

## Хромосомы наездников семейства Braconidae (Hymenoptera)

В.Е. Гохман

## Chromosomes of the family Braconidae (Hymenoptera)

V.E. Gokhman

Ботанический сад Московского государственного университета, Москва, 119992, Россия.  
E-mail: gokhman@bg.msu.ru

**Резюме.** Сделан обзор имеющейся информации о хромосомах сем. Braconidae, включая новые данные о кариотипах следующих видов: *Biosteres blandus* (Haliday) ( $2n = 28$ ), *Psytalia carinata* (Thomson) ( $2n = 38$ ), *Aphaereta tenuicornis* Nixon ( $2n = 34$ ), *Bassus tumidulus* (Nees) ( $2n = 18$ ), *Chelonus cylindrus* (Nees) ( $2n = 12$ ), *Meteorus ictericus* (Nees) ( $2n = 18$ ) и *Microgaster curvicrus* Thomson ( $2n = 18$ ). Гаплоидные числа хромосом браконид могут принимать значения от 3 до 20 с тремя максимумами при  $n = 6, 10$  и  $17$ . В качестве исходного для данной группы наездников предполагается кариотип с  $n = 14–17$  и двуплечими хромосомами. Неоднократная параллельная редукция числа хромосом до  $n = 8–11$  и далее до  $n = 5–7$  имела место в различных филогенетических линиях Braconidae. Хромосомные числа обычно остаются постоянными на родовом уровне, однако в нескольких родах обнаружены виды с отклоняющимися значениями  $n$ . В некоторых из этих таксонов встречаются виды-двойники.

**Ключевые слова.** Hymenoptera, Braconidae, хромосомы, кариотипы.

**Abstract.** All available information on chromosome sets of the family Braconidae is reviewed, including new karyotypic data for the following species: *Biosteres blandus* (Haliday) ( $2n = 28$ ), *Psytalia carinata* (Thomson) ( $2n = 38$ ), *Aphaereta tenuicornis* Nixon ( $2n = 34$ ), *Bassus tumidulus* (Nees) ( $2n = 18$ ), *Chelonus cylindrus* (Nees) ( $2n = 12$ ), *Meteorus ictericus* (Nees) ( $2n = 18$ ) and *Microgaster curvicrus* Thomson ( $2n = 18$ ). The haploid number in the Braconidae ranges from 3 to 20, its distribution having three peaks at  $n = 6, 10$  and  $17$ . A karyotype with  $n = 14–17$  and bi-armed chromosomes is presumed to be initial for the group. Multiple parallel reductions in the chromosome number down to  $n = 8–11$  and further to  $n = 5–7$  occurred in various lineages of the Braconidae. The chromosome number usually remains constant at the genus level, but species with aberrant  $n$  values are found within a few genera. Sibling species are sometimes detected in these taxa.

**Key words.** Hymenoptera, Braconidae, chromosomes, karyotypes.

## Введение

Бракониды — одно из наиболее крупных и таксономически сложных семейств паразитических перепончатокрылых (Тобиас, 1986; Gauld, Bolton, 1988), имеющих важное практическое значение в качестве паразитов многих вредителей сельского и лесного хозяйства (Викторов, 1976;

Quicke, 1997). Однако, несмотря на указанные обстоятельства, хромосомы браконид изучены недостаточно хорошо. Так, в первом обзоре, специально посвященном кариологическому анализу паразитических Hymenoptera (Gokhman, Quicke, 1995), хромосомные числа и другие данные о структуре кариотипа приведены лишь для 20 видов Braconidae. С середины 90-х годов прошлого века также опубликован ряд работ по кариотипам браконид (Гохман, Колесниченко, 1996, 1998а, 1998б; Kitthawee et al., 1999; Quicke, Belshaw, 1999; Gokhman, 2000, 2002; Silva-Junior et al., 2000; Belle et al., 2002; Gokhman, Westendorff, 2003 и др.), в результате которых количество исследованных видов Braconidae превысило 50 (см.: Гохман, 2003). К настоящему времени нами вновь изучены кариотипы нескольких видов браконид. Обобщенные результаты вышеупомянутых исследований приведены ниже.

Данная статья посвящается Владимиру Ивановичу Тобиасу — известному российскому исследователю перепончатокрылых насекомых в связи с его 75-летием.

## Материал и методика

Для выполнения настоящей работы использованы самки наездников, собранные автором в 2003 г. в Ожигово (Нарофоминский район Московской области, 60 км ЮЗ Москвы) и в Ботаническом саду МГУ. Изученный материал определен автором, определения проверены В.И. Тобиасом и С.А. Белокобыльским (Зоологический институт РАН). Исследованные особи хранятся в Зоологическом музее МГУ.

Для приготовления воздушно-сухих препаратов из яичников взрослых самок использовали стандартную методику (Gokhman, Quicke, 1995). Просмотр и фотографирование хромосом проводили на световом микроскопе Zeiss Axioskop 40 FL, снабженном цифровой фотокамерой MRc и программой получения и анализа изображений AxioVision 3.1. Для подсчета числа хромосом обычно использовали не менее 10 митозов с одного препарата, а для получения кариограмм — метафазные пластинки с наилучшей хромосомной морфологией. Для целей классификации автор руководствовался работами Левана с соавторами (Levan et al., 1964) и Имаи с соавторами (Imai et al., 1977), выделяя четыре основных типа хромосом: метацентрические (M), субметацентрические (SM), субтелоцентрические (ST) и акроцентрические (A). Хромосомы диплоидных наборов были объединены в пары, а затем их располагали по группам в порядке убывания длин.

Филогения браконид приведена по работе Даутона с соавторами (Dowton et al., 2002).

Автор искренне признателен В.И. Тобиасу и С.А. Белокобыльскому (Зоологический институт РАН) за проверку определений и консультации по систематике браконид.

## Результаты

### Подсемейство Opiinae

*Biosteres blandus* (Haliday).  $2n = 28$ . Исследован 1 экземпляр из Московской области. У данного вида изучено только число хромосом.

*Psytalia carinata* (Thomson) (рис. 1).  $2n = 38$  (18M + 20SM); NF = 76. Исследованы 2 экземпляра из Москвы. Все хромосомы в наборе отчетливо двуплечие, постепенно убывают по длине.

### Подсемейство Alysiinae

*Aphaereta tenuicornis* Nixon (рис. 2).  $2n = 34$  (24M + 6 SM + 4ST); NF = 68. Изучен 1 экземпляр из Москвы. Все хромосомы в кариотипе двуплечие, метацентрики двух первых пар заметно длиннее остальных.

### Подсемейство Agathidinae

*Bassus tumidulus* (Nees) (рис. 3).  $2n = 18$  (6M + 10SM + 2ST); NF = 36. Исследованы 2 экземпляра из Московской области. Все хромосомы в наборе двуплечие, постепенно убывают по размерам.

### Подсемейство Cheloninae

*Chelonus cylindrus* (Nees).  $2n = 12$ . Изучен 1 экземпляр из Московской области. У этого вида, как и у двух последующих, исследовано только число хромосом.

### Подсемейство Meteorinae

*Meteorus ictericus* (Nees).  $2n = 18$ . Исследован 1 экземпляр из Москвы.

### Подсемейство Microgastrinae

*Microgaster curvicrus* Thomson.  $2n = 18$ . Изучены 2 экземпляра из Московской области.

## Обсуждение

Хромосомы большинства исследованных видов браконид образуют более или менее плавно убывающий размерный ряд, при этом наибольшая и наименьшая пары обычно не более чем вдвое различаются по длине. Исключение составляют лишь многие наездники подсемейства Cheloninae с  $n = 6$  (Гохман, Колесниченко, 1998а), у которых последняя хромосома существенно короче остальных. В кариотипах Braconidae, как и у многих других паразитических перепончатокрылых, преобладают двуплечие хромосомы (Гохман, 2003).

Хромосомные числа браконид могут изменяться в довольно широком диапазоне: от  $n = 3$  у *Aphidius* sp. до  $n = 20$  у *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Gokhman, 2002). Распределение представителей Braconidae по числу хромосом имеет три выраженных максимума:  $n = 6, 10$  и  $17$ , которые соответствуют двум группам видов — с  $n = 4-11$  и  $14-20$  (таблица).

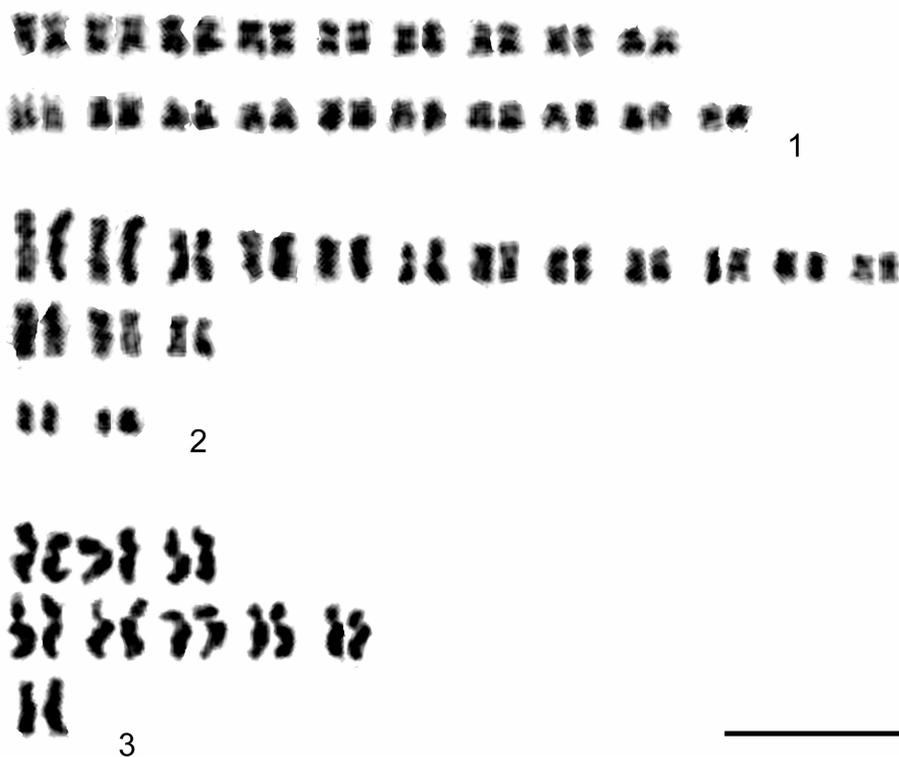


Рис. 1–3. Кариограммы наездников семейства Braconidae. 1— *Psytalia carinata*; 2 — *Aphaereta tenuicornis*; 3 — *Bassus tumidulus*. Масштаб 10 мкм.

## Хромосомные числа наездников различных подсемейств Braconidae.

Подсемейство	Количество изученных видов	Гаплоидные числа хромосом (n)
Doryctinae	1	17
Exothecinae	1	6
Braconinae	5	10
Opiinae	6	14, 17, 19, 20
Alysiinae	6	11, 16, 17
Aphidiinae	18	4–7, 9
Meteorinae	4	8–10
Macrocentrinae	1	14
Charmontinae	1	5, 6
Agathidinae	3	9, 11
Cheloninae	5	6, 7
Microgastrinae	6	9–11
Miracinae	1	10

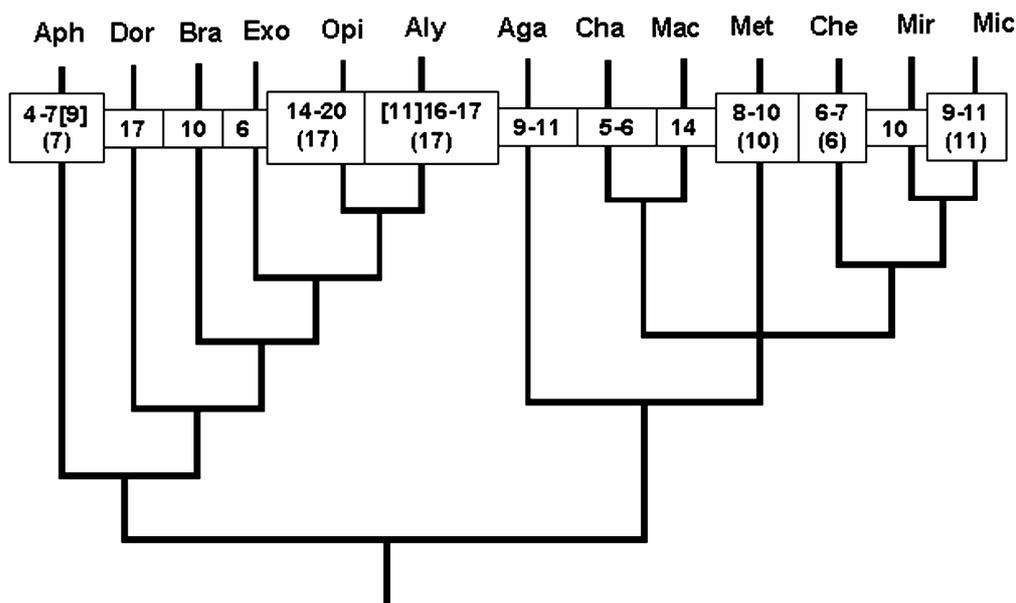
Филогенетический анализ хромосомной изменчивости надсемейства Ichneumonoidea (Gokhman, 2002; Гохман, 2003) показывает, что исходным для него, как и для паразитических перепончатокрылых в целом, следует признать кариотип с  $n = 14–17$  и с преобладанием двуплечих хромосом. Хромосомный набор с подобными характеристиками, очевидно, является исходным и для браконид. В ходе дальнейшей эволюции семейства, как и во многих других группах наездников (см., например: Гохман, 2001), произошло независимое и неоднократное уменьшение хромосомных чисел до  $n = 8–11$  (рис. 4). Эта редукция имела место в обеих основных филогенетических линиях Braconidae — в частности, в подсемействе Braconinae, а также практически во всей «нециклостомной» линии. Дальнейшее уменьшение числа хромосом до  $n = 5–7$  и ниже можно наблюдать у Aphidiinae, Exothecinae, Charmontinae и Cheloninae. Следует также отметить, что указанное уменьшение гаплоидного числа хромосом в некоторых случаях происходит и на более низком таксономическом уровне. Например, несмотря на то, что большинство представителей подсемейства Alysiinae имеют  $n = 16–17$ , у *Alysia manducator* (Panzer)  $n = 11$  (Гохман, Колесниченко, 1998б).

В свете имеющихся результатов интересно обсудить вопрос о таксономическом ранге подсемейства Aphidiinae, которое обычно рассматривается отечественными специалистами в качестве самостоятельного семейства (см., например: Тобиас, 1986). Хотя хромосомные данные скорее предоставляют информацию о гетерогенности того или иного надвидового таксона, чем о его возможном ранге (Гохман, 2003), однако и в этом случае можно сделать некоторые выводы. Как отмечалось выше, исходным для надсемейства Ichneumonoidea считается  $n = 14–17$ . Отсюда следует, что если Aphidiinae (наряду с остальными браконидами и ихневмонидами) отходят отдельной ветвью от общего ствола всех ихневмоноидов (имея при этом ранг семейства), то необходимо допустить глубокую редукцию хромосомных чисел на уровне семейства (от  $n = 14–17$  до  $n = 3–9$ ), что не характерно для других наездников. Таким образом, по нашему мнению, целесообразно вслед за многими зарубежными специалистами рассматривать Aphidiinae как подсемейство браконид, тем более, что такая точка зрения частично подтверждается как морфологическими, так и молекулярно-генетическими данными (Dowton et al., 2002).

Различные роды браконид, принадлежащие к одному подсемейству, нередко имеют одинаковые или близкие хромосомные числа. Единственным исключением из этого правила являются изученные роды подсемейства Opiinae, для каждого из которых характерны специфические числа

хромосом (Гохман, 2003): *Biosteres* ( $n = 14$ ), *Psytalia* ( $n = 17-19$ ) и *Diachasmimorpha* ( $n = 20$ ). На внутриродовом уровне хромосомные числа Braconidae обладают относительной стабильностью. Например, у всех кариологически изученных представителей *Praon* и *Ephedrus* (Aphidiinae) гаплоидное число хромосом соответственно равно 4 и 7, а у всех видов *Bracon* (*Habrobracon*) (Braconinae)  $n = 10$ . Тем не менее, у ряда браконид также известны различия по рассматриваемому показателю между близкими видами. Так, у четырех представителей рода *Meteorus* (Meteorinae) обнаружены хромосомные наборы с  $n = 8, 9$  и  $10$ , а у различных видов *Aphidius* (Aphidiinae) — с  $n = 3, 5, 6$  и  $7$  (Gokhman, Quicke, 1995; Gokhman, 2000; Gokhman, Westendorff, 2003).

Особый интерес для специалистов по систематике паразитических перепончатокрылых (включая и браконид) представляют случаи обнаружения хромосомных отличий между популяциями, которые до этого с достаточно большей уверенностью рассматривались в качестве принадлежащих к одному виду (так называемые «виды-двойники» в широком смысле; Gokhman, 2002; Гохман, 2003). Среди браконид подобные популяции известны, в частности, у *Charmon cruentatus* Haliday (Charmontinae), у которого в Московской области обнаружены экземпляры с  $n = 5$  и  $6$  (первое из этих чисел также отмечено у наездников из Великобритании). Еще более примечательными, вероятно, являются результаты, полученные нами при исследовании лабораторной популяции *Aphidius ervi* Haliday (Aphidiinae). Наряду с  $n = 5$  (и  $2n = 10$ ), обнаруженными ранее у этого вида (Quicke, Belshaw, 1999), было выявлено несколько самок с  $2n = 12$ . Детальный анализ показал, что особи с  $2n = 10$  и  $12$  отличаются лишь по наличию дополнительной пары мелких акроцентрических хромосом, а самцы с  $n = 6$  (равно как и самки с  $2n = 11$ ) отмечены не были (Gokhman, Westendorff, 2003). Нами был сделан вывод, что две вышеописанные хромосомы, которые к тому же практически полностью состоят из гетерохроматина и характеризуются специфическим поведением в митозе, несут особый фактор, действие которого приводит к удвоению хромосомного набора и последующему телитокическому размножению. Если это действительно так, то в данной



**Рис. 4.** Филогенетическое древо кариологически изученных подсемейств браконид (по: Dowton et al., 2002) с указанием диапазонов изменчивости гаплоидных чисел хромосом. В круглых скобках приведены модальные хромосомные числа различных групп, в квадратных — их аберрантные значения, резко отличающиеся от характерных для данного таксона чисел. Сокращения: Aph — Aphidiinae, Dor — Doryctinae, Bra — Braconinae, Exo — Exothecinae, Opi — Opiinae, Aly — Alysiinae, Aga — Agathidinae, Cha — Charmontinae, Mac — Macrocentrinae, Met — Meteorinae, Che — Cheloninae, Mir — Miracinae, Mic — Microgastrinae.

работе был впервые описан новый класс хромосомных факторов (аналогичных некоторым В-хромосомам наездников, но встречающимся не у самцов, а у самок), изменяющих соотношение полов в потомстве паразитических перепончатокрылых (так называемых «sex-ratio distorters»). Следует подчеркнуть, что в новейшем обзоре по указанному вопросу (Stouthamer, 2004) существование подобных факторов не обсуждается даже в теоретическом плане.

## Литература

- Викторов Г. А. 1976. *Экология паразитов-энтомофагов*. М.: Наука. 152 с.
- Гохман В. Е. 2001. Хромосомы наездников семейства Ichneumonidae (Hymenoptera). *Зоол. журн.* **80**(8): 968–975.
- Гохман В. Е. 2003. Кариотипы паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera): эволюция и значение для разработки систематики и филогении. *Дис. ... докт. биол. наук*. М.: МГУ. 338 с.
- Гохман В. Е., Колесниченко К. А. 1996. Новые данные по кариологии наездников надсемейства Ichneumonoidea (Hymenoptera). В кн.: *Кариосистематика беспозвоночных животных*. М. **3**: 25–27.
- Гохман В. Е., Колесниченко К. А. 1998а. Кариотип *Chelonus inanitus* (L.) (Hymenoptera, Braconidae). *Энтомол. обозр.* **77**(3): 663–666.
- Гохман В. Е., Колесниченко К. А. 1998б. Хромосомы наездников подсемейства Alysiinae (Hymenoptera, Braconidae). *Зоол. журн.* **77**(10): 1197–1199.
- Тобиас В. И. 1986. Введение. В кн.: Медведев Г. С. (ред.). *Определитель насекомых европейской части СССР. Перепончатокрылые*. **3**(4): 7–16.
- Belle E., Beckage N., Rousset J., Poirié M., Lemeunier F., Drezen J.-M. 2002. Visualization of polydnavirus sequences in a parasitoid wasp chromosome. *J. Virol.* **76**(11): 5793–5796.
- Downton M., Belshaw R., Austin A. D., Quicke D. L. J. 2002. Simultaneous molecular and morphological analysis of braconid relationships (Insecta: Hymenoptera: Braconidae) indicates independent mt-tRNA gene inversions within a single wasp family. *J. Molec. Evol.* **54**: 210–226.
- Gauld I. D., Bolton B. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford: Oxford University Press. 332 pp.
- Gokhman V. E. 2000. Karyology of parasitic Hymenoptera: current state and perspectives. In: Austin A. D., Downton M. (eds). *Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control* : 198–206. Collingwood.
- Gokhman V. E. 2002. Chromosomal analysis of the superfamilies Ichneumonoidea and Chalcidoidea (Hymenoptera). In: Melika G., Thuroczy C. (eds). *Parasitic wasps: evolution, systematics, biodiversity and biological control* : 243–248. Budapest.
- Gokhman V. E., Quicke D. L. J. 1995. The last twenty years of parasitic Hymenoptera karyology: an update and phylogenetic implications. *J. Hym. Res.* **4**: 41–63.
- Gokhman V. E., Westendorff M. 2003. Chromosomes of *Aphidius ervi* Haliday, 1834 (Hymenoptera, Braconidae). *Beitr. Entomol.* **53**(1): 161–165.
- Imai H. T., Crozier R. H., Taylor R. W. 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*. **59**: 341–393.
- Kitthawee S., Singhapong S., Baimai V. 1999. Metaphase chromosomes of parasitic wasp, *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) in Thailand. *Cytologia*. **64**(1): 111–115.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*. **52**: 201–220.
- Quicke D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. London: Chapman and Hall. 288 p.
- Quicke D. L. J., Belshaw R. 1999. Incongruence between morphological data sets: an example of endoparasitism among parasitic wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Syst. Biol.* **48**: 436–454.
- Silva-Junior J. C., Pompolo S. G., Cruz I., Campos L. A. O. 2000. Karyotype of *Chelonus insularis* (Hymenoptera). *Rev. Brasil. Entomol.* **60**: 337–339.
- Stouthamer R. 2004. Sex-ratio distorters and other selfish genetic elements: implications for biological control. In: Ehler L. E., Sforza R., Maitelle T. (eds). *Genetics, evolution and biological control* : 235–252. Oxon-Cambridge.