

ХРОМОСОМНЫЙ И ГЕНОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛИЧИНОК РОДА *CHIRONOMUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ЦИТОЛОГИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ТНУММИ ИЗ ВОДОЕМОВ УРАЛА И ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

© 2019 г. Т. Н. Филинкова*

Уральский государственный педагогический университет, кафедра биологии, экологии и методики их преподавания, Екатеринбург, 620017 Россия

*E-mail: filink_57@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2019 г.

После доработки 18.03.2019 г.

Принята к публикации 22.03.2019 г.

На основе изучения политенных хромосом личинок хирономид из водоемов Урала и Южного Зауралья обнаружено пять видов рода *Chironomus*, цитогенетическая идентификация которых сопровождалась исследованием хромосомного и геномного полиморфизма. Среднее число гетерозиготных инверсий на особь у *Ch. plumosus* составило 0.22–1.33, у *Ch. entis* – 0.17–0.44, у *Ch. borokensis* – 0.11–0.63. Кариотипы *Ch. curabilis* и *Ch. riparius* оказались стандартными. Частота личинок с В-хромосомой у *Ch. plumosus* равна 0.01–0.15, у *Ch. entis* – 0.03. У других видов В-хромосомы не обнаружены.

Ключевые слова: хирономиды, виды рода *Chironomus*, кариологический анализ, хромосомный и геномный полиморфизм

DOI: 10.1134/S0041377119060038

Личинки рода *Chironomus* характеризуются широким распространением, высокой численностью и играют большую роль в жизни пресных водоемов. Важным методом изучения представителей рода является анализ политенных хромосом из клеток слюнных желез личинок. Исследование кариотипа дает возможность произвести точную видовую диагностику, получить данные по хромосомному и геномному полиморфизму. Характерная видовая специфическая структура политенных хромосом позволяет детально анализировать как естественную, так и индуцированную изменчивость генома особи и популяции в целом, особенности политенных хромосом делают личинок хирономид удобной моделью для оценки степени загрязнения водных экосистем (Петрова, 2013).

Настоящая работа является продолжением кариологических исследований хирономусов Урала и Южного Зауралья (Беянина, 1983; Беянина и др., 1992; Филинкова, Беянина, 1993а, 1993б; Беянина, Филинкова, 1996; Гундерина и др., 1999; Кикнадзе, Истомина, 2000; Kiknadze et al., 2016) и содержит результаты цитогенетического анализа пяти видов рода *Chironomus* Свердловской, Челябинской и Кур-

ганской областей. По природным особенностям Урал подразделяют на Полярный, Приполярный, Северный, Средний и Южный. Свердловская область расположена на Северном и Среднем Урале, Челябинская – на Среднем, Южном Урале и в Южном Зауралье, Курганская – в Южном Зауралье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучены политенные хромосомы клеток слюнных желез личинок рода *Chironomus* из 23 водоемов Урала и Южного Зауралья (табл. 1). В Свердловской области нами изучено 15 водоемов: sv1 (условное обозначение водоема) – Осиновская старица р. Лозьвы близ г. Ивделя (28.09.2008 г., глубина обитания личинок 1 м), sv2 – карстовая впадина в 3-х км от пос. Калья Североуральского городского округа (08.08.2009 г., 0.5 м), sv3 – временный водоем на окраине пос. Бокситы близ г. Североуральска (05.11.2009 г., 0.6 м), vt1 – пруд Юконка в 42 км от г. Верхотурья (01.04.2007 г. и 05.02.2008 г., 1.8 м), vt2 – карьер в 40 км от г. Верхотурья (03.05.2008 г., 3 м), vt3 – пруд Кряква в 38 км от г. Верхотурья (23.11.2008 г., 2 м), vt4 – р. Тура в черте г. Верхотурья (02.04.2008 г., 1 м), ek1 – оз. Таватуй в окрестностях г. Екатеринбурга (06.03.1989 г. и 16.06.1989 г., 5 м), ek2 – оз. Шарташ в черте г. Екатеринбурга (05.04.1988 г., 3 м), ek3 – Верх-Исетский пруд в черте г. Екатеринбурга

Принятые сокращения: GI – гетерозиготная инверсия, ПДХ – последовательность дисков хромосом.

Таблица 1. Видовой состав, абсолютное и относительное (%) число изученных особей *Chironomus* в пробах из водоемов Урала и Южного Зауралья

Водоемы	<i>Ch. plumosus</i>	<i>Ch. entis</i>	<i>Ch. borokensis</i>	<i>Ch. curabilis</i>	<i>Ch. riparius</i>
sv1	—	—	30	—	—
sv2	—	—	45	—	—
sv3	—	—	43	—	—
vt1	79 (83.16)	—	16 (16.84)	—	—
vt2	12 (50.00)	—	12 (50.00)	—	—
vt3	5 (14.70)	—	29 (85.30)	—	—
vt4	12 (92.31)	—	1 (7.69)	—	—
ek1	35	—	—	—	—
ek2	33	—	—	—	—
ek3	22	—	—	—	—
ek4	23	—	—	—	—
ek5	—	—	—	—	74
ek6	—	—	—	—	66
uz1	67 (83.75)	2 (2.50)	—	11 (13.75)	—
uz2	90 (91.84)	8 (8.16)	—	—	—
ts1	93 (90.29)	10 (9.71)	—	—	—
ts2	50 (73.53)	18 (26.47)	—	—	—
ts3	51 (73.91)	17 (24.64)	1 (1.45)	—	—
ts4	112	—	—	—	—
ts5	134 (81.71)	30 (18.29)	—	—	—
ts6	71 (73.20)	26 (26.80)	—	—	—
ku1	66 (40.24)	98 (59.76)	—	—	—
ku2	59 (65.56)	31 (34.44)	—	—	—

(20.02.1989 г., 3.5 м), ек4 — Волчихинское водохранилище в окрестностях г. Екатеринбурга (13.03.1989 г., 23.05.1989 г. и 30.09.1989 г., 2 м), ек5 — р. Исеть в пос. Б. Исток близ г. Екатеринбурга (03.01.2008 г., 1.2 м), ек6 — оз. Щучье близ г. Екатеринбурга (17.12.1991 г., 1 м), uz1 — Бакряжский пруд в с. Бакряж Ачитского района (08.05.2006 г. и 24.09.2006 г., 0.2 м), uz2 — пруд на территории пос. Бисерть (15.02.2007 г., 2 м). Водоемы, условно обозначенные как sv, располагаются на Северном Урале, остальные — на Среднем Урале: vt находятся в черте или окрестностях г. Верхотурья, ек — в черте или окрестностях г. Екатеринбурга, uz — на юго-западе Свердловской области. В Челябинской области обследовано 6 водоемов: ts1 — оз. Иткуль в окрестностях г. Снежинска (08.04.2008 г., 1 м), ts2 — оз. Карагуз близ г. Снежинска (08.03.2008 г., 5–8 м), ts3 — оз. Силач близ г. Снежинска (10.04.2008 г., 2 м), ts4 — оз. Сунгуль в системе Каплинских озер (21.06.2007 г., 2 м), ts5 — оз. Агашкуль у с. Сакулово Кунашакского района (27.06.2006 г., 3–4 м), ts6 — оз. Беликуль у с. Беликуль Красноармейского района (14.02.2005 г. и 20.06.2007 г., 2.0–2.5 м). Водоемы ts1, ts2, ts3, ts4 и ts5 занимают пограничное положение между Средним и Южным Уралом, водоем ts6 находится в Южном Зауралье. В Далматовском районе Курганской области изучено два водоема: ku1 — оз. Беркут у с. Большой Беркут (14.02.2005 г. и 12.03.2006 г., 2.5 м) и ku2 — оз. Кривское (17.05.2006 г., 2.2–2.5 м).

Изготовление хромосомных препаратов производили по этил-орсеиновой методике (Демин, Шобанов, 1990). Хромосомы картировали по *riget*-стандарту (Keul, 1962; Devai et al., 1989), для близкородственных видов группы "*plumosus*" также использовали систему Максимовой (1976). Для идентификации ПДХ руководствовались материалами по картированию хромосомных плеч целого ряда авторов (Керкис и др., 1988, 1989; Белянина и др., 1990, 1992; Демин, Шобанов, 1990; Кикнадзе и др., 1991; Шобанов, 1994а, 1994б; Голыгина, Кикнадзе, 2001; Петрова, Клишко, 2005; Полуконова и др., 2005; Провиз, Базова, 2012; Kiknadze et al., 2016). При обозначении ПДХ использовали общеизвестную символику: буква обозначает хромосомное плечо, цифра после буквы указывает вариант ПДХ, в зиготических сочетаниях в соответствии с ПДХ гомологов указываются две цифры. При оценке хромосомного полиморфизма использованы следующие показатели: частота особей с ГИ, частота особей с двумя и более ГИ в кариотипе, число ГИ на особь, частота встречаемости ПДХ в каждом из плеч, частота генотипических сочетаний ПДХ. При изучении геномного полиморфизма отмечалось наличие или отсутствие В-хромосом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Цитотаксономическое исследование личинок хириноид позволило обнаружить в 18 водоемах *Ch. plumosus* L., 1758, в 9 водоемах *Ch. entis* Shobanov,

1989, в 8 водоемах *Ch. borokensis* Kerkis et al., 1988, в 1 водоеме *Ch. curabilis* Beljanina et al., 1990 и в 2 водоемах *Ch. riparius* Meigen, 1804 (табл. 1). Все виды относятся к цитологическому комплексу *thummi* ($2n = 8$, сочетание хромосомных плеч АВ, CD, EF, G). *Ch. plumosus*, *Ch. entis*, *Ch. borokensis* и *Ch. curabilis* — это близкородственные виды из группы "*plumosus*". Личинки *Ch. plumosus* встретились в большинстве водоемов Свердловской области и во всех челябинских и курганских водоемах. В водоемах Северного Урала личинки *Ch. plumosus* не обнаружены, в североуральских водоемах встретился только *Ch. borokensis*. Кроме того, личинки *Ch. borokensis* отмечены в 4-х водоемах Среднего Урала, расположенных в черте или окрестностях г. Верхотурья, то есть сравнительно недалеко от географической границы с Северным Уралом. Одна личинка *Ch. borokensis* встретилась в оз. Силач Челябинской области. Таким образом, личинки *Ch. borokensis* обитают в основном на северных территориях уральского региона. Личинки *Ch. entis* обнаружены в двух водоемах на юго-западе Свердловской области, в 5-ти из 6-ти водоемов Челябинской области и во всех водоемах Курганской области, то есть, для *Ch. entis* характерно обитание в более южных областях Урала и в Южном Зауралье. *Ch. plumosus* и *Ch. borokensis* в уральских водоемах могут обитать отдельно от других видов группы "*plumosus*" или симпатрично с ними, *Ch. entis* и *Ch. curabilis* встретились только симпатрично с родственными для них видами (табл. 1). При симпатричном обитании *Ch. plumosus* и *Ch. borokensis* может преобладать *Ch. plumosus* (83.16–92.31%), может быть численное превосходство *Ch. borokensis* (85.30%) и данные виды могут быть в равных соотношениях. В водоемах с совместным обитанием *Ch. plumosus* и *Ch. entis* может быть преобладание *Ch. plumosus* (65.56–91.84%) или может доминировать *Ch. entis* (59.76%). В водоемах с видовым составом *Ch. plumosus* — *Ch. entis* — *Ch. borokensis* и *Ch. plumosus* — *Ch. entis* — *Ch. curabilis* преобладает *Ch. plumosus* (73.91 и 83.75% соответственно). По данным литературы (Керкис и др., 1988; Петрова, Клишко, 2005; Провиз, Базова, 2012), количественные соотношения между близкородственными видами группы "*plumosus*" в пробе могут иметь разнообразный характер.

Chironomus plumosus (табл. 2, 3). Проведенное нами кариологическое исследование выявило у *Ch. plumosus* 13 ПДХ. Другими исследователями у *Ch. plumosus* на Урале отмечено 11 ПДХ (Кикнадзе, Истомина, 2000). Перестройки обнаружены нами во всех длинных хромосомах *Ch. plumosus*, в IV хромосоме — только стандартный порядок дисков. Известно, что в группе "*plumosus*" наиболее распространена последовательность pluA2 (Гундерина, Кикнадзе, 2000). ГИ pluA1.2 обнаружена нами во всех 18 популяциях *Ch. plumosus* с частотами 0.03–0.41. Одинаковые или близкие частоты ГИ pluA1.2 отмечены в популяциях весьма удаленных друг от друга (vt1 и ts2, vt2 и ts4, vt3 и ts3, vt4 и ku1). Наибольшие показатели изменчивости

Таблица 2. Хромосомный и геномный полиморфизм *Chironomus plumosus* из водоемов Урала и Южного Зауралья

Показатели	Водоемы (число личинок)																		
	vt1(79)	vt2(12)	vt3(5)	vt4(12)	ek1(35)	ek2(33)	ek3(22)	ek4(23)	uz1(67)	uz2(90)	ts1(93)	ts2(50)	ts3(51)	ts4(112)	ts5(134)	ts6(71)	ku1(66)	ku2(59)	
ПДХ и их частоты	A1.1	0.92	0.67	0.80	0.75	0.94	0.97	0.91	0.91	0.94	0.96	0.72	0.92	0.78	0.70	0.87	0.59	0.73	0.64
	A1.2	0.08	0.33	0.20	0.25	0.06	0.03	0.09	0.09	0.06	0.04	0.28	0.08	0.22	0.30	0.13	0.41	0.27	0.36
В1.1	0.71	0.92	1.00	0.67	0.69	0.70	0.55	0.61	0.94	0.94	0.98	0.88	0.94	0.46	0.63	1.00	0.97	1.00	1.00
	В1.2	0.29	0.08	—	0.33	0.31	0.30	0.45	0.06	0.06	0.02	0.12	0.06	0.54	0.37	—	0.03	—	—
С1.1	0.73	0.67	1.00	0.75	0.66	0.67	0.45	0.65	0.55	0.60	1.00	0.98	1.00	0.82	0.95	1.00	0.89	1.00	1.00
	С1.2	0.27	0.33	—	0.25	0.34	0.33	0.35	0.45	0.40	—	0.02	—	—	0.18	0.05	0.11	—	—
D1.1	0.77	0.92	0.80	0.50	0.86	1.00	1.00	0.78	0.72	0.63	1.00	1.00	1.00	1.00	0.992	1.00	0.97	1.00	1.00
	D1.2	0.23	0.08	0.20	0.50	0.14	—	0.22	0.28	0.37	—	—	—	—	0.008	—	0.03	—	—
E1.1	0.96	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.87	1.00	0.98	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.97	1.00	1.00
	E1.2	0.04	—	—	—	—	—	0.13	—	0.02	—	—	—	—	—	—	0.03	—	—
F1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.99	0.99	1.00	1.00	1.00	1.00	0.992	1.00	1.00	1.00	1.00
	F1.2	—	—	—	—	—	—	—	0.01	0.01	—	—	—	—	0.008	—	—	—	—
G1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	Частота особей с ГИ	0.71	0.58	0.40	0.83	0.86	0.61	1.00	1.00	0.57	0.70	0.30	0.22	0.27	0.70	0.52	0.41	0.50	0.36
Среднее число ГИ на особь	0.90	0.83	0.40	1.33	0.86	0.67	1.09	1.17	0.87	0.90	0.30	0.22	0.27	1.04	0.55	0.41	0.47	0.36	0.36
	Частота особей с В-хромосомой	0.03	—	—	—	0.03	—	—	0.15	0.06	—	—	—	—	0.01	0.01	0.05	0.02	0.02

Таблица 3. Частоты генотипических сочетаний ПДХ и частоты особей с двумя и более ГИ в кариотипе *Chironomus plumosus* из водоемов Урала и Южного Зауралья

Водоемы (число личинок)	Генотипические сочетания ПДХ и их частоты																Частоты особей с двумя и более ГИ в кариотипе		
	A1.1		B1.1		C1.1		D1.1		E1.1		F1.1		G1.1						
	A1.1	A1.2	B1.1	B1.2	C1.1	C1.2	D1.1	D1.2	E1.1	E1.2	F1.1	F1.2	G1.1	G1.2					
vt1(79)	0.29	—	0.24	0.13	0.15	0.04	—	0.01	0.03	—	0.03	—	0.03	—	0.05	0.01	0.03	—	0.16
vt2(12)	0.42	0.25	—	0.25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.08	0.08
vt3(5)	0.60	0.20	—	—	0.20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
vt4(12)	0.17	0.17	0.08	—	0.25	—	—	—	—	—	0.08	—	0.08	0.08	—	—	0.08	—	0.32
ek1(35)	0.14	0.06	0.32	0.34	0.14	—	—	—	—	—	—	—	0.06	—	—	—	—	—	—
ek2(33)	0.40	0.03	0.24	0.27	—	—	—	—	—	—	—	—	0.09	—	—	—	—	—	0.06
ek3(22)	—	0.09	0.36	0.46	—	—	—	—	—	—	—	—	0.09	—	—	—	—	—	0.09
ek4(23)	—	0.09	0.22	0.17	0.22	0.13	—	—	—	—	0.17	—	0.17	—	—	—	—	—	0.17
uz1(67)	0.43	0.014	0.05	0.21	0.041	—	0.014	—	—	—	—	—	0.014	0.014	0.21	—	0.03	—	0.268
uz2(90)	0.30	0.03	0.05	0.21	0.19	0.02	0.01	—	—	—	0.01	—	—	—	0.17	—	0.01	—	0.19
ts1(93)	0.70	0.28	0.02	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ts2(50)	0.78	0.08	0.12	0.02	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ts3(51)	0.725	0.215	0.06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ts4(112)	0.30	0.07	0.32	0.05	—	—	—	0.13	0.04	—	0.02	—	—	—	—	0.07	—	—	0.26
ts5(134)	0.48	0.10	0.34	0.04	0.008	—	0.008	0.03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.03
ts6(71)	0.59	0.41	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ku1(66)	0.53	0.27	0.03	0.11	0.03	0.03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ku2(59)	0.64	0.36	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

плеча А выявлены в Южном Зауралье (0.27–0.41), тогда как в других популяциях для плеча А отмечен более широкий диапазон изменчивости (0.03–0.33). В 15 популяциях *Ch. plumosus* нами отмечена ГИ pluB1.2 с частотами 0.02–0.54. Диапазон изменчивости плеча В заметно больше, чем плеча А, но ГИ pluB1.2 встречается в 83.33% популяций, а ГИ pluA1.2 – в 100% популяций. В 13 (72.22%) популяциях встретилась ГИ pluC1.2 с частотами 0.02–0.55, т.е. диапазон изменчивости плеч В и С в изученных нами популяциях *Ch. plumosus* практически одинаковый. ГИ pluC1.2 наиболее широко представлена в Свердловской области, где она встретилась в 9-ти популяциях из 10-ти с частотами 0.25–0.55. Для сравнения, в Челябинской области ГИ pluC1.2 отмечена в 3-х популяциях из 6-ти с частотами 0.02–0.18 и в Курганской области в одной популяции из двух с частотой 0.11. В 10 (55.55%) популяциях у *Ch. plumosus* с частотой 0.008–0.50 присутствует ГИ pluD1.2. Наиболее широко ГИ pluD1.2 представлена в Свердловской области, где она встретилась в 8-ми водоемах из 10-ти с частотами 0.08–0.50, в Челябинской области – только в одной популяции с частотой 0.008 и в Курганской области – также только в одной популяции с частотой 0.03. Следовательно, на Урале и в Южном Зауралье широко распространены ГИ pluA1.2 и pluB1.2, а ГИ pluC1.2 и pluD1.2 в большей степени характерны для Среднего Урала. В 4-х (22.22%) популяциях у *Ch. plumosus* обнаружена ГИ pluE1.2: в 3-х популяциях Среднего Урала с частотами 0.02–0.13 и в 1-й популяции Южного Зауралья с частотой 0.03, следовательно, изменчивость плеча Е выше на Среднем Урале, чем в Южном Зауралье. В 3-х (16.66%) обследованных водоемах у *Ch. plumosus* отмечена ГИ pluF1.2, плечо F *Ch. plumosus* является мало изменчивым, ГИ в данном плече редки.

В обследованных нами популяциях *Ch. plumosus* частота особей с ГИ изменяется в достаточно широких пределах (0.22–1.00), при этом в водоемах Свердловской области частота личинок с ГИ составляет 0.40–1.00, в Челябинской – 0.22–0.70 и в Курганской – 0.36–0.50. Таким образом, наибольшая частота личинок с ГИ характерна для водоемов Свердловской области, а наименьшая – для Курганской. Следует отметить, что в изученных нами популяциях *Ch. plumosus* всегда присутствуют ГИ. У *Ch. plumosus* известны популяции, в которых 100% особей имеют стандартные ПДХ (Петрова, Клишко, 2005). Среднее число ГИ на личинку *Ch. plumosus* составило 0.22–1.33, при этом в Свердловской области – 0.4–1.33, в Челябинской области – 0.22–1.04 и в Курганской области – 0.36–0.47, т.е., наибольшие показатели и наибольший диапазон изменчивости числа ГИ на особь отмечены в популяциях Свердловской области. Согласно литературным источникам (Кикнадзе, Истомина, 2000), среднее число ГИ на особь у *Ch. plumosus* на Урале составляет 1.1. Важным показателем уровня кариотипической изменчивости популяций являются генотипические сочетания ПДХ,

которых у *Ch. plumosus* нами обнаружено 17, согласно опубликованным данным (Кикнадзе, Истомина, 2000), этот показатель равен 13. Высокие показатели разнообразия генотипических сочетаний (11 и 8) отмечены нами как в более северных популяциях (vt1 и vt4 соответственно), так и в более южных (uz1, uz2 и ts4 по 10, 10 и 8 соответственно), аналогично, низкие показатели разнообразия генотипических сочетаний (3) встречаются как в более северной популяции (vt3), так и в более южных популяциях (ts1, ts3, ts6 и ku2 по 3, 3, 2 и 2 соответственно).

В-хромосомы у *Ch. plumosus* имеются в большинстве палеарктических популяций (Ильинская, Петрова, 1985). В-хромосомы у *Ch. plumosus* отмечены нами в 8-ми (44.44%) популяциях с частотами 0.01–0.15. Высокая частота особей с В-хромосомой в популяции uz1 объясняется, видимо, небольшой глубиной (0.2 м) обитания личинок в данном сильно обмельвшем пруду. Замечено, что количество В-хромосом возрастает в экстремальных условиях, что позволяет говорить об адаптивном значении добавочных хромосом (Белянина, 1975).

Сравнение уровня геномного полиморфизма с уровнем хромосомного позволяет заметить, что в изученных нами популяциях *Ch. plumosus*, личинки которых имели В-хромосомы, частота ГИ на особь равняется 0.36–0.90, т.е. имеет меньший диапазон изменчивости по сравнению с популяциями *Ch. plumosus* без В-хромосомы, в которых частота ГИ на особь составляет 0.22–1.33. Среди популяций *Ch. plumosus* можно выделить три (vt1, uz1, uz2), в которых присутствие В-хромосом сочетается с достаточно высокой частотой особей с двумя и более ГИ в кариотипе (0.16, 0.268, 0.19 соответственно), а также симпатричным обитанием с другими видами группы “*plumosus*”. К данной группе примыкает и популяция vt4, но в ней отсутствуют В-хромосомы, возможно, по причине малой численности выборки (12 особей) из данной популяции. Приведенные факты позволяют заключить, что хромосомный и геномный полиморфизм взаимосвязаны и это характеризует кариотип как целостную систему.

Особого внимания заслуживает популяция ts4, отличающаяся от других челябинских популяций отсутствием в ней личинок *Ch. entis* (в пробе было 112 особей и все они *Ch. plumosus*); средним числом ГИ на особь (1.04), в других челябинских популяциях этот показатель составляет 0.22–0.55; частотой особей с ГИ (0.70), в других челябинских популяциях – 0.22–0.52; частотой особей с двумя и более ГИ в кариотипе (0.26), в других челябинских популяциях – 0–0.03. Отличается популяция ts4 и в целом от всех изученных нами популяций высокой частотой особей с ГИ pluB1.2 (0.54), в остальных популяциях частота особей с ГИ pluB1.2 равна 0.02–0.45. Отличительные особенности популяции ts4, видимо, объясняются деятельностью в 1946–1955 гг. на берегу оз. Сунгуль лаборатории, в которой под руководством

Таблица 4. Кариофонд *Chironomus entis* из водоемов Урала и Южного Зауралья

Характеристика		Водоемы (число личинок)							
		uz2(8)	ts1(10)	ts2(18)	ts3(17)	ts5(30)	ts6(26)	ku1(98)	ku2(31)
ПДХ и их частоты	A1.1	0.75	0.70	0.83	0.82	0.77	0.61	0.57	0.58
	A1.2	—	0.30	0.17	0.18	0.23	0.31	0.08	0.13
	A1.4	—	—	—	—	—	—	0.09	0.16
	A1.5	—	—	—	—	—	—	0.09	—
	A1.6	—	—	—	—	—	0.08	0.08	0.13
	A1.7	0.25	—	—	—	—	—	0.09	—
	B1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	C2.2	1.00	1.00	1.00	0.94	0.97	1.00	1.00	1.00
	C1.2	—	—	—	0.06	0.03	—	—	—
	D1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	E1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	F1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	G1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Частота особей с ГИ		0.25	0.30	0.17	0.24	0.27	0.39	0.44	0.42
Среднее число ГИ на особь		0.25	0.30	0.17	0.24	0.27	0.38	0.44	0.42
Частота особей с В-хромосомой		—	—	—	—	—	—	0.03	0.03
Генотипические сочетания ПДХ и их частоты:									
A1.1 B1.1 C2.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		0.75	0.70	0.83	0.76	0.74	0.61	0.57	0.58
A1.2 B1.1 C2.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		—	0.30	0.17	0.18	0.23	0.31	0.08	0.13
A1.4 B1.1 C2.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		—	—	—	—	—	—	0.09	0.16
A1.5 B1.1 C2.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		—	—	—	—	—	—	0.09	—
A1.6 B1.1 C2.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		—	—	—	—	—	0.08	0.08	0.13
A1.7 B1.1 C2.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		0.25	—	—	—	—	—	0.09	—
A1.1 B1.1 C1.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		—	—	—	0.06	0.03	—	—	—

Примечание. У одной личинки из двух в пробе из водоема uz1 обнаружена ГИ entA1.6.

Таблица 5. Кариофонд *Chironomus borokensis* из водоемов Урала

Характеристика		Водоемы (число личинок)					
		sv1(30)	sv2(45)	sv3(43)	vt1(16)	vt2(12)	vt3(29)
ПДХ и их частоты	A1.1	0.77	0.89	1.00	0.87	0.83	0.93
	A1.2	0.23	0.11	—	0.13	0.17	0.07
	B1.1	0.80	1.00	1.00	0.81	1.00	0.69
	B1.2	0.20	—	—	0.19	—	0.31
	C1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	D1.1	0.97	1.00	0.79	0.69	1.00	0.97
	D1.2	0.03	—	0.21	0.31	—	0.03
	E1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	F1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	G1.1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Частота особей с ГИ		0.37	0.11	0.21	0.50	0.17	0.38
Среднее число ГИ на особь		0.47	0.11	0.21	0.63	0.17	0.41
Генотипические сочетания ПДХ и их частоты:							
A1.1 B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		0.64	0.89	0.79	0.50	0.83	0.62
A1.2 B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		0.13	0.11	—	0.06	0.17	0.03
A1.1 B1.2 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		0.10	—	—	0.13	—	0.28
A1.1 B1.1 C1.1 D1.2 E1.1 F1.1 G1.1		0.03	—	0.21	0.19	—	0.03
A1.2 B1.2 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1		0.10	—	—	—	—	0.03
A1.2 B1.1 C1.1 D1.2 E1.1 F1.1 G1.1		—	—	—	0.06	—	—
A1.1 B1.2 C1.1 D1.2 E1.1 F1.1 G1.1		—	—	—	0.06	—	—

Примечание. У единственной личинки из водоема vt4 отмечено в кариотипе три ГИ (borA1.2, borB1.2, borD1.2), кариотип единственной личинки из водоема ts3 оказался стандартным.

Н.В. Тимофеева-Ресовского изучали распределение и судьбу различных излучателей, вводимых в почву и пресные водоемы (Емельянова, Гаврильченко, 2000). После закрытия лаборатории был проведен большой объем работ по ликвидации радиоактивных загрязнений, охранный режим с территории сняли в 2009 г. Установлено, что ионизирующие излучения вызывают в генетическом аппарате хирономид разнообразные изменения (Кикнадзе и др., 1993; Петрова, 2013; Белянина, 2015), способные сохраняться в популяциях через 60–90 поколений после воздействия радиации (Кикнадзе, Истомина, 2000).

Chironomus entis (табл. 4). В водоемах Урала и Южного Зауралья у *Ch. entis* нами выявлено 13 ПДХ,

наибольшее количество ПДХ отмечено в плече А (1 стандартная и 5 инвертированных), в плече С отмечена 1 стандартная и 1 инвертированная ПДХ, плечи В, D, E, F и G имеют стандартные ПДХ. По данным других исследователей (Гундерина и др., 1999), число ПДХ в популяциях *Ch. entis* в Курганской области составляет 13–23. В изученных нами популяциях частота особей *Ch. entis* с ГИ (без учета популяции uz1, так как в пробе присутствовало всего 2 особи) составляет 0.17–0.44, наибольшие значения данного показателя (0.39–0.44) отмечены в Южном Зауралье. Наиболее распространенной ГИ *Ch. entis* является entA1.2, обнаруженная нами во всех челябинских и курганских популяциях, остальные ГИ ха-

рактируются более редкой встречаемостью. В популяциях *Ch. entis* нами не найдены личинки с более, чем одной ГИ в кариотипе. Среднее число ГИ на особь *Ch. entis* составило 0.17–0.44, при этом в водоемах Свердловской области (без учета популяции uz1) – 0.25, в челябинских водоемах – 0.17–0.38 и наибольшие показатели в курганских – 0.42–0.44, как отмечено выше, для *Ch. plumosus* данный показатель в Курганской области наименьший. По данным других авторов (Беянина и др., 1992; Гундерина и др., 1999; Кикнадзе, Истомина, 2000), среднее число ГИ на особь в популяциях *Ch. entis* на Урале и в Южном Зауралье более высокое и изменяется от 0.3 до 0.7. В популяциях *Ch. entis* нами отмечено 7 генотипических сочетаний ПДХ, по литературным данным данный показатель выше и равен 17 (Кикнадзе, Истомина, 2000). В-хромосома у *Ch. entis* нами обнаружена только в Южном Зауралье с частотой 0.03. Присутствие В-хромосом у *Ch. entis* на Урале отмечают и другие исследователи (Беянина и др., 1992).

Chironomus borokensis (табл. 5) отмечен на Урале впервые. Кариотипическое исследование палеарктического вида *Ch. borokensis* из уральских водоемов выявило 7 стандартных ПДХ и 3 инвертированных. ГИ borA1.2 встретились в популяциях с частотами 0.07–0.23, ГИ borB1.2 – 0.19–0.31 и ГИ borD1.2 – 0.03–0.31. ГИ borB1.2 отмечена только в сочетании сразу с двумя ГИ (borA1.2 и borD1.2). В уральских популяциях высокие частоты отмечены для borA1.1 (0.77–1.00), borB1.1 (0.69–1.00), borD1.1 (0.69–1.00), а borC1.1, borE1.1, borF1.1 и borG1.1 обнаружены у всех личинок. Частота особей *Ch. borokensis* с ГИ на Северном Урале составляет 0.11–0.37, на Среднем Урале несколько выше – 0.17–0.50. В других российских регионах данный показатель в популяциях *Ch. borokensis* может быть еще более высоким (Керкис и др., 1988; Петрова, Клишко, 2005; Провиз, Базова, 2012). Средняя частота ГИ на особь *Ch. borokensis* на Северном Урале составила 0.11–0.47 и несколько выше на Среднем Урале (0.17–0.63). Для сибирских популяций *Ch. borokensis* установлены более высокие показатели числа ГИ на особь (0.2–0.9) (Керкис и др., 1988; Петрова, Клишко, 2005). У *Ch. borokensis* из уральских водоемов отмечено 7 генотипических сочетаний ПДХ, при этом половина и более особей имеют стандартные ПДХ, количество генотипических сочетаний ПДХ у *Ch. borokensis* в Восточной Сибири равно 2, из них стандартная ПДХ у большей части особей (Петрова, Клишко, 2005), в Прибайкалье – 8, из них стандартная примерно у половины особей (Провиз, Базова, 2012). В уральских популяциях sv1, vt1 и vt3 с частотами 0.10, 0.12 и 0.03 соответственно особи имеют в кариотипе по две ГИ, у единственной личинки из популяции vt4 в кариотипе отмечено три ГИ (borA1.2, borB1.2, borD1.2). В отличие от сибирских популяций *Ch. borokensis* (Керкис и др., 1988; Петрова, Клишко, 2005) В-хромосомы в уральских популяциях не обнаружены.

Chironomus curabilis впервые обнаружен в Саратовской области, позднее в Северной Болгарии (Беянина и др., 1990; Полуконова и др., 2005). Личинки *Ch. curabilis* обнаружены на Урале впервые в сильно обмелевшем Бакряжском пруду и строение их политенных хромосом соответствует стандартным ПДХ. Политенные хромосомы *Ch. curabilis* из среднеуральской популяции с достаточно четкой дисковой структурой, центромеры хорошо выражены, длинные гомологи плотно конъюгируют, у четвертых гомологов может быть нарушение конъюгации в области ядрышкового организатора.

Chironomus riparius кариологически известен с 1935 г. (Bauer, 1935), у особей из уральских водоемов его кариотип изучен впервые. Вид характеризуется низким уровнем хромосомной изменчивости, но имеет большое разнообразие хромосомных перестроек (Кикнадзе и др., 1991). В уральских популяциях *Ch. riparius* имеет стандартные ПДХ.

Согласно представленным материалам, личинки *Ch. plumosus* встретились в большинстве водоемов Урала и Южного Зауралья. Интересной особенностью является отсутствие личинок *Ch. plumosus* на Северном Урале, где обнаружены только личинки *Ch. borokensis*, видимо, более приспособленные к обитанию в экстремальных условиях. Распространение личинок *Ch. entis*, напротив, связано с более южными территориями Урала и с Южным Зауральем. На основании полученных данных можно заключить, что для *Ch. plumosus* характерно как широкое распространение, так и более высокие показатели генотипической изменчивости по сравнению с другими представителями рода. По результатам цитогенетического исследования на примере группы “*plumosus*” считаем возможным вывод о влиянии географического положения водоема на генотипическую изменчивость видов, при этом популяции, удаленные друг от друга на большие расстояния могут иметь одинаковые характеристики по отдельным параметрам хромосомного полиморфизма. Инверсионный полиморфизм *Ch. plumosus*, как правило, лабилен и зависит от многих факторов: от сезона года, от глубины обитания личинок, загрязнения и т.д., от географического (климатического) градиента (Петрова и др., 1996; Ильинская и др., 1999). Существует мнение, что цитогенетические характеристики популяций хирономид определяются спецификой водоемов, в иле которых обитают личинки, а не широтными или долготными факторами (Гундерина и др., 1999; Кикнадзе, Истомина, 2000). Проведенный нами кариологический анализ *Ch. plumosus* указывает о существовании взаимных связей между хромосомным и геномным полиморфизмом. Согласно литературным данным (Kiknadze et al., 2016), имеется взаимосвязь между наличием В-хромосом и размером прицентромерного гетерохроматина. И наконец, исследование кариотипов *Ch. plumosus* из оз. Сунгуль Челябинской области подтверждает необходимость ис-

пользования личинок хирономид для наблюдения за процессами, происходящими в водных экосистемах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнялась в рамках программы исследований, запланированных управлением научно-образовательной и проектной деятельности ФГБОУ ВО “Уральский государственный педагогический университет”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Автор заявляет, что все манипуляции с животными были проведены в соответствии с общепринятыми этическими международными нормами.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянина С.И. 1975. О добавочных микрохромосомах у хирономид из Волги. Цитология. 17(2) : 208–209. (*Belyanina S.I.* 1975. On additional microchromosomes in Volga chironomids. *Tsitologiya*. 17(2) : 208–209.)
- Белянина С.И. 1983. Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР. Дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМиЭЖ РАН. 418 с. (*Belyanina S.I.* 1983. Karyotypical analysis of the chironomid (Diptera, Chironomidae) of the USSR fauna. Doctoral Thesis. M.: Institute of Evolutionary Morphology and Animal Ecology. Russian Academy of Sciences. 455 p.)
- Белянина С.И. 2015. Хромосомная изменчивость *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) в популяциях Брянской, Саратовской (Россия) и Гомельской (Белоруссия) областей. Генетика. 51(2) : 166–176. (*Belyanina S.I.* 2015. Chromosomal variation in *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) from population of Bryansk region, Saratov region (Russia) and Gomel region (Belarus). *Rus. J. Genetics*. 51(2) : 138–147.)
- Белянина С.И., Логинова Н.В., Сигарева Л.Е. 1992. Морфологическая характеристика вида *Chironomus entis* (Diptera, Chironomidae) и его кариофонд из разных географических зон. Зоол. журн. 71(8) : 32–38. (*Belyanina S.I., Loginova N.V., Sigareva L.E.* 1992. Morphology and karyopool of *Chironomus entis* (Diptera, Chironomidae) from different reservoirs. *Zool. Zh.* 71(8) : 32–38.)
- Белянина С.И., Сигарева Л.Е., Логинова Н.В. 1990. Новый вид *Chironomus curabilis* sp. n. (Diptera, Chironomidae). Зоол. журн. 69(5) : 60–70. (*Belyanina S.I., Sigareva L.E., Loginova N.V.* 1990. A new species *Chironomus curabilis* sp. n. (Diptera, Chironomidae). *Zool. Zh.* 69(5) : 60–70.)
- Белянина С.И., Филинкова Т.Н. 1996. Морфология и кариотипы трех симпатрических видов рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из Заполярья. Зоол. журн. 75(5) : 701–712. (*Belyanina S.I., Filinkova T.N.* 1996. Morphology and karyotypes of three sympatric species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) from transpolar region. *Zool. Zh.* 75(5) : 701–711.)
- Голыгина В.В., Кикнадзе И.И. 2001. Кариофонд вида *Chironomus plumosus* (Diptera: Chironomidae) в Палеарктике. Цитология. 43(5) : 507–519. (*Golygina V.V., Kiknadze I.I.* 2001. Karyopool of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) in Palearctic. *Tsitologiya*. 43(5) : 507–519.)
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И. 2000. Дивергенция кариофондов видов-двойников группы *plumosus* (Diptera: Chironomidae). Генетика. 36(3) : 339–347. (*Gunderina L.I., Kiknadze I.I.* 2000. Divergence of banding sequences pools between sibling species in *Chironomus plumosus* group (Diptera, Chironomidae). *Russ. J. Genet.* 36(3) : 265–272.)
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Голыгина В.В. 1999. Дифференциация цитогенетической структуры природных популяций видов-двойников группы *plumosus* *Chironomus balatonicus*, *Chironomus entis*, *Chironomus muratensis*, *Chironomus nudiventris* (Chironomidae: Diptera). Генетика. 35(5) : 606–614. (*Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Golygina V.V.* 1999. Differentiation of the cytogenetic structure of natural populations in the plumosus group of sibling species *Chironomus balatonicus*, *Chironomus entis*, *Chironomus muratensis* and *Chironomus nudiventris* (Chironomidae: Diptera). *Russ. J. Genet.* 35(5) : 506–513.)
- Демин С.Ю., Шобанов Н.А. 1990. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в европейской части СССР. Цитология. 32(10) : 1046–1054. (*Dyomin S.Y., Shobanov N.A.* 1990. Karyotype of *Chironomus entis* (plumosus species group) from European part of USSR. *Tsitologiya*. 32(10) : 1046–1055.)
- Емельянова В.М., Гаврильченко В.С. 2000. Лаборатория “Б”. Сунгульский феномен. Снежинск: Издательство РФЯЦ-ВНИИТФ. 440 с. (*Emelyanova V.M., Gavrilchenko V.S.* 2000. Laboratory “B”. Sungul phenomenon. Snezhinsk: Publisher Russian Federal Nuclear Center – All-Russian Research Institute of Technical Physics. 440 p.)
- Ильинская Н.Б., Петрова Н.А. 1985. В-хромосомы *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). Генетика. 21(10) : 1617–1679. (*Ilyinskaya I.B., Petrova N.A.* 1985. В-chromosomes in *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). *Genetika*. 21(10) : 1671–1679.)
- Ильинская Н.Б., Петрова Н.А., Матена И. 1999. Зависимость уровня инверсионного полиморфизма от типа водоема, сезона и года наблюдений у мотыля *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Генетика. 35(8) : 1061–1070. (*Ilyinskaya I.B., Petrova N.A., Matena I.* 1999. The relationship between the level of inversion polymorphism and the type of water body, the season, and the year of observation in *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). *Russ. J. Genet.* 35(8) : 908–917.)
- Керкис И.Е., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. 1989. Сравнительный анализ кариотипов трех видов-близнецов хирономид из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Цитология. 31(6) : 713–720. (*Kerkis I.E., Kiknadze I.I., Istomina A.G.* 1989. Comparative analysis of karyotypes of three sibling-species in plumosus group (Diptera, Chironomidae). *Tsitologiya*. 31(6) : 713–720.)
- Керкис И.Е., Филиппова М.А., Шобанов Н.А., Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И. 1988. Кариологическая и генетико-

- биохимическая характеристика *Chironomus borokensis* sp. n. из группы *plumosus*. Цитология. 30(11) : 1364–1372. (Kerkis I.E., Filippova M.A., Shobanov N.A., Gunderina L.I., Kiknadze I.I. 1988. Karyological and genetical characteristics of *Chironomus borokensis* sp. n. from the *plumosus* group (Diptera, Chironomidae). Tsitologiya. 30(11) : 1364–1372.)
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. 2000. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae). Сибирский экологический журн. 4 : 445–460. (Kiknadze I.I., Istomina A.G. 2000. Karyotypes and chromosomal polymorphism in Siberian Chironomids (Diptera, Chironomidae). Siberian Ecol. J. 4 : 445–460.)
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. 1993. Цитогенетический мониторинг природных популяций хирономид Алтая в условиях антропогенных воздействий. В кн.: Генетические эффекты антропогенных факторов среды. Новосибирск. 81–90. (Kiknadze I.I., Istomina A.G., Gunderina L.I. 1993. Cytogenetic monitoring of natural populations of Altai chironomids under conditions of anthropogenic influences. In the book: Genetic effects of anthropogenic environmental factors. Novosibirsk. 81–90.)
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенчук Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. 1991. Кариотипы и морфология личинки трибы Chironomini. Atlas. Новосибирск: Наука, Сиб. отд.—ние. 115 с. (Kiknadze I.I., Shilova A.I., Kerkis I.E., Shobanov N.A., Zelentsov N.I., Grebenyuk L.P., Istomina A.G., Prasolov V.A. 1991. Karyotypes and larval morphology in tribe Chironomini. Atlas. Novosibirsk: Nauka Publish. 115 p.)
- Максимова Ф.Л. 1976. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* усть-ижорской природной популяции Ленинградской области. Цитология. 18(10) : 1264–1269. (Maximova F.L. 1976. The karyotype of *Chironomus plumosus* from Ust-Izhora wild population of Leningrad region. Tsitologiya. 18(10) : 1264–1268.)
- Петрова Н.А. 2013. Реорганизация политеменных хромосом личинок хирономид (Diptera, Chironomidae) и их реакция на мутагенное загрязнение окружающей среды (чернобыльская катастрофа). СПб.: ЗИН РАН. 98 с. (Petrova N.A. 2013. Reorganization of polytene chromosomes of chironomid larvae (Diptera, Chironomidae) as a response to mutagenic pollution of environment (Chernobyl ecocatastrophe). St. Petersburg: Zoological Institute. Russian Academy of Sciences. 98 p.)
- Петрова Н.А., Ильинская Н.Б., Кайданов Л.З. 1996. Адаптивный характер инверсионного полиморфизма у мотыля *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). Пространственное распределение инверсий по ареалу. Генетика. 32(12) : 1629–1642. (Petrova N.A., Ilyinskaya N.B., Kaidanov L.Z. 1996. Adaptive essof inversion polymorphism in *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). Spatial distribution of inversion sover species range. Genetika. 32(12) : 1629–1642.)
- Петрова Н.А., Клишко О.К. 2005. Цитодиагностика, инверсионный полиморфизм и В-хромосомы трех видов-двойников *Chironomus* группы “*plumosus*” (Diptera, Chironomidae) из Восточной Сибири. Зоол. журн. 84(8) : 838–849. (Petrova N.A., Klishko O.K. 2005. Cytodiagnosics, inversion polymorphism and B-chromosomes of three twin species of the *Chironomus* group “*plumosus*” (Diptera, Chironomidae) from Eastern Siberia. Zool. Zh. 84(8) : 838–849.)
- Полуконова Н.В., Белянина С.И., Михайлова П.В., Голыгина В.В. 2005. Сравнительный анализ кариотипов и кариофондов комаров-звонцов *Chironomus nuditaris* и *Ch. curabilis* (Chironomidae, Diptera). Зоол. журн. 84(2) : 195–206. (Polukonova N.V., Belyanina S.I., Michailova P.V., Golygina V.V. 2005. Comparative analysis of karyotypes and banding sequences pools of midges *Chironomus nuditaris* and *C. curabilis* (Chironomidae, Diptera). Zool. Zh. 84(2) : 195–206.)
- Провиз В.И., Базова Н.В. 2012. Кариотипические особенности *Chironomus entis* и *Chironomus borokensis* (Diptera, Chironomidae) из озера Котокельское (Прибайкалье). Зоол. журн. 91(9) : 1076–1084. (Proviz V.I., Bazova N.V. 2012. Karyotypic features of *Chironomus entis* and *Chironomus borokensis* (Diptera, Chironomidae) from Lake Kotokel (Lake Baikal basin). Zool. Zh. 91(9) : 1076–1084.)
- Филинкова Т.Н., Белянина С.И. 1993а. Новый вид рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из водоемов Полярного Урала и Ямала. Зоол. журн. 72(4) : 80–87. (Filinkova T.N., Belyanina S.I. 1993a. New species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) from water bodies of Polar Ural and Yamal. Zool. Zh. 72(4) : 80–87.)
- Филинкова Т.Н., Белянина С.И. 1993б. Характеристика двух северных видов рода *Chironomus* (Chironomidae, Diptera). Зоол. журн. 72(10) : 113–123. (Filinkova T.N., Belyanina S.I. 1993b. Characteristic of two polar midge species of the genus *Chironomus*. Zool. Zh. 72(10) : 113–123.)
- Шобанов Н.А. 1994а. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). I. Стандартизация дисков политеменных хромосом по системе Максимова. Цитология. 36(1) : 117–122. (Shobanov N.A. 1994a. Karyofund of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). 1. Standardization of banding patterns in Maximova’s system. Tsitologiya. 36(1) : 117–122.)
- Шобанов Н.А. 1994б. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч. Цитология. 36(1) : 123–128. (Shobanov N.A. 1994b. Karyofund of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). II. Inversion variants of chromosomal arms. Tsitologiya. 36(1) : 123–128.)
- Bauer H. 1935. Specheldrusenchromosomen der Chironomiden. Die Naturwissenschaften. 23 : 475–476.
- Devai G.Y., Miskolezi M., Wulker W. 1989. Standartization of chromosome arms B, C and D in *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 2 : 79–92.
- Keyl H.G. 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. Chromosoma. 13 : 464–514.
- Kiknadze 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.

**CHROMOSOMAL AND GENOMIC POLYMORPHISM IN POPULATIONS
OF LARVAE OF THE GENUS *CHIRONOMUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)
THUMMI CYTOLOGICAL COMPLEX FROM WATER BODIES OF THE URAL
AND THE SOUTH ZAURALYE**

T. N. Filinkova*

Urals State Pedagogical University, Department of Biology, Ecology and their teaching methods, Ekaterinburg, 620017 Russia
**e-mail: filink_57@mail.ru*

Based on the study of polytene chromosomes of chironomid larvae from the Ural and South Zauraliee water bodies, five species of the genus *Chironomus* were found, whose cytogenetic identification was accompanied by the study of chromosomal and genomic polymorphism. The average number of heterozygous inversions per individual in *Ch. plumosus* was 0.22–1.33, in *Ch. entis* – 0.17–0.44, in *Ch. borokensis* – 0.11–0.63. Karyotypes *Ch. curabilis* and *Ch. riparius* were standard. Frequency of B-chromosome larvae in *Ch. plumosus* is 0.01–0.15, in *Ch. entis* – 0.03. No other B chromosome species were detected.

Keywords: chironomids, species of the genus *Chironomus*, karyological analysis, chromosomal and genomic polymorphism