



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2023. Т. 23, вып. 4. С. 461–471
Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2023, vol. 23, iss. 4, pp. 461–471
<https://ichbe.sgu.ru> <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-4-461-471>, EDN: YEIHNQ

Научная статья
УДК 595.771

Цитогенетическая характеристика видов рода *Chironomus* группы “*plumosus*” (Diptera, Chironomidae) природно-территориальных комплексов Уральского региона



Т. Н. Филинкова

Уральский государственный педагогический университет, Россия, 620017, г. Екатеринбург, пр. Космонавтов, д. 26

Филинкова Татьяна Николаевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, химии, экологии и методики их преподавания, filink_57@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0003-2819-8143>

Аннотация. Изучены политенные хромосомы клеток слюнных желез личинок *Ch. plumosus* L. 1758, *Ch. entis* Shobanov 1989, *Ch. borokensis* Kerkis et al. 1988 и *Ch. curabilis* Beljanina et al. 1990 из 20 водоемов шести природно-территориальных комплексов уральского региона. На основе цитотаксономического исследования установлено, что природные комплексы отличаются между собой видовым составом группы “*plumosus*”, соотношением (в %) между видами, теми или иными параметрами цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus*, *Ch. entis* и *Ch. borokensis*. Обнаружена достоверно более низкая частота встречаемости последовательности хромосомных дисков pluA1.2 в пределах Уральской равнинно-горной страны (Западный предгорный и Среднеуральский низкогорный районы) по сравнению с природными комплексами на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнины на стыке с Уральским горным хребтом. Популяции *Ch. plumosus* Уральской равнинно-горной страны имеют между собой более низкие цитогенетические расстояния по сравнению с популяциями *Ch. plumosus* на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнины на стыке с Уральским горным хребтом. Относительно *Ch. entis* данные территории отличаются между собой отсутствием в пределах Уральской равнинно-горной страны последовательности хромосомных дисков entA1.2. По цитогенетическим расстояниям популяции *Ch. entis* на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнинной страны на стыке с Уральским горным хребтом отличаются в большую сторону от популяции *Ch. entis* Уральской равнинно-горной страны, чем между собой. В направлении север – юг следует указать на достоверно более низкую частоту встречаемости последовательности хромосомных дисков borB1.2 в пределах Уральской равнинно-горной страны (Восточный подгорный район) относительно природного комплекса с более южным местоположением в пределах Западно-Сибирской равнинной страны (Туринский равнинный район). Для *Ch. borokensis* впервые подсчитаны межпопуляционные цитогенетические расстояния (0.0128 ± 0.0017), отличающиеся по данному показателю между природными комплексами Уральского региона не установлены.

Ключевые слова: род *Chironomus*, группа “*plumosus*”, цитогенетическая изменчивость, природно-территориальные комплексы

Для цитирования: Филинкова Т. Н. Цитогенетическая характеристика видов рода *Chironomus* группы “*plumosus*” (Diptera, Chironomidae) природно-территориальных комплексов Уральского региона // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2023. Т. 23, вып. 4. С. 461–471. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-4-461-471>, EDN: YEIHNQ

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Cytogenetic characteristics of species of the genus *Chironomus* of the group “*plumosus*” (Diptera, Chironomidae) in natural-territorial complexes of the Ural region

T. N. Filinkova

Urals State Pedagogical University, 26 Kosmonavtov Ave., Ekaterinburg 620017, Russia

Tatiana N. Filinkova, filink_57@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0003-2819-8143>

Abstract. The polytene chromosomes of the cells of the salivary glands of the larvae of *Ch. plumosus* L. 1758, *Ch. entis* Shobanov 1989, *Ch. borokensis* Kerkis et al. 1988 and *Ch. curabilis* Beljanina et al. 1990 from 20 reservoirs of six natural-territorial complexes of the Ural region were studied. On the basis of a cytotaxonomic study, it was established that natural complexes differ from each other in the species composition of the “*plumosus*” group, the ratio (in %) between species and, certain parameters of cytogenetic variability of *Ch. plumosus*, *Ch. entis* and *Ch. borokensis*. Comparative analysis revealed differences between groups of natural complexes. A significantly lower frequency of occurrence of sequence of chromosome disks pluA1.2 was found within the Ural plain-mountainous country (Western foothill and Middle Ural low-mountain regions) compared with natural complexes on the eastern slopes of the Southern Urals and the West Siberian Plain at the junction with the Ural mountain range. Populations of *Ch. plumosus* of the Ural plain-mountainous country have lower cytogenetic distances between themselves compared to populations of *Ch. plumosus* on



the eastern slopes of the Southern Urals and the West Siberian Plain at the junction with the Ural Mountain Range. With respect to *Ch. entis*, these territories differ from each other in the absence of sequence of chromosome disks entA1.2 within the Ural plain-mountain country. According to cytogenetic distances, the populations of *Ch. entis* on the eastern slopes of the Southern Urals and the West Siberian Plain country at the junction with the Ural Mountain Range differ more from the population of *Ch. entis* of the Ural plain-mountain country than among themselves. In the north-south direction, it is necessary to indicate a significantly lower frequency of occurrence of sequence of chromosome disks borB1.2 within the Ural plain-mountain country (Eastern Podgorny region) relative to a natural complex with a more southern location within the West Siberian Plain country (Tura Plain region). For *Ch. borokensis* the interpopulation cytogenetic distances were calculated for the first time (0.0128 ± 0.0017). Differences in this indicator between the natural complexes of the Ural region have not been established.

Keywords: genus *Chironomus*, "plumosus" group, cytogenetic variability, natural-territorial complexes

For citation: Filinkova T. N. Cytogenetic characteristics of species of the genus *Chironomus* of the group "plumosus" (Diptera, Chironomidae) in natural-territorial complexes of the Ural region. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2023, vol. 23, iss. 4, pp. 461–471 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-4-461-471>, EDN: YEIHNQ

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Закономерности распространения и распределения животных на земной поверхности изучает зоогеография. Относительно хирономид известно, что имеется несколько голарктических видов [1]. Отмечается, что более или менее циркулярное распространение имеют некоторые виды рода *Chironomus* и что Сибирь и Западная Европа близки зоогеографически [2], фауна хирономид горного Алтая отличается от фауны хирономид равнинных районов [3] и имеет большое сходство с фауной Швейцарских Альп и высоких широт [4].

На примере хирономид возможно изучение не только соответствия видов различным природным территориям, но и исследование зоогеографических особенностей их кариотипов [5–19]. Виды цитоконкомплекса *pseudothummi* распространены повсеместно, а виды цитоконкомплекса *thummi* обитают только в Северном полушарии [5]. Кариотипы палеарктических и неарктических видов хирономид, в том числе рода *Chironomus*, сильно различаются по спектру палеарктических, неарктических и голарктических последовательностей хромосомных дисков (ПДХ), что отражает степень их дивергенции [6, 7]. В Палеарктике цитогенетические расстояния у представителей рода *Chironomus* составляют 0.047–0.166, в Неарктике – 0.004–0.022, цитогенетические расстояния между палеарктическими и неарктическими популяциями голарктических видов оказываются значительно выше – 0.699–0.756 [8–11]. Цитогенетический мониторинг сибирских популяций хирономид показал, что для большинства из них характерен более высокий уровень хромосомного полиморфизма, чем для европейских и в особенности неарктических популяций [12]. Высокая степень гетерозиготности популяций хирономид

отмечена для водоемов центра европейской части России и низкая степень гетерозиготности популяций установлена по направлению на юго-восток и север [13, 14]. В кариотипе видов рода *Chironomus* преобладают палеарктические последовательности (в среднем их 62%), при этом палеарктические виды более хромосомно-полиморфны, чем неарктические [15]. Для *Ch. plumosus* детально охарактеризованы географические закономерности цитогенетической дифференциации популяций на Евразийском и Североамериканском континентах [8, 16]. Неарктические популяции *Ch. plumosus* отличаются от палеарктических фиксацией некоторых последовательностей, высокой частотой встречаемости в Неарктике ПДХ pluA9, неарктические популяции оказались менее полиморфными, чем палеарктические по таким показателям, как среднее количество ПДХ в популяциях, среднее число гетерозиготных инверсий (ГИ) на особь и средний процент гетерозиготных личинок в популяции [17]. Межпопуляционные расстояния у *Ch. plumosus* в Палеарктике составляют 0.064 ± 0.003 , а в Неарктике – 0.020 ± 0.003 [18], при этом на примере *Ch. plumosus* сделан вывод об отсутствии связи между географическими и цитогенетическими расстояниями между популяциями [8]. В пределах ареала *Ch. plumosus* в направлении с запада на восток не выявлено клинальной изменчивости ни по частоте инверсионных вариантов в хромосомах, ни по уровню инверсионного полиморфизма, но с юга на север обнаруживается тенденция к замене одних ПДХ на другие, альтернативные, например, A11 на A22 через гетерозиготное состояние [19].

Одним из направлений зоогеографии является изучение закономерностей распределения животных по ландшафтам и зонам, то есть территориям, для которых характерна однородность (или закономерное сочетание) комплекса



взаимосвязанных и взаимодействующих компонентов природы, среди которых выделяют ведущие компоненты (геолого-геоморфологический и климатический) и зависимые от них (вода, почва, растительность и животный мир). Район нашего исследования расположен на стыке двух частей света в пределах Уральского горного хребта, Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин, при этом Уральские горы с севера на юг пересекают несколько природных зон, а горный рельеф создает различия между западными и восточными склонами. Все вышеперечисленное привело к появлению в Уральском регионе большого разнообразия природно-территориальных комплексов. В данной работе шесть природно-территориальных комплексов (ПТК) Уральского региона сравниваются между собой по видовому составу, соотношению между видами (в %) и параметрам цитогенетической изменчивости видов рода *Chironomus* группы “*plumosus*” – *Ch. plumosus* L. 1758, *Ch. entis* Shobanov 1989, *Ch. borokensis* Kerkis et al. 1988 и *Ch. curabilis* Beljanina et al. 1990. Виды *Ch. plumosus* и *Ch. entis* являются голарктическими, *Ch. borokensis* обнаружен только в водоемах России [17, 20], *Ch. curabilis* – в Саратовской, Брянской областях и в Северной Болгарии [21–23]. Цель сравнительного анализа кариотипов представителей рода *Chironomus* группы “*plumosus*” из водоемов разных природно-территориальных комплексов Уральского региона – обоснование вывода о влиянии географического положения водоемов на цитогенетическую изменчивость исследуемых видов.

Материалы и методы

Изучены политенные хромосомы клеток слюнных желез личинок *Ch. plumosus*, *Ch. entis*, *Ch. borokensis* и *Ch. curabilis* из 20 водоемов Уральского региона с указанием по каждому из видов относительного числа (%) изученных особей в пробах. Изготовление кариологических препаратов производили по этил-орсеиновой методике [24]. Хромосомы картировали по системе Максимовой [25]. При обозначении ПДХ использовали общеизвестную символику: plu – это *Ch. plumosus*, ent – *Ch. entis*, bor – *Ch. borokensis*, буквы (A, B, C, D, E, F) обозначают хромосомные плечи, цифры после буквы указывают вариант ПДХ гомологов. Сравнительный анализ хромосомного и геномного полиморфизма видов группы “*plumosus*” разных природных территорий проводился по целому ряду цитогенетических показателей (табл. 1–3). Цитогенетические

расстояния между популяциями определяли по методу Нея [26]. Для сравнения природных комплексов между собой использовали среднее арифметическое и стандартную ошибку среднего для каждого из цитогенетических показателей. Анализируемые параметры имеют нормальное распределение, поэтому достоверность различий устанавливали при помощи критерия *t* Стьюдента при уровне доверительной вероятности $P = 0.95$. При статистической обработке данных использовали программы Excel.

Результаты и их обсуждение

Согласно картам природных районов и ландшафтов [27–29] изученные нами водоемы находятся в пределах шести природно-территориальных комплексов (рисунок):

1) Уральская равнинно-горная страна Западный предгорный район таежной зоны подзоны южной тайги с южнотаежными, широколиственными-хвойнотаежными ландшафтами темнохвойных лесов и лесостепными (барьерными) ландшафтами возвышенных равнин и увалов на осадочных обломочных породах (условное обозначение природного комплекса УРГС-ЗП, в пределах комплекса исследовано два водоема: 1 – Бакряжский пруд, 08.05.2006 г., 24.09.2006 г.; 2 – пруд на территории пос. Бисерть, 15.02.2007 г.);

2) Уральская равнинно-горная страна Среднеуральский низкогорный район таежной зоны подзоны южной тайги с таежными ландшафтами горных хребтов, увалов и кражей на метаморфических и интрузивных породах (УРГС-СН, 1 – оз. Таватуй, 06.03.1989 г., 16.06.1989 г.; 2 – оз. Шарташ, 05.04.1988 г.; 3 – Верх-Исетский пруд, 20.02.1989 г.; 4 – Волчихинское в-ще, 13.03.1989 г., 23.05.1989 г., 30.09.1989 г.);

3) Уральская равнинно-горная страна Восточный подгорный район таежной зоны подзоны средней тайги с таежными ландшафтами светлохвойных лесов цокольных равнин и увалов на метаморфических и интрузивных породах Северного Урала (УРГС-ВП, 1 – Осиновская старица, 28.09.2008 г.; 2 – карстовая впадина, 08.08.2009 г.; 3 – временный водоем, 05.11.2009 г.);

4) Западно-Сибирская равнинная страна Туринский равнинный район таежной зоны подзоны средней тайги с таежными ландшафтами пологоувалистых полигенетических равнин и болотными ландшафтами (ЗСРС-ТР, 1 – пруд Юконка, 01.04.2007 г., 05.02.2008 г.; 2 – карьер, 03.05.2008 г.; 3 – пруд Кряква, 23.11.2008 г.; 4 – р. Тура, 02.04.2008 г.);

Таблица 1 / Table 1
Цитогенетические показатели *Ch. plumosus*, *Ch. entis* и *Ch. borokensis* природно-территориальных комплексов Уральского региона
Cytogenetic parameters of *Ch. plumosus*, *Ch. entis* and *Ch. borokensis* natural-territorial complexes (NTC) of the Ural region

Цитогенетические показатели / Cytogenetic indicators		УРГС-3П / URGC-ZP 1: 67p, 2e 2: 90p, 8e	УРГС-СН / URGC- CN 1: 35p 2: 33p 3: 22p 4: 23p	УРГС-ВП / URGC- VP 1: 30b 2: 45b 3: 43b	ЗСРС-ТР / ZCRC-TR 1: 79p, 16b 2: 12p, 12b 3: 5p, 29b 4: 12p, 1b	ВСОУ-ЗСРС / VSYUU- ZCRC 1: 93p, 10e 2: 50p, 18e 3: 51p, 17e, 1b 4: 134p, 30e 5: 71p, 26e	ЗСРС-НОЗС / ZCRC- YUZC 1: 66p, 98e 2: 59p, 31e
Цитогенетические показатели / Cytogenetic indicators	pluA1.2	0.04–0.06 0.05 ± 0.01	0.03–0.09 0.07 ± 0.02	–	0.08–0.33 0.22 ± 0.05	0.08–0.41 0.22 ± 0.06	0.27–0.36 0.32 ± 0.04
	pluB1.2	0.06	0.30–0.45 0.36 ± 0.04	–	0.00–0.33 0.18 ± 0.08	0.00–0.37 0.11 ± 0.07	0.00–0.03 0.02 ± 0.01
	pluC1.2	0.40–0.45 0.43 ± 0.03	0.33–0.55 0.39 ± 0.06	–	0.00–0.33 0.21 ± 0.08	0.00–0.05 0.01 ± 0.01	0.00–0.11 0.06 ± 0.06
	pluD1.2	0.28–0.37 0.33 ± 0.04	0.00–0.22 0.09 ± 0.06	–	0.08–0.50 0.25 ± 0.09	0.00–0.008 0.002 ± 0.002	0.00–0.03 0.02 ± 0.01
	pluE1.2	0.00–0.02 0.01 ± 0.01	0.00–0.13 0.03 ± 0.04	–	0.00–0.04 0.01 ± 0.01	0.00	0.00–0.03 0.02 ± 0.01
	pluF1.2	0.01	0.00	–	0.00	0.00–0.008 0.002 ± 0.002	0.00
	entA1.2	0.00	–	–	–	0.17–0.31 0.24 ± 0.03	0.08–0.13 0.11 ± 0.03
	entA1.4	0.00	–	–	–	0.00	0.09–0.16 0.13 ± 0.04
	entA1.5	0.00	–	–	–	0.00	0.00–0.09 0.05 ± 0.04
	entA1.6	0.00	–	–	–	0.00–0.08 0.02 ± 0.02	0.08–0.13 0.11 ± 0.03
entA1.7	0.00–0.25 0.13 ± 0.13	–	–	–	0.00	0.00–0.09 0.05 ± 0.04	
entC1.2	0.00	–	–	–	0.00–0.06 0.02 ± 0.01	0.00	
borA1.2	–	0.00–0.23 0.11 ± 0.07	0.07–0.17 0.12 ± 0.03	–	0.00	–	
borB1.2	–	0.00–0.20 0.07 ± 0.07	0.00–0.31 0.17 ± 0.09	–	0.00	–	
borD1.2	–	0.00–0.21 0.08 ± 0.06	0.00–0.31 0.11 ± 0.10	–	0.00	–	
Частота особей с ГИ / Frequency of individuals with GI	<i>Ch. plumosus</i>	0.57–0.70 0.64 ± 0.06	0.61–1.00 0.87 ± 0.09	–	0.40–0.83 0.63 ± 0.09	0.22–0.52 0.34 ± 0.05	0.36–0.50 0.43 ± 0.07
	<i>Ch. entis</i>	0.25	–	–	–	0.17–0.39 0.27 ± 0.04	0.42–0.44 0.43 ± 0.01
	<i>Ch. borokensis</i>	–	–	0.11–0.37 0.23 ± 0.08	0.17–0.50 0.35 ± 0.10	0.00	–
	<i>Ch. plumosus</i>	0.87–0.90 0.89 ± 0.01	0.67–1.17 0.95 ± 0.12	–	0.40–1.33 0.87 ± 0.19	0.22–0.55 0.35 ± 0.06	0.36–0.47 0.42 ± 0.06
	<i>Ch. entis</i>	0.25	–	–	–	0.17–0.38 0.27 ± 0.04	0.42–0.44 0.43 ± 0.01
Среднее число ГИ на особь / Average number of GI per individual	<i>Ch. borokensis</i>	–	–	0.11–0.47 0.26 ± 0.11	0.17–0.63 0.40 ± 0.13	0.00	–
	<i>Ch. plumosus</i>	0.19–0.27 0.23 ± 0.04	0.00–0.17 0.08 ± 0.04	–	0.00–0.32 0.14 ± 0.07	0.00–0.03 0.01 ± 0.004	0.00
Частоты особей с двумя и более ГИ в кариотипе / Frequen- cies of individuals with two or more GI in the karyotype	<i>Ch. borokensis</i>	–	–	0.00–0.10 0.03 ± 0.03	0.03–0.12 0.05 ± 0.03	0.00	–
	<i>Ch. plumosus</i>	0.06–0.15 0.11 ± 0.04	0.00–0.03 0.01 ± 0.01	–	0.00–0.03 0.01 ± 0.01	0.00–0.01 0.004 ± 0.002	0.02–0.05 0.04 ± 0.01
Частота особей с В-хромосомой / Fre- quency of individuals with B-chromosome	<i>Ch. plumosus</i>	0.00	–	–	–	0.00	0.03
	<i>Ch. entis</i>	0.00	–	–	–	0.00	0.03

ПТК (1, 2, 3, 4, 5 – водоемы, их названия указаны в тексте; p, e, b – количество изученных личинок *Ch. plumosus*, *Ch. entis* и *Ch. borokensis*; прочерк означает, что вид в водоемах ПТК не обнаружен) / NTC (1, 2, 3, 4, 5 – reservoirs, their names are indicated in the text; p, e, b – the number of studied larvae of *Ch. plumosus*, *Ch. entis* and *Ch. borokensis*; a dash means that the species has not been found in the reservoirs of NTC).



Таблица 2 / Table 2

Цитогенетические расстояния между популяциями *Ch. plumosus* природно-территориальных комплексов Уральского региона (n – количество популяций)
Cytogenetic distances between *Ch. plumosus* populations of natural-territorial complexes (NTC) of the Ural region (n – the number of populations)

ПТК / NTC	УРГС-ЗП / URGC-ZP	УРГС-СН / URGC-CN	ЗСРС-ТР / ZCRC-TR	ВСЮУ-ЗСРС / VCYUU-ZCRC	ЗСРС-ЮЗС / ZCRC-YUZC
УРГС-ЗП / URGC-ZP (n = 2)	0.0019	0.0163–0.0555 0.0301 ± 0.0045	0.0155–0.0379 0.0275 ± 0.0031	0.0421–0.0720 0.0557 ± 0.0029	0.0373–0.0658 0.0516 ± 0.0069
УРГС-СН / URGC-CN (n = 4)	–	0.0032–0.0187 0.0112 ± 0.0022	0.0023–0.0949 0.0355 ± 0.0061	0.0153–0.1019 0.0476 ± 0.0053	0.0129–0.0964 0.0486 ± 0.0090
ЗСРС-ТР / ZCRC-TR (n = 4)	–	–	0.0191–0.0452 0.0287 ± 0.0038	0.0067–0.0659 0.0326 ± 0.0047	0.009–0.0705 0.0306 ± 0.0085
ВСЮУ-ЗСРС / VCYUU-ZCRC (n = 5)	–	–	–	0.0008–0.0346 0.0126 ± 0.0034	0.0004–0.0304 0.0086 ± 0.0033
ЗСРС-ЮЗС / ZCRC-YUZC (n = 2)	–	–	–	–	0.0029

Таблица 3 / Table 3

Цитогенетические расстояния между популяциями *Ch. entis* природно-территориальных комплексов уральского региона (n – количество популяций)
Cytogenetic distances between *Ch. entis* populations of natural-territorial complexes (NTC) of the Ural region (n – the number of populations)

ПТК / NTC	ВСЮУ-ЗСРС / VCYUU-ZCRC	ЗСРС-ЮЗС / ZCRC-YUZC
УРГС-ЗП / URGC-ZP (n = 1)	0.0073–0.0141 0.0101 ± 0.0013	0.0065–0.0115 0.0090 ± 0.0031
ВСЮУ-ЗСРС / VCYUU-ZCRC (n = 5)	0.0005–0.0057 0.0028 ± 0.0007	0.0048–0.0084 0.0071 ± 0.0003
ЗСРС-ЮЗС / ZCRC-YUZC (n = 2)	–	0.0021

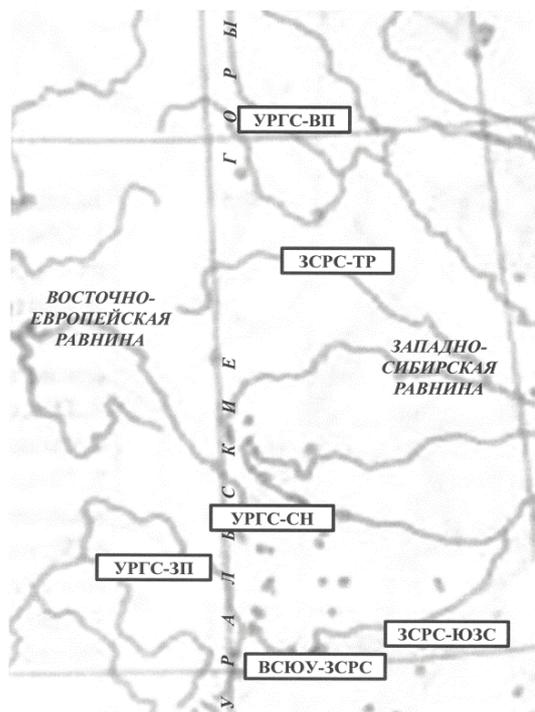


Схема расположения природно-территориальных комплексов: УРГС-ЗП – Уральская равнинно-горная страна Западный предгорный район, УРГС-СН – Уральская равнинно-горная страна Среднеуральский низкогорный район, УРГС-ВП – Уральская равнинно-горная страна Восточный подгорный район, ЗСРС-ТР – Западно-Сибирская равнинная страна Туринский равнинный район, ВСЮУ-ЗСРС – северная подзона лесостепная зона на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнинной страны, ЗСРС-ЮЗС – Западно-Сибирская равнинная страна в ее юго-западном секторе в составе подтаёжной подзоны лесной зоны

Fig. Scheme of the location of the natural-territorial complexes: УРГС-ЗП – Ural plain-mountainous country Western foothill region, УРГС-СН – Ural plain-mountainous country Sredneural'sky low-mountain region, УРГС-ВП – Ural plain-mountainous country Eastern Piedmont region, ЗСРС-ТР – West Siberian Plain Country Turin Plain Region, ВСЮУ-ЗСРС – northern subzone forest-steppe zone on the eastern slopes of the Southern Urals and the West Siberian plain country, ЗСРС-ЮЗС – West Siberian plain country in its southwestern sector as part of the subtaiga subzone of the forest zone



5) северная подзона лесостепная зона на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнинной страны (ВСЮУ-ЗСРС, 1 – оз. Иткуль, 08.04.2008 г.; 2 – оз. Карагуз, 08.03.2008 г.; 3 – оз. Силач, 10.04.2008 г.; 4 – оз. Агашкуль, 27.06.2006 г.; 5 – оз. Беликуль, 14.02.2005 г., 20.06.2007 г.);

6) Западно-Сибирская равнинная страна в ее юго-западном секторе в составе подтаёжной подзоны лесной зоны (ЗСРС-ЮЗС, 1 – оз. Беркут, 14.02.2005 г., 12.03.2006 г.; 2 – оз. Кривское, 17.05.2006 г.).

Личинки *Ch. plumosus* обнаружены в 5 природных комплексах, в каждом из них встретились ГИ pluA1.2, pluB1.2, pluC1.2, pluD1.2; в 4 отмечена ГИ pluE1.2; самая редкая ГИ pluF1.2 обнаружена в 2 природных комплексах. В водоемах 3 природных комплексов обитают личинки *Ch. entis*, для данных комплексов не установлено ни одной общей ГИ *Ch. entis*. Относительно *Ch. borokensis* сравнивались между собой два природных комплекса, в каждом из них отмечены ГИ borA1.2, borB1.2, borD1.2. В одном из природных комплексов обнаружены личинки *Ch. curabilis*, имеющие стандартные ПДХ.

В водоемах природного комплекса УРГС-ЗП обнаружены личинки *Ch. plumosus*, *Ch. entis* и *Ch. curabilis* с явным преобладанием *Ch. plumosus*. Доля личинок *Ch. plumosus* в пробах составляет 83.75–90.84%. По ряду характеристик цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus* и *Ch. entis* УРГС-ЗП отличается от других природных комплексов:

1) от УРГС-СН достоверно отличается более низкой частотой встречаемости ПДХ pluB1.2 и более высокой частотой встречаемости ПДХ pluD1.2;

2) от ЗСРС-ТР достоверно отличается более низкой частотой встречаемости ПДХ pluA1.2;

3) от ВСЮУ-ЗСРС достоверно отличается более низкой частотой встречаемости ПДХ pluA1.2, более высокими частотами встречаемости ПДХ pluC1.2 и pluD1.2, более высокой частотой особей *Ch. plumosus* с ГИ, более высоким числом ГИ на особь у *Ch. plumosus*, более высокой частотой особей с В-хромосомами у *Ch. plumosus*, наличием ПДХ entA1.7, отсутствием ПДХ entA1.2 и entC1.2;

4) от ЗСРС-ЮЗС достоверно отличается более низкой частотой встречаемости ПДХ pluA1.2, более высокими частотами встречаемости ПДХ pluC1.2 и pluD1.2, более высоким числом ГИ на особь у *Ch. plumosus*, наличием особей *Ch. plu-*

mosus с двумя и более ГИ в кариотипе, отсутствием ПДХ entA1.2, entA1.4 и entA1.5, отсутствием В-хромосом у *Ch. entis*.

В водоемах природного комплекса УРГС-СН обитают личинки *Ch. plumosus* и по ряду характеристик цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus* УРГС-СН отличается от других природных комплексов:

1) отличия от УРГС-ЗП указаны выше;

2) от ЗСРС-ТР достоверно отличается более низкой частотой встречаемости ПДХ pluA1.2;

3) от ВСЮУ-ЗСРС достоверно отличается более низкой частотой встречаемости ПДХ pluA1.2, более высокими частотами встречаемости ПДХ pluB1.2 и pluC1.2, более высокой частотой особей *Ch. plumosus* с ГИ, более высоким числом ГИ на особь у *Ch. plumosus*;

4) от ЗСРС-ЮЗС достоверно отличается более низкой частотой встречаемости ПДХ pluA1.2, более высокими частотами встречаемости ПДХ pluB1.2 и pluC1.2, более высокой частотой особей *Ch. plumosus* с ГИ, более высоким числом ГИ на особь у *Ch. plumosus*, наличием особей *Ch. plumosus* с двумя и более ГИ в кариотипе.

В водоемах природного комплекса УРГС-ВП обитают личинки *Ch. borokensis*, популяции которых цитогенетически достоверно отличаются более низкой частотой ПДХ borB1.2 от таковых природного комплекса ЗСРС-ТР.

В водоемах природного комплекса ЗСРС-ТР обитают личинки *Ch. plumosus* и *Ch. borokensis*. Доля личинок *Ch. plumosus* в пробах относительно *Ch. borokensis* составляет 14.70–92.31%. ЗСРС-ТР по ряду характеристик цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus* и *Ch. borokensis* отличается от других природных комплексов:

1) отличия от УРГС-ЗП, УРГС-СН и УРГС-ВП указаны выше;

2) от ВСЮУ-ЗСРС достоверно отличается более высокими частотами встречаемости ПДХ pluC1.2 и pluD1.2, более высокой частотой особей *Ch. plumosus* с ГИ, более высоким числом ГИ на особь у *Ch. plumosus*;

3) от ЗСРС-ЮЗС отличается наличием особей *Ch. plumosus* с двумя и более ГИ в кариотипе.

В водоемах природного комплекса ВСЮУ-ЗСРС обитают личинки *Ch. plumosus* и *Ch. entis*. Доля личинок *Ch. plumosus* в пробах относительно *Ch. entis* составляет 73.20–90.29%. Следует указать, что в одном из водоемов данного природного комплекса в единственном экземпляре обнаружена личинка *Ch. borokensis*, кариотип которой имел стандартные ПДХ. ВСЮУ-ЗСРС



по ряду характеристик цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus* и *Ch. entis* отличается от других природных комплексов:

1) отличия от УРГС-ЗП, УРГС-СН и ЗСРС-ТР указаны выше;

2) от ЗСРС-ЮЗС достоверно отличается более высокой частотой особей *Ch. plumosus* с В-хромосомой, наличием особей *Ch. plumosus* с двумя и более ГИ в кариотипе, достоверно отличается более высокой частотой встречаемости ПДХ entA1.2, более низкой частотой особей *Ch. entis* с ГИ, более низким числом ГИ на особь у *Ch. entis*, наличием ПДХ entC1.2, отсутствием ПДХ entA1.4, entA1.5 и entA1.7, отсутствием В-хромосом у *Ch. entis*.

В водоемах природного комплекса ЗСРС-ЮЗС обитают личинки *Ch. plumosus* и *Ch. entis*. Доля личинок *Ch. plumosus* в пробах относительно *Ch. entis* составляет 40.24–65.56%. ЗСРС-ЮЗС по ряду характеристик цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus* и *Ch. entis* отличается от других природных комплексов, все отличия указаны выше.

Кроме того, в каждом из природных комплексов имеются личинки *Chironomus* с максимальными частотами встречаемости тех или иных ПДХ. Например, в популяциях *Chironomus* УРГС-ЗП наибольшие частоты (0.01 и 0.25) относительно других природных комплексов отмечены для ПДХ pluF1.2 и entA1.7 соответственно. В УРГС-СН наибольшие частоты (0.45, 0.55 и 0.13) установлены для ПДХ pluB1.2, pluC1.2 и pluE1.2 соответственно. В водоемах УРГС-ВП наибольшая частота (0.23) обнаружена для ПДХ borA1.2. В ЗСРС-ТР наибольшие частоты (0.50, 0.31 и 0.31) выявлены для ПДХ pluD1.2, borB1.2 и borD1.2 соответственно. В ВСЮУ-ЗСРС наибольшие частоты (0.41, 0.31 и 0.06) имеют ПДХ pluA1.2, entA1.2 и entC1.2 соответственно. В ЗСРС-ЮЗС наибольшие частоты (0.16, 0.09 и 0.13) обнаружены для ПДХ entA1.4, entA1.5 и entA1.6 соответственно.

В четырех природных комплексах (исключение составляют УРГС-ВП и ВСЮУ-ЗСРС) имеются максимальные значения по другим показателям цитогенетической изменчивости. В УРГС-ЗП отмечена наибольшая частота (0.15) особей *Ch. plumosus* с В-хромосомами. В УРГС-СН отмечена наибольшая частота (1.00) особей *Ch. plumosus* с ГИ. В ЗСРС-ТР у *Ch. plumosus* обнаружено наибольшее число ГИ на особь (1.33), наибольшая частотой особей с двумя и более ГИ в кариотипе (0.32); у *Ch. borokensis* – наи-

большая частота (0.5) особей с ГИ, наибольшее число ГИ на особь (0.63) и наибольшая частотой особей с двумя и более ГИ в кариотипе (0.12). В ЗСРС-ЮЗС для *Ch. entis* отмечены самые высокие значения частоты особей с ГИ (0.44), число ГИ на особь (0.44) и только в водоемах ЗСРС-ЮЗС в кариотипах *Ch. entis* обнаружены В-хромосомы.

Сравнительный анализ показал, что в пределах Уральской равнинно-горной страны (Западный предгорный и Среднеуральский низкогорный районы) отмечены достоверно более низкие частоты ПДХ pluA1.2 относительно восточных склонов Южного Урала и прилегающих территорий Западно-Сибирской равнины (природные комплексы ЗСРС-ТР, ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС). Частота встречаемости ПДХ pluC1.2 в пределах Уральской равнинно-горной страны достоверно выше по сравнению с восточными склонами Южного Урала и прилегающими территориями Западно-Сибирской равнины. Данный вывод относится к двум природным комплексам (ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС), природный комплекс ЗСРС-ТР, имеющий более северное местоположение, не имеет достоверного отличия по частоте встречаемости ПДХ pluC1.2 с природными комплексами Уральской равнинно-горной страны. Природные комплексы УРГС-ЗП и УРГС-СН, расположенные в пределах Уральской равнинно-горной страны, достоверно отличаются между собой по двум параметрам цитогенетической изменчивости относительно *Ch. plumosus*. Природные комплексы ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС, расположенные на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине, относительно *Ch. plumosus* отличаются между собой так же по двум параметрам цитогенетической изменчивости. При этом каждый из природных комплексов Уральской равнинно-горной страны (УРГС-ЗП и УРГС-СН) достоверно отличается от природных комплексов, расположенных на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине (ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС), по 5–6 параметрам цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus*.

Сравнение параметров цитогенетической изменчивости *Ch. entis* природного комплекса УРГС-ЗП, расположенного в пределах Уральской равнинно-горной страны, с комплексами на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине (ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС) относительно *Ch. plumosus* выявило обратную картину. Природные комплексы ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС отличаются между собой по 8 признакам цитогенетической из-



менчивости *Ch. entis* и по 3–4 признакам отличаются от природного комплекса УРГС-ЗП.

Сравнительный анализ трех природных комплексов, расположенных на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине, обнаружил следующее. Из трех комплексов два имеют более южное местоположение (ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС) и один – более северное (ЗСРС-ТР). Природные комплексы с более южным местоположением, как уже отмечалось выше, имеют между собой два отличия по параметрам цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus*, то есть достаточно близки между собой. При этом один из них (ВСЮУ-ЗСРС) достоверно отличается по четырем параметрам цитогенетической изменчивости от природного комплекса с более северным местоположением (ЗСРС-ТР). Второй природный комплекс с южным местоположением (ЗСРС-ЮЗС) отличается от природного комплекса с северным местоположением (ЗСРС-ТР) всего одним признаком (отсутствием особей *Ch. plumosus* с двумя и более ГИ в кариотипе).

Следует отметить, что природные комплексы в пределах Уральской равнинно-горной страны (УРГС-ЗП и УРГС-СН) отличаются от природных комплексов, расположенных на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине (ВСЮУ-ЗСРС и ЗСРС-ЮЗС) по 5–6 параметрам цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus* и всего по одному параметру от природного комплекса ЗСРС-ТР, расположенного в пределах Западно-Сибирской равнины, но с более северным местоположением.

Анализ цитогенетических расстояний между популяциями *Ch. plumosus* (см. табл. 2) обнаружил, что данный показатель в пределах природного комплекса УРГС-ЗП заметно ниже цитогенетических расстояний между популяциями УРГС-ЗП и популяциями из других природно-территориальных комплексов (УРГС-СН, ЗСРС-ТР, ВСЮУ-ЗСРС, ЗСРС-ЮЗС). Аналогичный вывод следует и относительно природного комплекса УРГС-СН (см. табл. 2). Таким образом, природные комплексы УРГС-ЗП и УРГС-СН, расположенные в пределах Уральской равнинно-горной страны, имеют отличия по цитогенетическим расстояниям как между собой, так и с природными комплексами Уральского региона, находящимися на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине (ЗСРС-ТР, ВСЮУ-ЗСРС, ЗСРС-ЮЗС), которые, в свою очередь, между собой не име-

ют отличий по цитогенетическим расстояниям между популяциями *Ch. plumosus*. В целом по Уральскому региону межпопуляционные цитогенетические расстояния *Ch. plumosus* составляют 0.0008–0.1019 (0.0301 ± 0.0020), что укладывается в пределы изменчивости данного признака *Ch. plumosus* Европы и Сибири, а именно 0.001–0.780 (0.164 ± 0.015) [8], но оказываются ниже межпопуляционных расстояний *Ch. plumosus* для Палеарктики (0.064 ± 0.003) [18].

Цитогенетические расстояния между популяциями *Ch. entis* (см. табл. 3) природного комплекса ВСЮУ-ЗСРС ниже, чем аналогичные показатели между популяциями ВСЮУ-ЗСРС и популяциями других природных комплексов (УРГС-ЗП, ЗСРС-ЮЗС). По данному параметру ВСЮУ-ЗСРС (восточные склоны Южного Урала и Западно-Сибирская равнинная страна) больше отличается от УРГС-ЗП (Уральская равнинно-горная страна), чем от ЗСРС-ЮЗС (Западно-Сибирская равнинная страна в ее юго-западном секторе). Цитогенетические расстояния между популяциями *Ch. entis* природного комплекса ЗСРС-ЮЗС меньше, чем с популяциями из других природных комплексов (см. табл. 3). Разница по цитогенетическим расстояниям между популяциями *Ch. entis* ЗСРС-ЮЗС (Западно-Сибирская равнинная страна в ее юго-западном секторе) и УРГС-ЗП (Уральская равнинно-горная страна) больше, чем с популяциями *Ch. entis* ВСЮУ-ЗСРС (восточные склоны Южного Урала и Западно-Сибирская равнинная страна). В целом по Уральскому региону межпопуляционные цитогенетические расстояния *Ch. entis* составляют 0.0005–0.0141 (0.0060 ± 0.0007), что не противоречит литературным данным, согласно которым цитогенетические расстояния между природными популяциями *Ch. entis* варьируют от 0.001 до 0.231 (0.107 ± 0.019) [10].

Для *Ch. borokensis* нами впервые были подсчитаны межпопуляционные цитогенетические расстояния и они составили в природном комплексе УРГС-ВП 0.0076–0.0191 (0.0117 ± 0.0037), в природном комплексе ЗСРС-ТР – 0.0152–0.0198 (0.0170 ± 0.0014) и между популяциями двух сравниваемых природных комплексов – 0.0005–0.0204 (0.0118 ± 0.0024). Таким образом, по цитогенетическим расстояниям между популяциями *Ch. borokensis* в Уральском регионе отличия не обнаружены. В целом по Уральскому региону межпопуляционные цитогенетические расстояния *Ch. borokensis* изменяются от 0.0005 до 0.0204 (0.0128 ± 0.0017).



Заключение

Исследованные природно-территориальные комплексы отличаются видовым составом группы "plumosus", соотношением (в %) между видами, все природные комплексы, в водоемах которых отмечены личинки *Ch. plumosus*, отличаются между собой по тем или иным параметрам цитогенетической изменчивости *Ch. plumosus*; аналогичные выводы существуют относительно *Ch. entis* и *Ch. borokensis*. Установлена достоверно более низкая частота встречаемости ПДХ pluA1.2 в пределах Уральской равнинно-горной страны по сравнению с природными комплексами на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине на стыке с Уральским горным хребтом. Кроме того, популяции *Ch. plumosus* природных комплексов, расположенных в пределах Уральской равнинно-горной страны, между собой имеют более низкие цитогенетические расстояния по сравнению с популяциями *Ch. plumosus* природных комплексов, находящихся на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнине. Относительно *Ch. entis* данные территории отличаются между собой отсутствием в пределах Уральской равнинно-горной страны ПДХ entA1.2. По цитогенетическим расстояниям популяции *Ch. entis* природных комплексов, расположенные на восточных склонах Южного Урала и Западно-Сибирской равнинной стране, в большую сторону отличаются от популяции *Ch. entis* природного комплекса в пределах Уральской равнинно-горной страны, чем между собой. В направлении север – юг следует указать на достоверно более низкую частоту встречаемости ПДХ borB1.2 в популяциях природного комплекса УРГС-ВП относительно более южной территории (природный комплекс ЗСРС-ТР). На основании проведенного сравнительного анализа целого ряда показателей цитогенетической изменчивости считаем возможным сделать вывод о влиянии географического положения водоемов на цитогенетическую изменчивость изученных нами видов.

Список литературы

1. Шобанов Н. А., Шилова А. И., Белянина С. И. Объем и структура рода *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae): обзор мировой фауны // Экология, эволюция и систематика хирономид : сб. статей. Тольятти ; Борок : Институт биологии внутренних вод; Институт экологии Волжского бассейна, 1996. С. 44–96.
2. Вюлкер В. Ф. Зоогеографические отношения сибирских видов *Chironomus* // Экология, эволюция и систематика хирономид : сб. статей. Тольятти ; Борок : Институт биологии внутренних вод; Институт экологии Волжского бассейна, 1996. С. 24–27.
3. Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Голыгина В. В., Брошков А. Д. Цитогенетические исследования хирономид Горного Алтая // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее : материалы междунар. конф. : в 2 ч. (22–26 сентября 2008 г., г. Горно-Алтайск). Горно-Алтайск, 2008. Ч. 1. С. 29.
4. Wulker W. Fennoscandian *Chironomus* species (Dipt., Chironomidae) – identified by karyotypes and compared with the Russian and Central European fauna // Studia Dipterologica. 1999. Vol. 6, № 2. P. 425–436.
5. Wulker W. Basic patterns in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera) // Z. Zool. Syst. Evolut. Forsch. 1980. Vol. 18, № 2. P. 112–123.
6. Kiknadze I. I., Butler M. G., Aimanova K. G., Gunderina L. I., Cooper J. K. Geographic variation in the polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Chironomus (Camptochironomus) tentans* (Fabricius) // Can. J. Zool. 1996. Vol. 74, № 2. P. 171–191.
7. Андреева Е. Н. Кариотип и хромосомный полиморфизм у неарктических видов хирономид : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 283 с.
8. Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И., Голыгина В. В. Внутривидовая дифференциация цитогенетической структуры природных популяций *Chironomus plumosus* L. – центрального вида группы видов-двойников // Генетика. 1999. Т. 35, № 2. С. 193–202.
9. Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И., Голыгина В. В. Внутривидовая дифференциация цитогенетической структуры у видов рода *Chironomus* (Chironomidae: Diptera) // Генетика. 1999. Т. 35, № 3. С. 322–328.
10. Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И., Голыгина В. В. Дифференциация цитогенетической структуры природных популяций видов-двойников группы *plumosus Chironomus balatonicus*, *Chironomus entis*, *Chironomus muratensis*, *Chironomus nudiventris* (Chironomidae: Diptera) // Генетика. 1999. Т. 35, № 5. С. 606–614.
11. Гундерина Л. И. Генетическая изменчивость в эволюции хирономид (Diptera, Chironomidae): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2001. 32 с.
12. Кикнадзе И. И., Истомина А. Г. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сибирский экологический журнал. 2000. № 4. С. 445–460.
13. Белянина С. И. Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР : дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 418 с.
14. Белянина С. И. Современное состояние кариофондов хирономид в водоемах СССР // Эволюция, видообразование и систематика хирономид : сб. науч. тр. Новосибирск : Институт цитологии и генетики, 1986. С. 45–49.



15. Кикнадзе И. И. Роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяций и видов в роде *Chironomus* (Diptera) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 6. С. 686–701.
16. Butler M. G., Kiknadze I. I., Golygina V. V., Mattin J., Istomina A. G., Wulker W., Sublette J. E., Sublette M. F. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Genome. 1999. Vol. 42, № 5. P. 797–815.
17. Kiknadze I., Istomina A., Golygina V., Gunderina L. Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*. Novosibirsk : Academic Publishing House «GEO», 2016. 489 p.
18. Кикнадзе И. И., Гольгина В. В., Истомина А. Г., Гундерина Л. И. Закономерности хромосомного полиморфизма при дивергенции популяций и видов у хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сибирский экологический журнал. 2004. № 5. С. 635–651.
19. Ильинская Н. Б., Петрова Н. А. Закономерности проявления инверсионного полиморфизма в центре и по краям ареала *Chironomus plumosus* // Экология, эволюция и систематика хирономид: сб. статей. Тольятти ; Борок : Институт биологии внутренних вод; Институт Экологии Волжского бассейна, 1996. С. 8–17.
20. Петрова Н. А., Клишко О. К. Цитодиагностика, инверсионный полиморфизм и В-хромосомы трех видов-двойников *Chironomus* группы “*plumosus*” (Diptera, Chironomidae) из Восточной Сибири // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 8. С. 838–849.
21. Белянина С. И., Сигарева Л. Е., Логинова Н. В. Новый вид *Chironomus curabilis* sp. n. (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 5. С. 60–70.
22. Полуконова Н. В., Белянина С. И., Михайлова П. В., Гольгина В. В. Сравнительный анализ кариотипов и кариофондов комаров-звонцов *Chironomus nuditaris* и *Ch. curabilis* (Chironomidae, Diptera) // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 2. С. 195–206.
23. Белянина С. И. Полиплоидия в популяциях хирономид (Chironomidae, Diptera) из водоемов на территории, затронутых чернобыльским выбросом // Бюллетень мед. интернет-конференций. 2016. Т. 16, № 9. С. 1483.
24. Демин С. Ю., Шобанов Н. А. Кариотип комара *Chironomus tentans* из группы *plumosus* в европейской части СССР // Цитология. 1990. Т. 32, № 10. С. 1046–1054.
25. Максимова Ф. Л. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* усть-ижорской природной популяции Ленинградской области // Цитология. 1976. Т. 18, № 10. С. 1264–1269.
26. Nei M. Genetic distance between populations // American Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
27. Прокаев В. И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск : Свердловский государственный педагогический институт, 1976. 134 с.
28. Левит А. И. Южный Урал: география, экология, природопользование: учебное пособие. Челябинск : Южно-Уральское книжное изд-во, 2005. 245 с.
29. Тебенькова Е. А. Природные ландшафты Курганской области: теория и методика изучения : учебное пособие. Курган: Изд-во Курганского государственного университета, 2016. 114 с.

Reference

1. Shobanov N. A., Shilova A. I., Belyanina S. I. Scope and structure of the genus *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae): A review of the world fauna. In: *Ecologiya, evolyutsiya i taksonomiya khironomid: sb. statei* [Ecology, evolution and taxonomy of chironomids: Coll. arts]. Tolyatti, Borok, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS Publ., 1996, pp. 44–96 (in Russian).
2. Wulker V. F. Zoogeographic relationships of Siberian species of *Chironomus*. In: *Ecologiya, evolyutsiya i taksonomiya khironomid: sb. statei* [Ecology, evolution and taxonomy of chironomids: Coll. arts]. Tolyatti, Borok, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS Publ., 1996, pp. 24–27 (in Russian).
3. Kiknadze I. I., Istomina A. G., Golygina V. V., Broshkov A. D. Cytogenetic studies of chironomids of Gorny Altai. In: *Bioraznoobrazie, problemy ekologii Gornogo Altaia i sopredelnykh regionov: nastoyashee, proshloe, budushee: materialy mezhdunar. kohf.: v 2 ch. Ch. 1 (22–26 sentyabrya 2008 g., g. Gorno-Altaysk)* [Biodiversity, problems of ecology of Gorny Altai and adjacent regions: Present, past, future: Materials of the international conference: in 2 parts. Part 1 (September 22–26, 2008, Gorno-Altaysk)]. Gorno-Altaysk, 2008, pp. 29 (in Russian).
4. Wulker W. Fennoscandian *Chironomus* species (Dipt., Chironomidae) – identified by karyotypes and compared with the Russian and Central European fauna. *Studia Dipterologica*, 1999, vol. 6, no. 2, pp. 425–436.
5. Wulker W. Basic patterns in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera). *Z. Zool. Syst. Evolut. Forsch.*, 1980, vol. 18, no. 2, pp. 112–123.
6. Kiknadze I. I., Butler M. G., Aimanova K. G., Gunderina L. I., Cooper J. K. Geographic variation in the polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Chironomus (Camptochironomus) tentans* (Fabricius). *Can. J. Zool.*, 1996, vol. 74, no. 2, pp. 171–191.
7. Andreeva E. N. *Karyotype and chromosomal polymorphism in Nearctic species chironomids*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 1999. 283 p. (in Russian).
8. Gunderina L. I., Kiknadze I. I., Golygina V. V. Intraspecific differentiation of the cytogenetic structure of natural populations of *Chironomus plumosus* L., the central species of the group of twin species. *Genetics*, 1999, vol. 35, no. 2, pp. 193–202 (in Russian).
9. Gunderina L. I., Kiknadze I. I., Golygina V. V. Intrapopulation differentiation of cytogenetic structure in species of the genus *Chironomus* (Chironomidae: Diptera). *Genetics*, 1999, vol. 35, no. 3, pp. 322–328 (in Russian).
10. Gunderina L. I., Kiknadze I. I., Golygina V. V. Differentiation of the cytogenetic structure of natural populations



- of species – twins of the *plumosus* group *Chironomus balatonicus*, *Chironomus entis*, *Chironomus muratensis*, *Chironomus nudiventris* (Chironomidae: Diptera). *Genetics*, 1999, vol. 35, no. 5, pp. 606–614 (in Russian).
11. Gunderina L. I. *Genetic variability in the evolution of chironomids* (Diptera, Chironomidae). Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 2001. 32 p. (in Russian).
 12. Kiknadze I. I., Istomina A. G. Karyotypes and chromosomal polymorphism of Siberian chironomid species (Diptera, Chironomidae). *Siberian Ecological Journal*, 2000, vol. 4, pp. 445–460 (in Russian).
 13. Belyanina S. I. *Karyotypical analysis of the chironomid (Diptera, Chironomidae) of the USSR fauna*. Diss. Dr. Sci. (Biol.). Moscow, 1983. 455 p. (in Russian).
 14. Belyanina S. I. Current state of chironomid caryofunds in water bodies of the USSR. In: *Evolyutsiya, vidoobrazovanie i sistematika khironomid: sb. nauch. tr.* [Evolution, speciation and taxonomy of chironomids: Coll. sci. arts]. Novosibirsk, Institute of Cytology and Genetics Publ., 1986, pp. 45–49 (in Russian).
 15. Kiknadze I. I. The role of chromosomal polymorphism in population and species divergence in the genus *Chironomus* (Diptera). *Zoological Journal*, 2008, vol. 87, no. 6, pp. 686–701 (in Russian).
 16. Butler M. G., Kiknadze I. I., Golygina V. V., Mattin J., Istomina A. G., Wulker W., Sublette J. E., Sublette M. F. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). *Genome*, 1999, vol. 42, no. 5, pp. 797–815.
 17. Kiknadze I., Istomina A., Golygina V., Gunderina L. Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*. Novosibirsk, Academic Publishing House “GEO”, 2016. 489 p.
 18. Kiknadze I. I., Golygina V. V., Istomina A. G., Gunderina L. I. Patterns of chromosomal polymorphism during divergence of populations and species in chironomids (Diptera, Chironomidae). *Siberian Ecological Journal*, 2004, vol. 5, pp. 635–651 (in Russian).
 19. Ilyinskaya N. B., Petrova N. A. Patterns of manifestation of inversion polymorphism in the center and along the edges of the range of *Chironomus plumosus*. In: *Ecologiya, evolyutsiya i taksonomiya khironomid: sb. statei* [Ecology, evolution and taxonomy of chironomids: Coll. arts]. Tolyatti, Borok, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS Publ., 1996, pp. 8–17 (in Russian).
 20. Petrova N. A., Klishko O. K. Cytodiagnosics, inversion polymorphism and B-chromosomes of three twin species of *Chironomus* of the group “*plumosus*” (Diptera, Chironomidae) from Eastern Siberia. *Zoological Journal*, 2005, vol. 84, no. 8, pp. 838–849 (in Russian).
 21. Belyanina S. I., Sigareva L. E., Loginova N. V. A new species of *Chironomus curabilis* sp. n. (Diptera, Chironomidae). *Zoological Journal*, 1990, vol. 69, no. 5, pp. 60–70 (in Russian).
 22. Polukonova N. V., Belyanina S. I., Mikhailova P. V., Golygina V. V. Comparative analysis of karyotypes and karyophonds of the *Chironomus nuditarsis* and *Ch. curabilis* mosquitoes (Chironomidae, Diptera). *Zoological Journal*, 2005, vol. 84, no. 2, pp. 195–206 (in Russian).
 23. Belyanina S. I. Polyploidy in populations of chironomids (Chironomidae, Diptera) from reservoirs on the territory affected by the Chernobyl release. *Bulletin of Medical Internet Conferences*, 2016, vol. 6, iss. 9, pp. 1483 (in Russian).
 24. Dyomin S. Y., Shobanov N. A. Karyotype of *Chironomus entis* (*plumosus* species group) from European part of USSR. *Tsitologiya*, 1990, vol. 32, pp. 1046–1055 (in Russian).
 25. Maximova F. L. The karyotype of *Chironomus plumosus* from Ust-Izhora wild population of Leningrad region. *Tsitologiya*, 1976, vol. 18, no. 10, pp. 1264–1268 (in Russian).
 26. Nei M. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 1972, vol. 106, pp. 283–292.
 27. Prokaev V. I. *Fiziko-geograficheskoe raionirovanie Sverdlovskoi oblasti* [Physical-geographical zoning of the Sverdlovsk region]. Sverdlovsk, Sverdlovsk State Pedagogical Institute Publ., 1976. 134 p. (in Russian).
 28. Levit A. I. *Yuznyi Ural: geografiya, ekologiya, prirodopolzovanie: uchebnoe posobie* [Southern Urals: Geography, ecology, nature management: textbook]. Chelyabinsk, Yuzhno-Uralskoe knizhnoe izdatel'stvo, 2005. 245 p. (in Russian).
 29. Tebenkova E. A. *Prirodnye landshafty Kurganskoi oblasti: teoriya i metodika izucheniya: uchebnoe posobie* [Natural landscapes of the Kurgan region: Theory and methods of study: Textbook]. Kurgan, Kurgan State University Publ., 2016. 114 p. (in Russian).

Поступила в редакцию 09.08.2022; одобрена после рецензирования 10.07.2023; принята к публикации 12.07.2023
The article was submitted 09.08.2022; approved after reviewing 10.07.2023; accepted for publication 12.07.2023