова, Л. И. Белявская, С. И. Белянина и др., Тез. докл. III съезда ВГБО, 1976, 2, 59–61.
24. С. И. Белянина, Ф. Л. Максимова, Н. М. Бухтеева и др., Мотыль-*Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae), М., 1983, 61–95.
25. Б. А. Флеров, Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных, Л., 1989, 139.
26. Н. А. Петрова, *Генетика*, 1991, **27**: 5, 836–848.

Genotypical Diversity of *Chironomus Behningi* Goetgh (Diptera, Chironomidae)

A. ZH. RAKISHEVA

Analysis of data on genotypical diversity of *Chironomus behningi* Goetgh depending on ecological conditions was carried out. When studying the intraspecific genotypical diversity of *Ch. behningi* as the most widespread and mass species in the Lake Balkhash (Kazakhstan), a correlation of the change of frequencies of separate zygotic combinations of band sequences with such ecological factors as the depth and level of mineralization was found. Absence of a significant dependence of frequencies of zygotic combinations and chromosomes on the type of benthic sediments is demonstrated.