

УДК 591.342.5:591.81:575

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 хирономид 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 | 0.55 | 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 |
| vt3(5) | 0.60 | 0.20 | — | — | 0.20 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| vt4(12) | 0.17 | 0.17 | 0.08 | — | 0.25 | — | — | — | — | — | 0.08 | — | 0.08 | — | — | — | 0.08 | — | 0.32 |
| ek1(35) | 0.14 | 0.06 | 0.32 | 0.34 | 0.14 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| ek2(33) | 0.40 | 0.03 | 0.24 | 0.27 | — | — | — | — | — | — | — | — | 0.06 | — | — | — | — | — | 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 | 0.21 | — | 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