

УДК 595.771

ПОПУЛЯЦИОННО-КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФИТОФИЛЬНОГО *ENDOCHIRONOMUS TENDENS* F. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE). 2. ХРОСОМОСНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ

© 2021 г. А. А. Оглезнева^{а, *}, Н. А. Дурнова^а, М. Ю. Воронин^б

^аСаратовский государственный медицинский университет имени В.И. Разумовского,
Саратов, 410012 Россия

^бСаратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского,
Саратов, 410012 Россия

*e-mail: cucurbita25@gmail.com

Поступила в редакцию 06.08.2018 г.

После доработки 18.07.2020 г.

Принята к публикации 29.07.2020 г.

Изучен хромосомный полиморфизм в выборках личинок фитофильного *Endochironomus tendens* (Fabricius 1794), собранных в разных водоемах, относящихся к Волжскому (р. Терешка и р. Волга) и Донскому (реки Дон, Медведица и Хопер) бассейнам на территориях Саратовской и Волгоградской областей. Личинки собраны из тканей четырех видов прибрежно-водных растений (*Sparganium erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Typha angustifolia* L.). Всего в карионде *E. tendens* зарегистрировано 40 зиготических сочетаний хромосомных последовательностей. Семь сочетаний последовательностей обнаружены и описаны впервые: *tendA1.3*, *tendE4.5*, *tendE5.5*, *tend(DG)2.4*, *tend(DG)3.4*, *tend(DG)4.5*, *tend(DG)4.6*. Доля гетерозиготных особей составила 66.7–100 (99.8)%, среднее число гетерозиготных инверсий на особь 1.3–3.2 (2.2). В кариотипах личинок зарегистрировано 398 генотипических сочетаний последовательностей. Статистический анализ выборок хирономид, обитающих в одном субстрате, но в разных водоемах, выявил внутривидовую цитогенетическую дифференциацию. Например, между выборками личинок из сусака зонтичного, собранного в реках разных бассейнов (реки Терешка и Дон), установлено максимальное расстояние Махаланобиса, которое составило 6.70. При изучении хромосомной дифференциации между выборками личинок, собранными из разных субстратов, но в одном водоеме (на примере р. Медведица), максимальные расстояния Махаланобиса наблюдались между выборками из ежеголовника обыкновенного и сусака зонтичного – 2.63. Минимальные различия (0.35) наблюдались между выборками личинок из сусака зонтичного и стрелолиста обыкновенного. У фитофильного *E. tendens* наиболее выражена внутривидовая кариотипическая дифференциация, связанная с географической изменчивостью. Процесс хромосомной дифференциации *E. tendens* связан также с развитием адаптации личинок этого вида к минированию различных макрофитов, в процессе которой в кариотипах личинок формируются разнообразные геномные комбинации, позволяющие этому виду максимально осваивать широкий спектр экологических ниш.

Ключевые слова: политенные хромосомы, хромосомный полиморфизм, *Endochironomus tendens*

DOI: 10.31857/S0044513421010050

Популяции многих видов насекомых характеризуются высоким уровнем хромосомного полиморфизма, который может играть существенную роль в видообразовании. При аллопатрическом видообразовании со временем идет накопление различий в геномах дивергирующих групп, что в дальнейшем может привести к их полной репродуктивной изоляции. Например, у видов *Anopheles* (Diptera, Culicidae) процесс видообразования сопровождался изменением половой хромосомы и был связан с распространением исходной фор-

мы через Северную Америку в Евразию через Берингийский мост, затем в подходящих условиях предковая форма стала расширять свои территории (Ваулин, Новиков, 2016). При симпатрическом видообразовании обитание в различных экологических нишах приводит к формированию репродуктивного барьера, как у ряда видов двойников *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae), обитающих в Палеарктике (Гончаренко и др., 2011). С другой стороны, хромосомный полиморфизм является одним из факторов, позволяющих осо-

блям в популяциях приспосабливаться к разнообразным условиям среды. Взаимосвязь между адаптивной ролью хромосомных инверсий и экологическими факторами установлена для некоторых видов насекомых. Например, среди представителей семейства Simuliidae виды, имеющие широкий ареал, характеризуются высоким уровнем хромосомной изменчивости, что создает предпосылки для адаптации популяции к изменяющимся условиям среды (Чубарева, Петрова, 2003). Инверсионный полиморфизм у видов *Anopheles* имеет более выраженный адаптивный характер по сравнению с личинками рода *Chironomus* (Стегний, 1991), так как личинки видов *Anopheles* обитают у поверхностной пленки воды и более подвержены влиянию климатических факторов.

Представители семейства Chironomidae по широте освоения различных местообитаний в водной среде занимают лидирующее положение среди других двукрылых. Водный образ жизни их личинок связан с появлением разнообразных адаптаций и способствует широчайшему географическому распространению видов (Нарчук, 2004). Многие из представителей хирономид являются удобным цитогенетическим объектом для изучения хромосомного полиморфизма, ранее выявлен ряд закономерностей инверсионного полиморфизма у некоторых массовых видов родов *Chironomus* и *Camptochironomus* (Гундерина и др., 1996; Кикнадзе, 2008; Полуконова, Кармоков, 2013). На примере видов *Chironomus*, личинки которых обитают в бентосном слое водоемов, было установлено влияние географических факторов на процесс видообразования, при этом ведущую роль играет межконтинентальная изоляция, которая привела к дивергенции цитогенетической структуры палеарктических и неарктических популяций видов рода (Гундерина и др., 2009). Корреляция динамики хромосомного полиморфизма с влиянием факторов среды изучена недостаточно. Рассмотрено влияние ряда антропогенных факторов, таких как загрязнение тяжелыми металлами (Петрова и др., 2000) и радионуклидами (Кикнадзе, Истомина, 2009) на хромосомный аппарат хирономид. На примере *Chironomus plumosus* (Linnaeus 1758) показано, что изменения спектра и уровня хромосомного полиморфизма могут иметь адаптивный характер и зависят не только от экологических и климатических факторов, но и от микроусловий водоемов, в которых обитают личинки (Большаков, Шобанов, 2017).

Личинки фитофильных видов хирономид вступают в относительно тесные связи с высшей водной растительностью, обладают разной степенью специализации по отношению к минирующей или обрастающей погруженным органам макрофитов и напрямую подвержены влиянию субстрата, в котором обитают (Зимбалевская, 1981). Получены сведения о приуроченности хироно-

мид перифитона, в том числе и фитофильных хирономид, к заселяемым субстратам (Дурнова и др., 2011; 2012), однако взаимосвязи параметров хромосомного полиморфизма с обитанием в разных экологических условиях для фитофильных хирономид остаются не изученными.

Endochironomus tendens (Fabricius 1794) может служить хорошей моделью для анализа корреляций между цитогенетическими показателями и обитанием в различных субстратах, так как личинки этого вида широко распространены в водоемах разных типов и приспособлены к заселению как разлагающихся, так и живых частей разных видов прибрежно-водных растений (Дурнова и др., 2011; Оглезнева, Дурнова, 2013).

Цель настоящей работы – провести анализ хромосомного полиморфизма и цитогенетической дифференциации у личинок *E. tendens*, собранных из четырех растительных субстратов в разных водоемах Саратовской и Волгоградской областей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили 22 выборки (673 личинки 4-го возраста), собранные в летний период 2012–2015 гг. в Саратовской и Волгоградской областях. Личинки были извлечены из полуразложившихся листьев ежеголовника обыкновенного (*Sparganium erectum* L.), сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.), стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.), рогоза обыкновенного (*Typha angustifolia* L.), листьев телореза обыкновенного (*Stratiotes aloides* L.) и собраны в разных водоемах Волжского (реки Терешка и Волга) и Донского (реки Медведица и Хопер) бассейнов (табл. 1, см. часть 1). Определение личинок проводили по морфологическим признакам (Макарченко, 2006). Препараты полихромосом из клеток слюнных желез личинок готовили по этил-орсеиновой методике (Демин, Шобанов, 1990). Анализ препаратов проводили с использованием микроскопа Axioskop2 Plus, CCD-камеры AxioCamHRC и пакета программ AxioVision 4 (Zeiss, Германия) при увеличениях 10×40 и 10×100 . Дискриминантный анализ выполнен с использованием программы STATISTICA-10.0. Одна из малочисленных выборок (6 личинок из листьев *Stratiotes aloides* L.) не вошла в статистический анализ, для которого была использована 21 выборка (667 личинок). Рассчитаны частоты зиготических сочетаний последовательностей во всех выборках личинок, на основании которых были вычислены средние значения частот сочетаний последовательностей в объединенных выборках личинок (по субстратам). Проведен анализ с пошаговым исключением, который позволил выделить те хромосомные плечи, сочетания последовательностей в которых опре-

деляли достоверные различия в объединенных выборках личинок (табл. 4, 5). Проанализированы рассчитанные расстояния Махаланобиса между выборками личинок (табл. 6, 7, 8, 9).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для оценки внутривидового инверсионного полиморфизма использованы следующие параметры: спектр хромосомных последовательностей и их частоты (табл. 1), спектр и частоты зиготических сочетаний последовательностей, число гетерозиготных инверсий на особь в каждой выборке (табл. 2), спектр и частота геномных комбинаций (табл. 3).

Анализ геномных комбинаций в кариотипах личинок показал их высокое разнообразие. Всего зарегистрировано 398 сочетаний, из которых было выбрано 23 наиболее часто встречающиеся геномные комбинации, обнаруженные более чем в трех выборках (табл. 3), из них три комбинации (A2.3B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.1; A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3; A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.1F1.1) также доминировали в ранее изученных водоемах (Дурнова, 2009). Вследствие того, что было обнаружено огромное количество геномных сочетания даже на относительно ограниченном количестве выборок, геномные комбинации показали себя как недостаточно информативные при изучении межпопуляционной дифференциации.

Как наиболее показательные, нами подробно рассмотрены частоты сочетаний последовательностей в различных хромосомных плечах. Объем и структура изученного материала позволили сравнивать личинок, обитающих в одном субстрате, но в разных водоемах, а также сравнивать между собой выборки личинок, обитающих в пределах одного водоема, но заселяющих разные субстраты.

В выборках личинок, собранных из ежеголовника в четырех разных водоемах (табл. 4), различия определялись частотой сочетаний последовательностей в плечах *tendE*, *tend(DG)* и *tendB*. Например, в выборках личинок, собранных в р. Волга, с высокой частотой (82%) встречено сочетание *tendE1.1*, тогда как у личинок, собранных в р. Дон, наиболее частое сочетание — *tendE1.4* (50%). В выборках личинок, собранных в р. Волга, с высокой частотой встречено сочетание *tend(DG)2.2* (58%), а у личинок из рек Дон, Медведица и Хопер в плече *tend(DG)* было невозможно выделить доминирующее сочетание (табл. 4). В популяции из р. Волга доминировало сочетание последовательностей *tendB1.1* (75%), у личинок, собранных в реках Дон, Медведица и Хопер, с высокой частотой встречено сочетание *tendB1.2*: р. Дон — 52%, р. Медведица — 44%, р. Хопер — 53% (табл. 4).

В выборках личинок из сусака различия определялись по соотношению частот сочетаний последовательностей в плече *tendE*, *tend(DG)* и *tendA* (табл. 4). В выборках личинок из р. Терешка частота сочетания *tendE1.1* составила 63%, а в выборках личинок из р. Хопер доминировало сочетание *tendE1.4* (78%). В выборках личинок из р. Терешка встречены сочетания *tend(DG)1.2* (44%) и *tend(DG)1.4* (37%), тогда как у личинок, собранных в р. Дон, с высокой частотой встречено сочетание *tend(DG)2.4* (63%). У личинок, собранных из р. Терешка, сочетание последовательностей *tendA2.2* встречено с частотой 46%, а у личинок, собранных из р. Медведица, это сочетание встречено с частотой 74%. В выборках личинок, собранных из рек Дон и Хопер, доминировало сочетание *tendA3.3* (табл. 4).

В выборках личинок из стрелолиста, собранного из двух водоемов (реки Волга и Медведица), различия между выборками личинок определялись по частотам сочетаний в плечах *tendE* и *tendA*. В выборках личинок из р. Волга доминировало сочетание *tendE1.1* (87%), а у личинок, собранных из р. Медведица, с высокой частотой встретилось сочетание *tendE2.2* (50%). В выборках личинок из р. Волга сочетания последовательностей *tendA2.2* и *tendA2.3* встретились с одинаковой частотой (43%), тогда как у личинок из р. Медведица доминировало сочетание последовательностей *tendA2.2* (75%) (табл. 4).

В выборках личинок, собранных из рогоза, различия определялись сочетанием последовательностей в плечах *tendE*, *tend(DG)* и *tendB*. Так, у личинок, собранных из р. Волга, с высокой частотой встречено сочетание *tendE1.1* (81%), однако в выборках личинок из р. Медведица в плече *tendE* невозможно выделить доминирующие сочетания последовательностей (табл. 4). У личинок, собранных из р. Волга, с высокой частотой встречено сочетание *tend(DG)2.2* (56%), тогда как у личинок из р. Медведица сочетание *tend(DG)2.2* встречено с частотой 36% (табл. 4). В выборках личинок, собранных в р. Волга, встречено с высокой частотой сочетание *tendB1.1* (63%), а у личинок из р. Медведица сочетание последовательностей *tendB1.1* встречено с частотой 48% (табл. 4).

Проведен также статистический анализ частоты встречаемости сочетаний последовательностей у личинок, обитающих в разных субстратах в пределах одного водоема (табл. 5). Для р. Медведица установлено, что различия между выборками из разных субстратов определяются по частотам сочетаний последовательностей в плечах *tendE*, *tendDG*, *tendA* (табл. 5). В выборках личинок, собранных из ежеголовника, сусака и рогоза, в плече *tendE* было невозможно выделить доминирующее сочетание последовательностей, а в выборках личинок из стрелолиста доминировало

Таблица 1. Частоты последовательностей в хромосомных плечах *E. tendens* F. из водоемов Саратовской и Волгоградской областей

Последовательности	Выборки																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
E1	0.52	0.77	0.56	0.54	0.63	0.63	0.53	0.53	0.52	0.85	0.47	0.13	0.72	0.75	0.39	0.67	0.29	0.20	0.91	0.94	0.83	0.83
E2	0	0	0.01	0	0.08	0.18	0.27	0.03	0.30	0	0.04	0.63	0.04	0	0	0.33	0.11	0.34	0.09	0.09	0.13	0
E3	0	0.14	0.07	0	0	0.10	0.09	0	0.11	0	0	0.02	0.01	0	0	0	0.03	0.02	0	0	0.21	0
E4	0.45	0.09	0.25	0.32	0.12	0	0.12	0.30	0.07	0.11	0.47	0.17	0.19	0.13	0.55	0	0.03	0.05	0	0.02	0	0.27
E5	0.03	0	0.17	0.15	0.08	0.04	0.05	0.14	0	0.02	0	0	0.04	0.12	0.05	0	0.86	0.64	0	0	0	0
F1	0.48	0.56	0.66	0.74	0.69	0.82	0.8	0.75	0.80	0.65	0.81	0.73	0.79	0.57	0.11	0.67	1	0.98	0.59	0.50	0.33	0.91
F2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0
F3	0.28	0.46	0.34	0.26	0.31	0.17	0.2	0.26	0.20	0.33	0.19	0.20	0.21	0.25	0.89	0.33	0	0	0.41	0.46	0.67	0.19
F4	0.03	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
C1	0.93	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
C2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C3	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)1	0.07	0.09	0.01	0	0.04	0.44	0.18	0	0.04	0	0.14	0	0.01	0	0	0.17	0	0	0	0.09	0.13	0.30
(DG)2	0.55	0.32	0.28	0.20	0.27	0.35	0.68	0.31	0.52	0.63	0.83	0.83	0.56	0.38	0.39	0.83	0	0.02	0.74	0.67	0.67	0.56
(DG)3	0.03	0.18	0.23	0.17	0.15	0	0.39	0.29	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.07	0	0
(DG)4	0.32	0.23	0.45	0.56	0.46	0.20	0.09	0.36	0.44	0.19	0.01	0.04	0.29	0.49	0.44	0	0	0	0.26	0.15	0.17	0.24
(DG)5	0.02	0.18	0	0	0.08	0	0	0	0	0.17	0	0	0.15	0.13	0	0	0.17	0.27	0	0.02	0	0
(DG)6	0	0	0.02	0.06	0	0	0	0.04	0	0.02	0	0	0	0	0.17	0	0.51	0.44	0	0	0	0
A1	0	0.05	0	0	0	0.11	0.3	0	0.01	0.24	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0.08	0.22
A2	0.52	0.46	0.53	0.52	0.58	0.57	0.76	0.36	0.65	0.28	0.89	0.97	0.43	0.25	0.22	0.67	0	0	0.50	0.65	0.63	0.11
A3	0.46	0.50	0.44	0.46	0.58	0.32	0.2	0.53	0.33	0.46	0.11	0.03	0.50	0.61	0.64	0.33	0	0	0.48	0.33	0.25	0.67
A4	0.07	0	0.03	0.02	0	0	0.04	0.11	0.01	0.02	0	0	0.07	0.13	0.11	0	0.29	0.80	0	0.02	0.17	0
B1	0.48	0.64	0.59	0.50	0.65	0.70	0.47	0.49	0.62	0.93	0.26	0.33	0.41	0.33	0.25	1	0.66	0.20	0.86	0.61	0.75	0.67
B2	0.52	0.36	0.41	0.50	0.35	0.30	0.53	0.51	0.38	0.07	0.74	0.67	0.59	0.67	0.75	0	0.09	0	0.18	0.39	0.25	0.33

Таблица 2. Частоты зиготических сочетаний последовательностей в хромосомных плечах *E. tenebris* F. из водоемов Саратовской и Волгоградской областей

Зиготическое сочетание последовательностей	Выборки																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
E1.1	0.27	0.55	0.20	0.30	0.54	0.63	0.51	0.28	0.28	0.71	0.25	0.07	0.47	0.13	0	0.83	0.86	0.85	0.81	0.87	0.75	0.67
E1.2	0	0	0.02	0	0.08	0	0.39	0.02	0.14	0.04	0.39	0.07	0.07	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
E2.2	0	0.27	0.03	0	0	0.02	0	0	0	0	0.28	0.13	0.03	0	0.17	0	0	0	0	0.52	0	0
E1.3	0.04	0.18	0.41	0.30	0.08	0.15	0.09	0.30	0.28	0	0	0	0.35	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E1.4	0.01	0	0.25	0.19	0.08	0.04	0.62	0.17	0.06	0.22	0.08	0.07	0.05	0.50	0.78	0	0.14	0.02	0	0.09	0.17	0.33
E4.4	0	0	0	0	0	0	0.14	0.02	0	0	0	0.53	0	0	0.11	0	0	0.02	0.19	0	0	0
E1.5	0.23	0	0.03	0.11	0	0.05	0	0.11	0.08	0.22	0	0	0	0.13	0	0	0	0	0	0	0	0
E4.5	0	0	0.03	0.11	0.15	0.15	0.18	0.08	0.16	0	0	0.13	0.03	0.25	0.11	0	0	0	0	0	0.08	0
E5.5	0	0	0.03	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F1.1	0.50	0.36	0.41	0.48	0.54	0.04	0.62	0.53	0.64	0.30	0.61	0.60	0.58	0.76	0.34	0.41	0.32	0.33	0.41	0.26	0.17	0.83
F1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F1.3	0.30	0.36	0.50	0.52	0.31	0.17	0.70	0.44	0.32	0.67	0.39	0.27	0.42	0.25	0.22	0.67	0.51	0.42	0.37	0.48	0.33	0.17
F3.3	0.07	0	0	0	0	0.04	0.06	0	0	0	0	0.07	0	0	0.33	0	0.17	0.20	0.22	0.28	0.50	0
F1.4	0.13	0.27	0.09	0	0.15	0	0	0.04	0.04	0.04	0	0	0	0	0.11	0	0	0.02	0	0	0	0
F4.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0.03	0	0.04	0	0
C1.1	0.93	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.98	1	0.96	1	1
C1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0
C1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C3.3	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
(DG)1.1	0.07	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
(DG)1.2	0.07	0.18	0	0	0.08	0.44	0.70	0	0.06	0	0.28	0.13	0	0	0	0.17	0	0	0	0.04	0	0.17
(DG)2.2	0.30	0.18	0.14	0.11	0.15	0.11	0.98	0.25	0.36	0.48	0.67	0.67	0.46	0	0.22	0.83	0.29	0.78	0.56	0.52	0.45	0.50
(DG)2.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)3.3	0.03	0	0.05	0	0	0	0.04	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0	0.04	0	0
(DG)1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)1.4	0.07	0	0.02	0	0	0.37	0.03	0	0.02	0	0	0	0	0.50	0	0	0	0	0	0.04	0	0
(DG)2.4	0.40	0	0.28	0.19	0.15	0.04	0	0.11	0.26	0.26	0.03	0.20	0.19	0.63	0.33	0	0.66	0.20	0.37	0.02	0.33	0
(DG)3.4	0	0.36	0.38	0.37	0.31	0	0.07	0.45	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)4.4	0.07	0.18	0.09	0.22	0.15	0	0.10	0.04	0.30	0.19	0	0	0.13	0	0.11	0	0	0	0.07	0	0	0
(DG)4.5	0.03	0	0	0	0.15	0	0	0	0	0.04	0	0	0.18	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
(DG)4.6	0.03	0	0.05	0.11	0	0	0	0.08	0	0.04	0	0	0	0	0.33	0	0	0	0	0	0	0
A1.1	0	0	0	0	0	0.04	0.03	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0.08	0.17
A1.2	0	0.09	0	0	0	0.04	0	0	0.02	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.04	0	0	0
A2.2	0	0	0	0	0	0.11	0.67	0	0	0.04	0.81	0.93	0	0	0	0.50	0.18	0.27	0.22	0.44	0.50	0.33
A1.3	0.37	0.09	0.27	0.19	0.31	0.41	0	0.15	0.44	0	0	0	0.24	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2.3	0.30	0.64	0.54	0.67	0.54	0.30	0.4	0.42	0.40	0.44	0.17	0.07	0.39	0.13	0.33	0.50	0.52	0.44	0.52	0.44	0.25	0.33
A3.3	0.13	0	0.06	0.04	0	0	0.16	0.23	0.02	0.22	0.03	0	0.14	0.63	0.63	0	0.29	0.20	0.22	0.09	0.08	0.17
A3.4	0.20	0.18	0.14	0.11	0.15	0.11	0.09	0.21	0.12	0.04	0	0	0.24	0.13	0.11	0	0.03	0.05	0	0.04	0.08	0
B1.1	0.27	0.46	0.39	0.15	0.39	0.52	0.59	0.19	0.48	0.85	0.08	0.13	0.17	0.13	0.44	1	0.86	0.64	0.63	0.44	0.67	0.50
B1.2	0.43	0.36	0.39	0.71	0.54	0.37	0.69	0.60	0.28	0.15	0.33	0.40	0.49	0.25	0.44	0	0.11	0.34	0.37	0.35	0.17	0.33
B2.2	0.30	0.18	0.22	0.15	0.08	0.22	0.72	0.21	0.24	0	0.56	0.47	0.35	0.63	0.11	0	0.03	0.02	0	0.23	0.17	0.17
Доля гомозиготных особей, %	0	0	0	0	0	7.4	7.5	3.8	2	11.1	2.8	13.3	0	0	0	0	2.8	16.9	11.1	4.3	16.7	33.3
Доля гетерозиготных особей, %	100	100	100	100	100	92.6	92.5	96.2	98	88.9	97.2	86.7	100	100	100	100	97.2	83.1	88.9	95.7	83.3	66.7
Среднее число гетерозиготных инверсий на одну особь	2.33	2.36	3.06	3.19	2.54	2.52	2.06	3.09	2.02	2.00	1.42	1.33	2.36	2.36	2.78	1.33	1.97	1.58	1.85	2.05	1.67	1.50

Таблица 3. Частоты наиболее часто встречающихся геномных комбинаций у *E. tenidens* F. из водоемов Саратовской и Волгоградской областей

№ п/п	Геномные комбинации	Выборки																					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	A2.2B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0.09	0	0
2	A2.2B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0.17	0	0	0.06	0.04	0	0	0
3	A2.2B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0.06	0.02	0.07	0	0	0
4	A2.2B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0.04	0.07	0	0	0
5	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.2F1.1	0	0	0	0	0	0.13	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.4F1.3	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0
8	A2.2B2.2C1.1DG1.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0.03	0	0.02	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.2F1.1	0	0	0	0	0	0.03	0	0.04	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.50	0.03	0.06	0	0	0	0	0.17
11	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.10	0	0	0.08	0
12	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.4F1.1	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0.02	0.04	0	0	0
13	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.4F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0.04	0	0
14	A2.3B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.02	0.07	0	0	0
15	A2.3B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.09	0.04	0	0.04	0	0
16	A2.3B1.1C1.1DG2.4E1.1F3.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0.04	0	0.08	0
17	A2.3B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.06	0.07	0.03	0	0	0	0	0	0.08	0.07	0	0	0
18	A2.3B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.04	0.09	0	0
19	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.08	0
20	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.4F1.3	0.11	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0.04	0	0.02	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0
22	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.2F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.4F1.1	0	0	0	0	0	0.02	0	0.04	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 4. Среднее значение частот сочетаний последовательностей (%) у личинок, собранных в разных реках из ежеголовника, сусака, стрелолиста, рогоза

Сочетание последовательностей	Ежеголовник обыкновенный			
	р. Медведица	р. Хопер	р. Дон	р. Волга
E1.1	39	25	24	82
E1.4	28	35	50	16
(DG)2.2	24	17	42	58
(DG)2.4	28	20	16	35
(DG)3.4	15	40	0	0
B1.1	33	27	18	75
B1.2	44	53	52	23

Сусак зонтичный

Сочетание последовательностей	р. Медведица	р. Хопер	р. Дон	р. Терешка
	E1.1	22	0	33
E1.4	25	78	50	15
(DG)1.2	31	0	0	44
(DG)2.2	53	22	0	11
(DG)1.4	1	0	0	37
(DG)2.4	7	33	63	4
A2.2	74	0	0	46
A3.3	4	56	63	8

Стрелолист обыкновенный

Сочетание последовательностей	р. Медведица	р. Волга
	E1.1	38
E2.2	50	0
(DG)1.2	25	4
(DG)2.2	60	52
(DG)2.4	10	22
A2.2	75	43
A2.3	19	43

Рогоз узколистый

Сочетание последовательностей	р. Медведица	р. Волга
	E1.1	28
E1.4	28	19
(DG)2.2	36	56
(DG)2.4	26	37
(DG)4.4	30	7
B1.1	48	63
B1.2	28	37

Таблица 5. Среднее значение частот сочетаний последовательностей (%) у личинок, собранных в одной реке из ежеголовника, сусака, стрелолиста и рогоза

Сочетание последовательностей	Субстрат			
	Ежеголовник обыкновенный	Сусак зонтичный	Стрелолист обыкновенный	Рогоз обыкновенный
р. Медведица				
E1.1	39	22	38	28
E1.2	0	18	0	14
E2.2	31	4	50	0
E1.4	28	25	10	28
(DG)1.2	0	31	25	6
(DG)2.2	24	53	60	36
(DG)2.4	28	7	10	26
A2.2	30	74	75	44
A2.3	43	18	19	40
р. Хопер				
Сочетание последовательностей	Ежеголовник обыкновенный	Сусак зонтичный		
A2.2	21	0		
A2.3	51	33		
A3.4	12	11		
A3.3	16	56		
р. Волга				
Сочетание последовательностей	Ежеголовник обыкновенный	Стрелолист обыкновенный	Рогоз обыкновенный	
B1.1	75	43	63	
B1.2	23	35	37	
B2.2	2	22	0	

Таблица 6. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (*p*-уровень) (слева снизу) между выборками личинок из ежеголовника обыкновенного

Водоемы	Волга	Дон	Медведица	Хопер
Волга		2.68	1.96	3.32
Дон	0.00		0.26	0.67
Медведица	0.00	0.05		0.25
Хопер	0.00	0.00	0.02	

Таблица 7. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (*p*-уровень) (слева снизу) между выборками личинок из сусака зонтичного

Водоемы	Терешка	Медведица	Хопер	Дон
Терешка		1.24	6.23	6.70
Медведица	0.00		5.79	6.45
Хопер	0.00	0.00		1.68
Дон	0.00	0.00	0.34	

Таблица 8. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (p -уровень (слева снизу) между выборками из р. Медведица)

Субстраты	Ежеголовник обыкновенный	Сусак зонтичный	Рогоз обыкновенный	Стрелолист обыкновенный
Ежеголовник обыкновенный		2.63	0.79	2.36
Сусак зонтичный	0.00		1.43	0.35
Рогоз обыкновенный	0.00	0.00		1.79
Стрелолист обыкновенный	0.00	0.14	0.00	

Таблица 9. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (p -уровень (слева снизу) между выборками из р. Волга)

Субстраты	Ежеголовник обыкновенный	Стрелолист обыкновенный	Рогоз обыкновенный
Ежеголовник обыкновенный		1.25	0.07
Стрелолист обыкновенный	0.00		1.01
Рогоз обыкновенный	0.96	0.07	

сочетание *tendE2.2* (50%). В плече *tendDG* для выборок личинок из ежеголовника и рогоза доминирующего сочетания последовательностей не было (табл. 5). В выборках личинок, собранных из сусака, доминировало сочетание *tendDG2.2* (53%), так же как и в выборках личинок из стрелолиста (60%). В выборках личинок, собранных из стрелолиста, доминировало сочетание *tendA2.2* (75%), так же как и в выборках из сусака (74%). В выборках личинок, собранных из рогоза и ежеголовника, сочетания последовательностей *tendA2.2* и *tendA2.3* были встречены примерно с одинаковой частотой (табл. 5).

Для р. Хопер установлено, что различия между выборками личинок из ежеголовника и сусака определялись только по частоте сочетаний последовательностей в плече *tendA* (табл. 5). В выборках личинок из ежеголовника доминировало сочетание *tendA2.3* (51%), в выборках из сусака доминировало сочетание *tendA3.3* (56%) (табл. 5).

У личинок, собранных в р. Волга из рогоза, ежеголовника и стрелолиста, различия между выборками личинок определялись по соотношению сочетаний последовательностей в плече *tendB*. В выборках личинок из рогоза и ежеголовника были встречены только сочетания *tendB1.1* и *tendB1.2* в (табл. 5). В выборках личинок из стрелолиста были встречены все сочетания, описанные для этого плеча: *tendB1.1* (43%), *tendB1.2* (35%), *tendB2.2* (22%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее при изучении цитогенетической структуры популяций *E. tendens* в Саратовской и Самарской областях (Дурнова, 2009) было установлено, что по количеству инверсионных вариантов последовательностей наиболее полиморфными в кариотипе этого вида является плечо *tendE*, для которого было описано пять последовательностей, и плечи *tendDG* и *tendA*, для которых описаны по четыре последовательности. В результате проведенного исследования было обнаружено, что наиболее полиморфным является *tendDG*, для которого зарегистрировано шесть инверсионных вариантов и двенадцать зиготических комбинаций последовательностей; для плеча *tendE* выявлено пять последовательностей и девять сочетаний, для *tendA* – четыре последовательности и семь сочетаний.

При исследовании кариотипической структуры популяций *E. tendens* из водоемов Болгарии (Michailova, Gercheva, 1982; Michailova; 1987; 1992; 1996), а также Саратовской и Самарской (Дурнова, 2009) областей был отмечен высокий уровень хромосомного полиморфизма и выявлено, что внутри вида существуют два цитотипа. Личинки, которые относятся к цитотипу I и которые имеют специфические гомозиготные сочетания последовательностей (*tendA1.1* и *tend(DG)1.1*), были собраны в водоемах Болгарии и Венгрии из тканей рогоза широколистного, а личинки, относящиеся к цитотипу II (последовательности *tendA2.2* и *tend(DG)2.2*), минировали ткани чилима и редко

заселяли ткани рогоза широколистного (Michailova, 1992). В выборках, собранных нами, особей, относящихся к цитотипу I, не было встречено, но в ряде выборок (табл. 2) с низкой частотой встречены “гибридные” особи, в кариотипе которых плечо *tend(DG)* содержало хромосомные последовательности обоих цитотипов – *tend(DG)*1.2. Такие особи были встречены в сусаке, стрелолисте и ежеголовнике, но даже в этих выборках доминировали особи, относящиеся к цитотипу II (*tend(DG)*2.2) и *tend(A2.2)*.

Установлена цитогенетическая дифференциация личинок, обитающих в одинаковом субстрате (ежеголовник, сусак, стрелолист или рогоз), но в разных водоемах (реки Медведица, Хопер, Дон, Волга). В результате проведенного статистического анализа установлено, что среди личинок *E. tendens* из ежеголовника, собранных в разных водоемах, наибольшие расстояния Махаланобиса наблюдались между выборками, собранными из рек разных бассейнов: из р. Волга и р. Хопер – 3.32, из р. Волга и р. Дон – 2.68, из р. Медведица и р. Волга – 1.96. Расстояния Махаланобиса между выборками личинок, собранными в водоемах бассейна р. Дон, составили: из р. Медведица и р. Хопер – 0.25; из р. Медведица и р. Дон – 0.26; из р. Дон и р. Хопер – 0.67, т.е. выборки личинок были сходны между собой. Обнаруженные различия достоверны, $p \leq 0.0005$ (табл. 6).

Для хирономид, собранных из сусака, было выявлено, что выборки личинок из р. Терешка отличаются от выборок личинок из водоемов Донского бассейна, расстояния Махаланобиса составляют от 1.24 до 6.70. Наибольшее значение расстояния Махаланобиса обнаружено между выборками личинок, собранных из разных бассейнов: из р. Терешка и р. Дон – 6.70 (табл. 7). Между выборками личинок, собранными из рек Донского бассейна, расстояния Махаланобиса составили: из р. Медведица и р. Дон – 6.45, из р. Медведица и р. Хопер – 5.79, выборки личинок, собранные в р. Хопер и в р. Дон различаются незначительно – 1.68, (табл. 7). Все обнаруженные различия достоверны, $p \leq 0.0005$ (табл. 7).

Расстояние Махаланобиса между выборками личинок, собранными из рогоза в р. Волга и р. Медведица, составило 2.27. Между выборками личинок, собранными из стрелолиста в р. Волга и р. Медведица расстояния Махаланобиса составило 1.79. Обнаруженные различия достоверны ($p \leq 0.0005$).

При анализе цитогенетической дифференциации фиофильных хирономид были рассмотрены различия в кариотипах личинок *E. tendens*, заселяющих разные субстраты в пределах одного во-

доема (на примере рек Медведица, Волга и Хопер). При проведении статистического анализа было выявлено, что среди выборок личинок, собранных в р. Медведица, максимальные различия были между выборками из ежеголовника и сусака – 2.63, а также из ежеголовника и стрелолиста – 2.36. Расстояние Махаланобиса между выборками личинок из рогоза и стрелолиста составило 1.79, минимальные различия выявлены между выборками из рогоза и ежеголовника – 0.79 и из стрелолиста и сусака – 0.35 (табл. 8). В р. Хопер расстояние Махаланобиса между выборками личинок, собранными из ежеголовника и сусака, составило 1.58. В р. Волга максимальные различия были выявлены у личинок, собранных из ежеголовника и стрелолиста – 1.25. Расстояние между выборками личинок, собранными из рогоза и стрелолиста составило 1.01. Минимальные различия между выборками личинок были у хирономид, собранных из ежеголовника и рогоза – 0.07 (табл. 9).

Высокое разнообразие хромосомных последовательностей и их комбинаций в кариофонде *E. tendens* обусловлено не только обитанием личинок в разных растениях, но также, безусловно, связано и с другими параметрами водоемов (гидродинамическая активность, кислородный режим, химический состав воды, трофность и т.д.). Аналогичная система хромосомного полиморфизма была описана ранее для личинок бентосного *Ch. plumosus*, которые обитают в различных микроусловиях Рыбинского водохранилища и которые относятся к одной обобщенной популяции. Для всех выборок личинок *Ch. plumosus* характерны общие последовательности, но, если рассматривать каждую изученную точку как самостоятельную популяцию, можно было выделить последовательности, уникальные для каждой из них. Вероятно, в цитогенетической структуре популяции заложены регуляторные механизмы, позволяющие особям максимально адаптироваться к условиям обитания (Большаков, Шобанов, 2017).

Накопленные данные по структуре кариофонда *E. tendens* (по изменению спектра и частот хромосомных последовательностей, частот зиготических сочетаний и геномных комбинаций и числу гетерозиготных инверсий на особь) показали чрезвычайно высокий уровень хромосомного полиморфизма в популяциях этого вида. Разнообразные зиготические сочетания, и еще более разнообразные геномные комбинации у личинок *E. tendens*, вероятно, обеспечивают цитогенетическую основу адаптационных возможностей, тем самым позволяя виду максимально эффективно осваивать среду обитания. У личинок *E. tendens*

наиболее выражена внутривидовая кариотипическая дифференциация, которая связана с географической изменчивостью, но процесс хромосомной дифференциации *E. tendens* также связан с развитием адаптации личинок этого вида к минированию различных макрофитов, т.к. высшие водные растения создают уникальные микроусловия для местообитания фиитофильных хирономид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.В., Шобанов Н.А., 2017. Влияние микроусловий среды обитания на формирование цитогенетической структуры популяции *Chironomus plumosus* из Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ РАН. Т. 80. № 83. С. 20–29.
- Ваулин О.В., Новиков Ю.М., 2016. Филогенетические связи между палеарктическими видами *Anopheles* комплекса *tauculipennis* (Diptera: Culicidae), установленные при использовании разных методов. Проблема консенсуса // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 20. № 5. С. 695–703.
- Гончаренко Г.Г., Митрофанов В.Г., Сурков А.А., Корочкин Л.И., 2011. Этапы видообразования у видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* Палеарктики // Доклады академии наук. Т. 441. № 4. С. 561–564.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Айманова К.Г., Истомина А.Г., Провиз В.И., Салова Т.А., Ракишева А.Ж., Батлер М.Дж., 1996. Цитогенетическая дифференциация природных и лабораторных популяций *Samptochironomus tentans* (Chironomidae, Diptera) // Генетика. Т. 31. № 12. С. 53–67.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Батлер М., 2009. Географическая дифференциация геномной ДНК *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) в природных популяциях голарктики // Генетика. Т. 45. № 1. С. 64–72.
- Демин С.Ю., Шобанов Н.А., 1990. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в европейской части СССР // Цитология. Т. 32. № 10. С. 1046–1054.
- Дурнова Н.А., 2009. Хромосомный полиморфизм и цитотипы *Endochironomus tendens* F. (Diptera, Chironomidae) из водоёмов Саратовской и Самарской областей // Цитология. Т. 51. № 7. С. 592–601.
- Дурнова Н.А., Воронин М.Ю., Оглезнева А.А., 2012. Избирательность заселения макрофитов некоторыми видами хирономид-минеров (Diptera, Chironomidae) // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Сб. науч. трудов. Саратов: Изд. Сарат. ун-та. Вып. 10. С. 55–58.
- Дурнова Н.А., Воронин М.Ю., Сухова Е.И., 2011. Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид в водоёмах Саратовской области // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 304–313.
- Зимбалевская Л.Н., 1981. Фиитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наукова думка. 216 с.
- Кикнадзе И.И., 2008. Роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяции и видов *Chironomus* (Diptera) // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 686–701.
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., 2009. Хромосомная изменчивость в природных популяциях комара звонца *Chironomus aprilinus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Евразийский энтомологический журнал. Т. 8. № 1. С. 9–17.
- Макарченко Е.А., Макарченко М.А., 2006. Семейство Chironomidae – комары-звонцы // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. VI. Ч. 4. Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука. С. 204–734.
- Нарчук Э.П., 2004. Комары семейства Chironomidae – наиболее адаптированные к водной среде двукрылые насекомые (Diptera) // Евразийский энтомологический журнал. Т. 3. № 4. С. 259–264.
- Оглезнева А.А., Дурнова Н.А., 2013. Гидрофильные растения р. Медведицы и их связь с фиитофильными видами хирономид // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 11. С. 67–72.
- Петрова Н.А., Михайлова П.В., Селла Г., Рамелла Л., Боверо С., Зелано В., Реголи Ф., 2000. Структурно-функциональные изменения политенных хромосом *Chironomus riparius* из водоёмов Италии, загрязнённых тяжёлыми металлами // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 511–521.
- Полуконова Н.В., Кармоков М. Х., 2013. Микроэволюционные изменения в популяциях *Chironomus nuditarsis* Str. (Keyl, 1962) (Chironomidae, Diptera) Центрального Кавказа // Генетика. Т. 49. № 2. С. 175–181.
- Стегний В.Н., 1991. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 136 с.
- Чубарева Л.А., Петрова Н.А., 2003. Кариотипы мошек (Diptera, Simuliidae) мировой фауны // Энтомологическое обозрение. Т. 82. № 1. С. 157–222.
- Michailova P.V., 1987. Comparative karyological analysis of species of genus *Endochironomus* Kieff. // Entomology. V. 29. P. 105–111.
- Michailova P.V., 1992. *Endochironomus tendens* (F.) (Diptera, Chironomidae) an example of stasipatric speciation // Netherlands Journal of Aquatic Ecology. V. 26. P. 173–180.
- Michailova P.V., 1996. Cytotaxonomy of Chironomidae (Diptera) from Lake Shalba: cytogenetic evidence for introgressive hybridization // Hydrobiologia. V. 3. P. 173–180.
- Michailova P.V., Gercheva P., 1982. Cytotaxonomical characteristics of the genus *Endochironomus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Caryologia. V. 35. P. 33–56.

**POPULATIONAL KARYOLOGICAL ANALYSIS OF THE PHYTOPHILOUS
ENDOCHIRONOMUS TENDENS F. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE).
2. CHROMOSOME POLYMORPHISM AND CYTOGENETIC
DIFFERENTIATION IN POPULATIONS**

A. A. Oglezneva^{1, *}, N. A. Durnova¹, M. Yu. Voronin²

¹Razumovsky Saratov State Medical University, Saratov, 410012 Russia

²Saratov State University, Saratov, 410012 Russia

*e-mail: cucurbita25@gmail.com

Chromosomal polymorphism in samples of the phytophilous larvae of *Endochironomus tendens* (Fabricius 1794) collected in different reservoirs and belonging to the Volga (the Tereshka and Volga rivers) and Don (the Don, Medveditsa and Khoper rivers) river basins in the Saratov and Volgograd regions was studied. The larvae were taken from tissues of four species of littoral aquatic plants (*Sparganium erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Typha angustifolia* L.). In total, 40 zygotic combinations of chromosomal sequences were registered in the karyotypes of *E. tendens*. For the first time, seven combinations of sequences: *tend*A1.3; *tend*E4.5; *tend*E5.5; *tend*(DG)2.4; *tend*(DG)3.4; *tend*(DG)4.5; *tend*(DG)4.6, were discovered and described. The number of heterozygous individuals amounted to 66.7–100 (99.8)%, the average number of heterozygous inversions per individual being 1.3–3.2 (2.2). Three hundred and ninety eight genotypic combinations of sequences in chromosomal arms of the larvae were recorded and the frequency of their occurrence was analyzed. Statistical analysis of the samples of chironomids living in one substrate, but in different water bodies, revealed intraspecific cytogenetic differentiation. For example, between the samples of larvae from *B. umbellatus* L. collected from various river basins (the Tereshka and Don rivers), the maximum distance of Mahalanobis was 6.70. By studying the chromosomal differentiation between the larval samples collected from different substrates, but in the same water body (for example, in the Medveditsa River), the maximum distance of Mahalanobis was observed between the samples of larvae collected from *S. erectum* and *B. umbellatus*, reaching 2.63. The minimal differences (0.35) were observed between the larval samples of *B. umbellatus* and *S. sagittifolia*. In the phytophilous *E. tendens* larvae, intraspecific karyotypic differentiation was most pronounced, this being associated with geographic variability. The process of chromosomal differentiation in *E. tendens* was also established to be related to the development of larval adaptations to mining the various macrophytes, during which a variety of genomic combinations must have been formed in the karyotypes of larvae allowing this species to maximally exploit its habitat.

Keywords: polytene chromosomes, chromosomal polymorphism, *Endochironomus tendens*