

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ЦИТОТИПЫ *ENDOCHIRONOMUS TENDENS* F. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ ВОДОЕМОВ САРАТОВСКОЙ И САМАРСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

© Н. А. Дурнова

Саратовский государственный медицинский университет;
e-mail: ndurnova@mail.ru

Изучен хромосомный полиморфизм фитофильной хирономиды *Endochironomus tendens* F. из водоемов Саратовской и Самарской областей. Детализирована цитофотокарта политенных хромосом данного вида и создан каталог обнаруженных хромосомных последовательностей. Проанализированы цитотипы (кариоморфы I и II) *E. tendens* F.

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

Личинки видов *Endochironomus* Kieffer, 1918 являются широко распространенными и массовыми обитателями пресноводных водоемов Палеарктики, они способны быстро заселять литораль вновь создаваемых водохранилищ и достигать значительной доли в фауне прибрежных макрофитов (Шилова, 1952, 1976; Калугина, 1961, 1963; Баканов и др., 2003). В Голарктике зарегистрировано 11 видов этого рода (Pinder, Reiss, 1983), в России известно (по личинкам) 6 видов (Макарченко, Макарченко, 1999). Образ жизни личинок данного рода в той или иной степени связан с погруженной в воду растительностью — личинки могут прикрепляться к поверхности растений («обрастатели») или минировать их погруженные части. Фитофильные личинки *Endochironomus tendens* (Fabricius, 1794) предпочитают минировать живые растения с мягкими сочными тканями, реже встречаются в отмерших частях растений, поэтому данный вид относится к специализированным минерам прибрежно-водных макрофитов (Калугина, 1963). Уникальное многообразие экологических ниш в зарослях прибрежно-водных макрофитов может являться причиной ускоренного экологического видообразования, сопровождающегося хромосомными перестройками, что обуславливает актуальность изучения экологии и хромосомного полиморфизма фитофильных хирономид.

На современном этапе развития кариосистематики *Endochironomus* необходимы обобщение разрозненных цитогенетических данных и создание подробных цитофотокарт политенных хромосом для видов этого рода. В этом случае станут возможными идентификация хромосомных перестроек у личинок, обитающих в разных водоемах или в разных биотопах одного водоема, и анализ роли этих перестроек в микроэволюционной дифференциации видов.

Цель настоящей работы — обобщить разрозненные данные по исследованию кариотипа и составить детальную цитофотокарту политенных хромосом *E. tendens*,

изучить структуру хромосомного полиморфизма этого вида из популяций Саратовской, Самарской областей и других регионов, составить каталог хромосомных последовательностей вида.

Материал и методика

Исследованы кариотипы 213 личинок *E. tendens* из девяти водоемов Саратовской и Самарской областей (табл. 1). Определение вида проводили по морфологии личинки (Калугина, 1961; Панкратова, 1983; Макарченко, Макарченко, 1999). При сборе материала учитывали виды макрофитов, в тканях которых личинки обитали. Прибрежно-водные растения определены по (Лисицына и др., 1993).

Изготовление давленных препаратов политенных хромосом из клеток слюнных желез личинок осуществляли по этил-орсеиновой методике (Демин, Шобанов, 1990) как из живого, так и из фиксированного материала. Анализ микропрепаратов проводили под микроскопом МБИ-11У4.2. Для микрофотосъемки использовали цифровую фотокамеру «Практика DC 44».

На цитофотокарте политенных хромосом *E. tendens* (рис. 1) нами отмечены (сверху хромосомы) отделы по системе картирования Михайловой и Герчевой (Michailova, Gercheva, 1982; Michailova, 1989, 1992) и, кроме того, представлено более детальное собственное картирование (снизу хромосомы). Обозначение хромосомных плеч проведено одновременно по Михайловой (Michailova, 1992) и по Беляниной (1978, 1983). Обозначение последовательностей соответствует порядку их описания: *tendA1*, *tendA2* и т. д. Зиготические сочетания последовательностей обозначали соответственно как *tendA1.1*, *tendA1.2*, *tendA2.2* и т. д. При анализе хромосомного полиморфизма вычисляли: а) частоты отдельных сочетаний последовательностей для каждого хромосомного плеча; б) долю ге-

Т а б л и ц а 1

Место и дата сбора личинок *Endochironomus tendens* F.

Номер по порядку	Водоем и дата сбора личинок	Заселяемый субстрат	Число исследованных особей
1	г. Самара, р. Самарка (17.08.03)	Живые листья стрелолиста обыкновенного	26
2	Саратовская обл., Энгельский р-н, с. Тополевка, малый пруд (27.08.03)	Разлагающиеся листья рогоза узколистного	51
3	Саратовская обл., Марковский р-н, пруд у с. Луговое (08.10.03)	То же	27
4 а	Саратовская обл., Энгельский р-н, с. Тополевка, большой пруд (03.09.05)	» »	11
б	Саратовская обл., Энгельский р-н, с. Тополевка, большой пруд (03.09.06)	Живые и разлагающиеся листья ежеголовника прямого	18
5	Саратовская обл., Энгельский р-н, р. Сухая Грязнуха (24.08.05)	Разлагающиеся листья рогоза узколистного	31
6	Саратовская обл., г. Энгельс, оз. Холодное (24.08.05)	Живые и разлагающиеся листья рогоза широколистного	4
7	Саратовская обл., Лысогорский р-н, р. Медведица (30.08.05)	Живые и разлагающиеся листья ежеголовника и стрелолиста обыкновенного	18
8	Саратовская обл., Вольский р-н, р. Горячка (12.08.05)	Разлагающиеся листья рогоза узколистного и ежеголовника прямого	19
9	Саратовская обл., Самойловский р-н, с. Ново-Александровка, пруд (03.09.06)	Живые и разлагающиеся листья ежеголовника прямого	8

терозиготных особей в выборках (отношение числа личинок с гетерозиготными инверсиями к общему числу особей, выраженное в процентах); в) среднее число гетерозиготных инверсий на одну особь (общее количество встреченных в выборке гетерозиготных инверсий, деленное на количество особей в данной выборке).

Результаты

Кариотип, $2n = 6$ (рис. 1). Сочетание хромосомных плеч EF (хромосома I), CDG (II), AB (III). $I = II \geq III$. По мнению Михайловой (Michailova, 1989) и Кикнадзе с соавторами (1991), все хромосомы в кариотипе этого вида метацентрические. По нашему мнению, хромосома II (CDG) — субметацентрическая, где плечо *tendC* заметно короче *tend(DG)*. Центромерные районы морфологически хорошо выражены и представлены крупными гетерохроматиновыми блоками. Для кариотипа характерно большое число активных районов (ядрышкового организатора, кольца Бальбиани (BR), пуффы), число и локализация которых до сих пор обсуждаются (Белянина, 1978; Michailova, 1989, 1992; Кикнадзе и др., 1991).

Ранее для этого вида были описаны два цитотипа (кариоморфы), отличающиеся гомозиготными инверсиями в плечах A и (DG) (Michailova, 1992). В изученных нами популяциях обнаружены личинки обоих цитотипов, но в большинстве водоемов доминировали особи, относящиеся к цитотипу II. Личинки, гомозиготные по последовательностям цитотипа I, встречены только в р. Горячке.

Хромосома I (EF). Плечо E ранее было разделено на 5 отделов (Michailova, 1992), согласно нашему карти-

рованию — на 17 (рис. 1; табл. 2). Активный район в отделе 14 хорошо развит у всех изученных особей и, по мнению Михайловой (Michailova, 1992), является ядрышковым организатором. Ранее в этом плече были обнаружены три хромосомных последовательности (Michailova, 1992): принятая нами за стандарт *tendE1* и две инверсионные — *tendE2* (инверсия E (1—3) по: Michailova, 1992) и *tendE3* (инверсия E (4—5) по: Michailova, 1992). Последовательность *tendE2*, по-видимому, соответствует обнаруженной нами перестройке, образованной на последовательности *tendE1* в результате инверсии участка 3—11 (табл. 2; рис. 2, з). Последовательность *tendE3* нами не встречена. Отсутствие фотоиллюстраций не позволяет картировать данную последовательность по нашей системе.

В исследованных нами популяциях обнаружены новые последовательности — *tendE4* и *tendE5*. Порядок отделов *tendE4* отличается от *tendE1* простой инверсией участка 7—13 (табл. 2). Эта последовательность встречается как в гомозиготном (рис. 2, а), так и в гетерозиготном состоянии вместе с *tendE1* (рис. 2, б, в). Последовательность *tendE5*, вероятно, возникла в результате сложной перестройки (рис. 5, а; табл. 2), картировать которую пока не удалось.

Плечо F было разделено (Michailova, 1992) только на два отдела — 6 и 7. Нами предложено выделить 13 районов (рис. 1; табл. 2). В этом плече выявлены 3 пуффа (Michailova, 1992). У ряда изученных нами личинок были сильно выражены два пуффа — в отделах 23 и 27 (рис. 2, а, б; 5, в), у других был активен только пуфф в отделе 23 (рис. 1). Как и в болгарских популяциях, у некоторых личинок нами отмечена гетерозиготность по пуффу в отделах 19—20 (рис. 5, б, в).

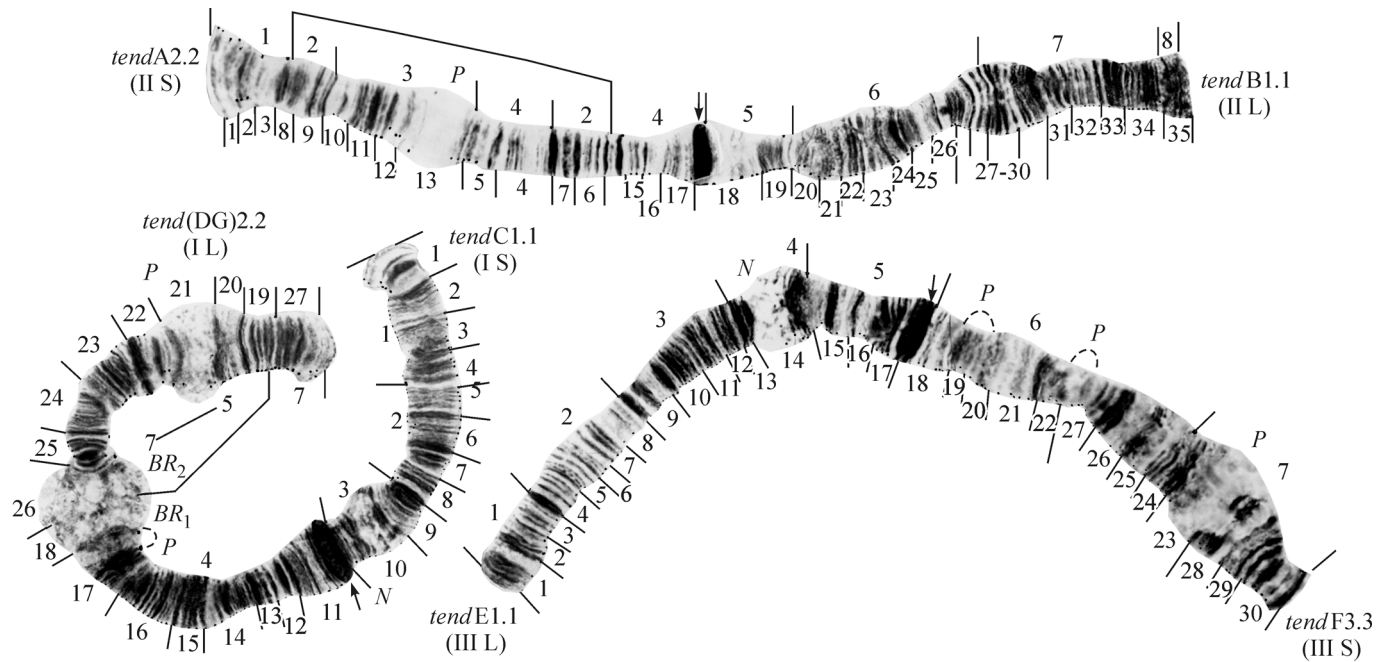


Рис. 1. Кариотип *Endochironomus tendens* F. (цитотип II).

Здесь и на рис. 2—5: А, В, С, Е, F, (DG) — обозначение хромосомных плеч по Михайловой (Michailova, 1992); в скобках — обозначение плеч по Беляниной (1978); стрелками обозначены центромеры; цифрами в верхнем ряду обозначены отделы по Михайловой (Michailova, 1992), в нижнем — собственное обозначение отделов; N — ядрышко, BR — кольцо Бальбиани, P — пуфф. Квадратными скобками обозначены участки, дифференцирующие цитотипы I и II.

Таблица 2

Хромосомные последовательности в кариофонде *Endochironomus tendens* F.

Хромосомная последовательность	Порядок отделов (собственное картирование)	Порядок отделов: а — по Беляниной (1978), б — по Михайловой (1992)
tendA1 (цитотип I)	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17...	а: —, б: А (1а—d 2а—g 3а—d 4а—g...)
tendA2 (цитотип II)	1 2 3 8 9 10 11 12 13 5 4 7 6 14 15 16 17...	а: IIS (1—5), б: А (1а—d 2g—e 3а—d 4а—f 2а—d 4g...)
tendA3	1 2 3 4 5 13 12 11 10 9 8 7 6 14 15 16 17...	а: IIS1, б: —
tendA4	1 2 3 4 5 13 6 7 8 9 10 11 12 14 15 16 17...	Собственные данные
tendB1	...18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35	а: IIL (6—9), б: В (...5 6ab 7ab 8)
tendB2	...18 19 34 33 32 31 30 29 28 27 26 25 24 23 22 21 20 35	а: IIL1? б: В (5—8)
tendC1	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10...	а: IS (1—4), б: С (1ab 2abc 3...)
tendC2	— (Отсутствие фотоиллюстрации)	а: —, б: С (1—2c)
tendC3	1 2 3 4 5 6 7 8 10 9...	Собственные данные
tend(DG)1 (цитотип I)	...11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27	а: IIL1, б: DG (4ab 5abc 6а—h 7а—f...)
tend(DG)2 (цитотип II)	...11 12 13 14 15 16 17 18 26 25 24 23 22 21 20 19 27	а: IIL (5—10), б: DG (4ab 5ab 7cba 6h—a 5c 7def)
tend(DG)3	...11 12 13 14 15 16 17 24 25 26 18 23 22 21 20 19 27	Собственные данные
tend(DG)4	...11 12 13 14 15 19 20 21 22 23 24 25 26 18 17 16 27	То же

Таблица 2 (продолжение)

Хромосомная последовательность	Порядок отделов (собственное картирование)	Порядок отделов: а — по Беляниной (1978), б — по Михайловой (1992)
<i>tendE1</i>	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17...	а: III L (5—8), б: E (1 2 3 4 5ab...)
<i>tendE2</i>	1 2 3 10 9 8 7 6 5 4 11 12 13 14 15 16 17...	а: III L1, б: E (1—3)
<i>tendE3</i>	(Отсутствие фотоиллюстрации)	а: —, б: E (4—5)
<i>tendE4</i>	1 2 3 4 5 6 13 12 11 10 9 8 7 14 15 16 17...	Собственные данные
<i>tendE5</i>	Сложная перестройка, затрагивающая отделы 6—17	То же
<i>tendF1</i>	...18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30	а: III S (1—4), б: F (...6 7)
<i>tendF2</i>	— (Отсутствие фотоиллюстрации)	а: —, б: F (5—7)?
<i>tendF3</i>	...18 19 20 21 22 27 26 25 24 23 28 29 30	а: III S1, б: —
<i>tendF4</i>	...18 19 20 29 28 27 26 25 24 23 22 21 30	Собственные данные

Ранее (Michailova, 1992) в этом плече были обнаружены две последовательности: принятая нами за стандарт *tendF1* и инверсия F (5—7), или *tendF2*, фотография которой не приведена. Обнаруженная нами и обозначенная как *tendF3* последовательность, по-видимому, образована в результате простой инверсии участка 23—26 на последовательности *tendF1* (табл. 2). У исследованных нами особей *tendF3* встречается как в гомозиготном (рис. 1), так и в гетерозиготном (рис. 2, б, в) состояниях вместе с *tendF1*. Другая последовательность *tendF4* образована, по нашему мнению, на *tendF1* в результате простой парацентрической инверсии участка 21—29 и встречается только в гетерозиготном состоянии — *tendF1.4* (рис. 2, в; табл. 2).

Хромосома II (CGD). Плечо С было разделено на 3 отдела (Michailova, 1992), нами предложено выделить 10 отделов (рис. 1; табл. 2). В отделе 10 рядом с центромерой локализован ядрышковый организатор (рис. 1). Ранее в этом плече были обнаружены две хромосомные последовательности (Michailova, 1992) — принятая нами за стандарт *tendC1* и инверсия С (1—2с), фотография которой не опубликована. Нами описана одна инверсионная последовательность — *tendC3*, которая, по-видимому, образована на последовательности *tendC1* в результате простой инверсии участка 9—10 (табл. 2) и встречена только в гетерозиготном состоянии — *tendC1.3* (рис. 3, а). Плечо (DG) имеет порядок отделов 4—6 (Michailova, 1992) или 11—27, согласно нашей системе (рис. 3, б; табл. 2). В этом плече содержится несколько активных районов — колец Бальбиани (BR) и пуффов (р), степень выраженности которых может варьировать в зависимости от хромосомных перестроек. Активные районы нами обозначены по Михайловой (Michailova, 1992) для цитотипа I (BR₁, BR₂ и р). Согласно нашему разделению плеча на отделы, BR₁ локализовано в отделе 18, BR₂ — в отделе 26 и р — в отделе 21. Кроме того, по нашему мнению, в отделе 17 находится еще один пуфф (рис. 1; 3, б), который ранее не был выявлен, по-видимому по причине его объединения в единое целое с BR₁ (рис. 3, б) или сразу с двумя кольцами Бальбиани — BR₁ и BR₂ (рис. 3, в).

Ранее (Michailova, 1992) в этом плече были обнаружены две последовательности: принятая за стандарт *tend(DG)1* и инверсия D(5с—7с), обозначенная нами как *tend(DG)2*. Последовательность *tend(DG)2*, по-видимому, образована в результате инверсии участка 19—26 на последовательности *tend(DG)1* (табл. 2). Важно отметить, что именно при возникновении *tend(DG)2* три кольца Бальбиани становятся настолько пространственно близкими, что могут почти сливаться в единое целое (рис. 1; 3, в). Гетерозиготы *tend(DG)1.2* обнаружены как в болгарских (Michailova, 1992), так и в саратовских популяциях (рис. 3, в).

Гомозиготная последовательность *tend(DG)1.1* характеризует цитотип I, а гомозиготная последовательность *tend(DG)2.2* — цитотип II. Обнаружение особей, у которых последовательности *tend(DG)1* и *tend(DG)2* встречаются в гетерозиготном состоянии, свидетельствует о гибридизации между личинками двух цитотипов.

Нами выявлены две новые последовательности в этом плече — *tend(DG)3* и *tend(DG)4*. Последовательность *tend(DG)3* образована, вероятно, на последовательности *tend(DG)2* в результате простой инверсии участка 18—24 (табл. 2) и встречена как в гомозиготном (рис. 3, д), так и в гетерозиготном (рис. 3, е) состояниях. Последовательность *tend(DG)4* образована, вероятно, на последовательности *tend(DG)2* в результате простой парацентрической инверсии (табл. 2):

tend(DG)1: 11—15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27,
tend(DG)2: 11—15 16 17 18 26 25 24 23 22 21 20 19 27,
tend(DG)4: 11—15 19 20 21 22 23 24 25 26 18 17 16 27.

Последовательность *tend(DG)4* встречена как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состояниях совместно с последовательностью *tend(DG)2* или *tend(DG)1* (рис. 3, ж).

Хромосома III (AB). Ранее плечо (Michailova, 1992) было разделено на 4 отдела, нами предложено выделить 17 отделов (рис. 1). В этом плече ранее были обнаружены (Michailova, 1992) две последовательности —

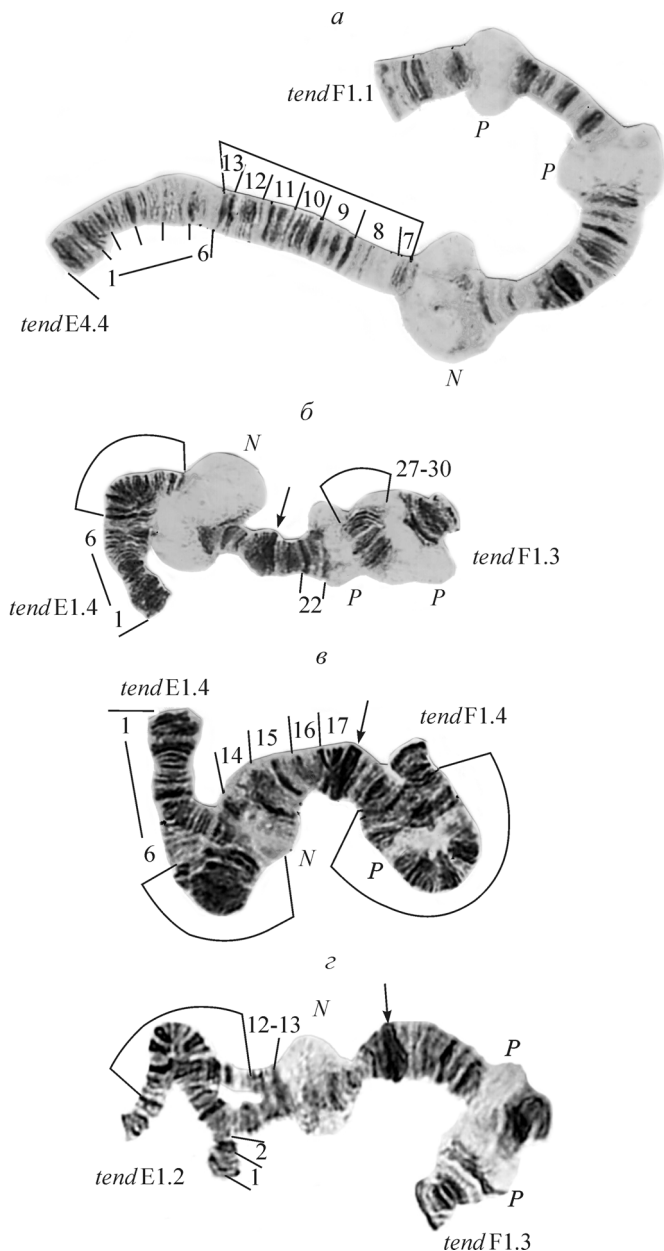


Рис. 2. Гомо- и гетерозиготные инверсии в хромосоме I(EF). а — зиготическое сочетание E4.4F1.1, б — E1.4F1.3, в — E1.4F1.4, з — E1.2F1.3. Скобками обозначены инверсии (здесь и на рис. 3, 4).

tendA1, принятая нами за стандарт, и инверсия A(2—4f) (*tendA2*), а также рассмотрено несколько гипотетических шагов при образовании *tendA2* от *tendA1*.

Последовательность *tendA1* принадлежит цитотипу I и легко идентифицируется по локализации пuffed в отделе 13, смещенного ближе к центромере (рис. 4, а). Последовательность *tendA2* (рис. 1; 4, в; табл. 2), маркирующая цитотип II, образована в результате нескольких инверсионных шагов. Нами выявлена новая последовательность *tendA3* (рис. 4, б; табл. 2), которая, возможно, является промежуточной между *tendA1* и *tendA2*:

tendA1: 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17...
(цитотип I),
tendA3: 1 2 3 4 5 13 12 11 10 9 8 7 6 14 15 16 17...,

tendA2: 1 2 3 8 9 10 11 12 13 5 4 7 6 14 15 16 17...
(цитотип II).

В изученных популяциях также обнаружена новая последовательность *tendA4*, возникшая, вероятно, на *tendA3* в результате инверсии участка (12—6) и встреченная только в гетерозиготном состоянии — *tendA3.4* (рис. 4, ж; табл. 2). Выявлены разные зиготические сочетания указанных четырех последовательностей — *tendA1.2* (рис. 3, з), *tendA2.3* (рис. 4, д, е) и *tendA3.4* (рис. 4, ж). Зиготическое сочетание *tendA1.2* (рис. 4, з), встреченное у личинок из р. Горячки, могло возникнуть только в результате гибридизации между особями разных цитотипов.

Плечо В ранее было разделено на 4 отдела (Michailova, 1992), нами — на 18 отделов (18—35) (рис. 1). Активных районов плечо не содержит. В этом плече ранее были обнаружены (Michailova, 1992) две последовательности: *tendB1*, принятая нами за стандарт, и инверсия В (5—8), или *tendB2*. Последовательность *tendB2*, по нашей системе, образована на *tendB1* в результате инверсии участка 20—34 (табл. 2) и обнаружена с высокой частотой как в гомозиготном (*tendB2.2*), так и в гетерозиготном (*tendB1.2*) состояниях (рис. 4, з, е, ж).

Хромосомный полиморфизм. Всего в кариофонде *E. tendens* зарегистрированы 22 хромосомные последовательности (табл. 2), 19 из которых встречено нами в изученных водоемах. По количеству инверсионных вариантов наиболее полиморфным оказалось хромосомное плечо *tendE*, для которого зарегистрировано пять последовательностей. Для трех хромосомных плеч — *tendA*, *tend(DG)* и *tendF* — отмечено по четыре последовательности. Менее полиморфны *tendB* и *tendC*. Так, для плеча В кроме стандартной (*tendB1*) зарегистрирована только одна инверсионная последовательность — *tendB2*, которая была встречена с высокой частотой во всех изученных популяциях. В плече С обнаружена лишь небольшая перестройка *tendC3*, встреченная только в одном водоеме.

Зарегистрировано 28 зиготических сочетаний последовательностей в хромосомных плечах и проанализированы частоты их встречаемости в 7 водоемах (табл. 3), для которых имеются сведения по кариотипам у 10 особей и более.

Во всех водоемах у личинок встречены следующие зиготические сочетания последовательностей дисков в хромосомных плечах: *tendA2.2*, *tendA2.3*, *tendB1.1*, *tendB1.2*, *tendB2.2*, *tend(DG)2.2*, *tend(DG)1.2*, *tendE1.1*, *tendF1.1* и *tendF1.3*. Данные сочетания образовывали разнообразные комбинации в кариотипах личинок (наиболее частые из них — A2.2 B1.1 C1.1 (DG)2.2 E 1.1 F1.3; A2.3 B1.1 C1.1 (DG)2.2 E1.1 F1.1; A2.3 B1.1 C1.1 (DG)2.2 E1.1 F1.3; A2.3 B1.1 C1.1 (DG)1.2 E1.1 F1.3; A2.3 B1.2 C1.1 (DG)1.2 E1.1 F1.1).

Только в одном водоеме (р. Горячка) встречены две особи, гомозиготные по последовательностям, маркирующим цитотип I (комбинации: A1.1 B2.2 C1.1 (DG)1.1 E1.6 F1.2 и A1.1 B1.2 C1.1 (DG)1.1 E1.1 F1.1). Кроме того, только у личинок из этого водоема обнаружены зиготические сочетания *tendA1.2*, *tend(DG)1.1*, *tend(DG)1.4* и *tendE1.5*.

Доля личинок с гетерозиготными инверсиями составила 72.1—94.4% (86.2%). Число гетерозиготных инверсий на одну особь: 1.37—2.35 (1.92).

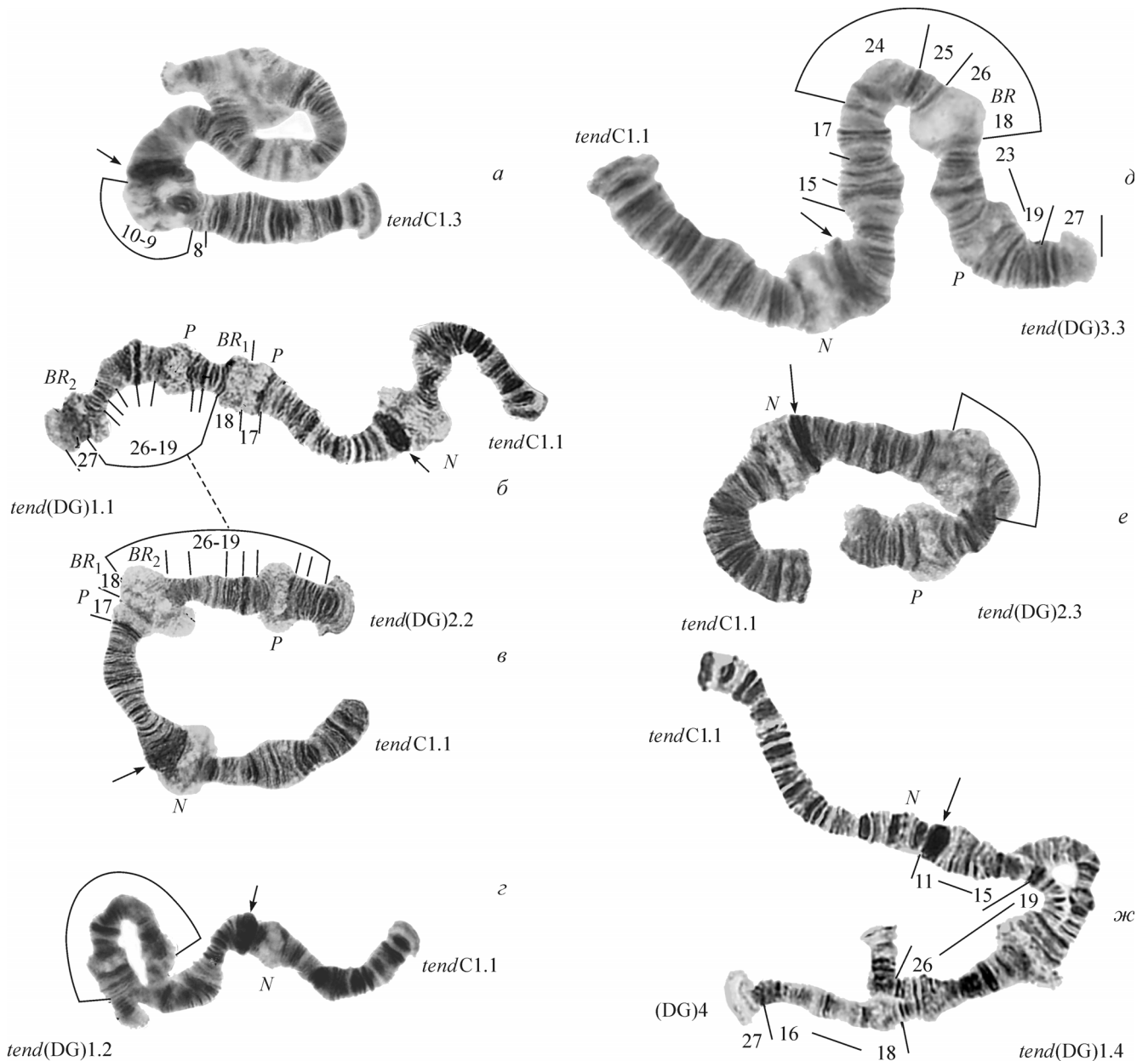


Рис. 3. Гомо- и гетерозиготные инверсии в хромосоме II(CDG).

a — зиготическое сочетание C1.3(DG)1.2, *б* — C1.1(DG)1.1, *в* — C1.1(DG)2.2, *г* — C1.1(DG)1.2, *д* — зиготическое сочетание C1.1(DG)3.3, *е* — C1.1(DG)2.3, *ж* — C1.1(DG)1.4.

Обсуждение

Ранее при исследовании кариотипической структуры *E. tendens* из разных районов р. Волги (Белянина, 1978) было обнаружено, что у личинок из дельты р. Волги хромосомные перестройки отсутствуют, а для подавляющего большинства (87.23 и 75.60 %) личинок в районе Саратова и Балаково характерны гетерозиготные инверсии. По приведенной в статье Беляниной (1978) фотокарте видно, что личинки из р. Волги у Саратова относятся к цитотипу II. У личинок обоих цитотипов *E. tendens* из Болгарии (Michailova, Gercheva, 1982; Michailova, 1987, 1989, 1992, 1996) были отмечены высокий уровень хромосомного полиморфизма, а также наличие частых эктопических контактов хромосом. На примере исследованных нами попу-

ляций *E. tendens* из Саратовской и Самарской областей подтверждено существование внутри этого вида двух цитотипов. В изученных водоемах доминировали особи с последовательностями цитотипа II. Личинки, гомозиготные по специфическим для цитотипа I последовательностям (*tendA1.1* и *tend(DG)1.1*), встречены только у личинок из р. Горячка (табл. 3). Во всех водоемах (табл. 3), хотя и с низкой частотой, встречены гибридные особи, в кариотипе которых плечо *tend(DG)* содержало хромосомные последовательности обоих цитотипов — *tend(DG)1.2*. Всего в кариофонде *E. tendens* зарегистрированы 22 хромосомные последовательности. В изученных нами водоемах обнаружено 19 вариантов последовательностей в хромосомных плечах и 28 их зиготических комбинаций (табл. 3).

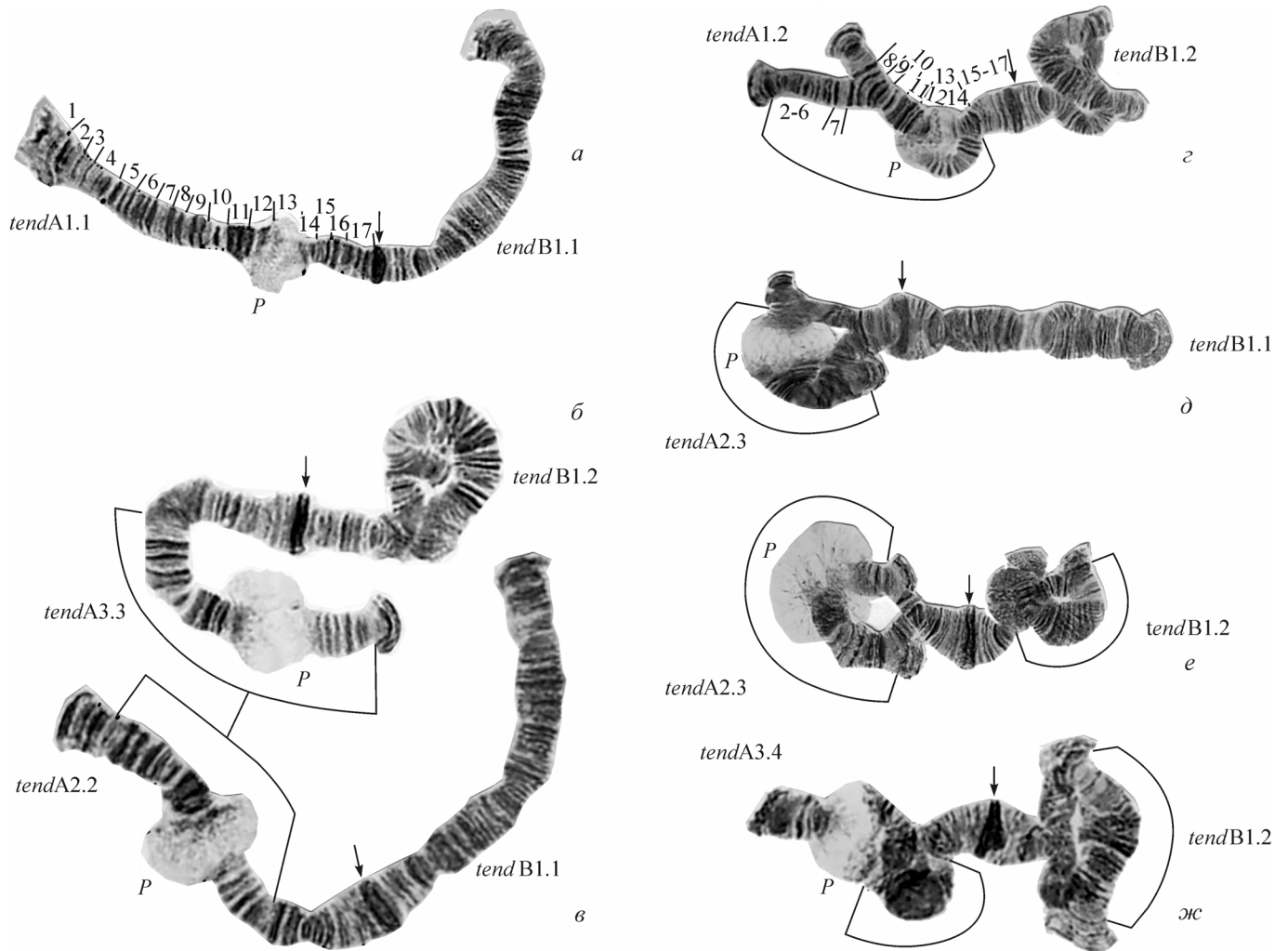


Рис. 4. Гомо- и гетерозиготные инверсии в хромосоме III(AB).

a — зиготическое сочетание A1.1B1.1, *б* — A3.3B1.2, *в* — A2.2B1.1, *г* — A1.2B1.2, *д* — зиготическое сочетание A2.3B1.1, *е* — A2.3B1.2, *ж* — F3.4B1.2.

Таблица 3

Частоты зиготических сочетаний последовательностей в хромосомных плечах *Endochironomus tendens* F. из водоемов Саратовской и Самарской областей

Зиготическое сочетание последовательностей	Частоты зиготических сочетаний последовательностей в хромосомных плечах							
	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a		5 ^a	7 ^a	8 ^a
				а	б			
A 1.1(I)	0	0	0	0	0	0	0	0.235
A 1.2	0	0	0	0	0	0	0	0.294
A 2.2(II)	0.461	0.314	0.593	0.364	0.278	0.323	0.385	0.471
A 2.3	0.231	0.549	0.370	0.454	0.444	0.645	0.462	0.278
A 3.4	0	0.039	0	0	0	0	0	0
A 3.3	0.308	0.098	0.037	0.182	0.278	0.032	0.077	0
B 1.1	0.615	0.333	0.630	0.636	0.389	0.613	0.462	0.118
B 1.2	0.154	0.588	0.333	0.364	0.556	0.258	0.308	0.412
B 2.2	0.231	0.078	0.037	0	0.055	0.129	0.231	0.471
C 1.1	1	1	1	1	0.955	1	1	1
C 1.2	0	0	0	0	0.045	0	0	0

Таблица 3 (продолжение)

Зиготическое сочетание последовательностей	Частоты зиготических сочетаний последовательностей в хромосомных плечах							
	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a		5 ^a	7 ^a	8 ^a
				а	б			
DG 1.1(I)	0	0	0	0	0	0	0	0.234
DG 1.2	0.077	0.039	0.074	0.091	0.136	0.032	0.231	0.492
DG 2.2(II)	0.577	0.549	0.778	0.909	0.227	0.839	0.538	0.117
DG 4.4	0	0.039	0	0	0.090	0	0	0
DG 3.3	0.038	0.078	0	0	0.181	0	0	0
DG 2.3	0	0.020	0.037	0	0	0	0	0
DG 2.4	0.308	0.275	0.148	0	0.364	0.129	0.231	0
DG 1.4	0	0	0	0	0	0	0	0.157
E 1.1	0.615	0.941	0.815	0.818	0.591	0.742	0.611	0.471
E 1.2	0.154	0	0	0.182	0.091	0	0	0.118
E 1.4	0.231	0.039	0.148	0	0.182	0.258	0.333	0.294
E 4.4	0	0.020	0.037	0	0.136	0	0.056	0
E 1.5	0	0	0	0	0	0	0	0.118
F 1.1	0.654	0.196	0.333	0.455	0.278	0.355	0.308	0.706
F 1.3	0.346	0.647	0.556	0.364	0.500	0.452	0.462	0.176
F 3.3	0	0.157	0.111	0.091	0.222	0.129	0.231	0
F 1.4	0	0	0	0.091	0	0.064	0	0.118
Доля гетерозиготных особей, %	84.6	90.2	74.1	81.8	94.4	83.9	92.3	88.2
Среднее число гетерозиготных инверсий на одну особь	1.66	2.02	1.37	1.64	2.33	1.65	2.32	2.35

Примечание. 1^a—8^a — номера водоемов в соответствии с табл. 1.

Для кариотипа *E. tendens* характерны частые ассоциации негомологичных хромосом на основе эктопической конъюгации. Важная особенность этих ассоциаций — соединение терминальными районами плеч — была впервые отмечена Беляниной (1978). Нами установлено, что такие эктопические контакты (рис. 5, а) характерны как для цитотипа II, так и для цитотипа I, но встречаются чаще у особей цитотипа II. Кроме того, для кариотипов этого цитотипа характерно образование теломерно-центромерных ассоциаций негомологичных хромосом, которые присутствовали в кариотипах личинок значительно реже, чем контакты теломерными участками.

Наличие в каждом хромосомном плече последовательностей, общих для всех изученных популяций, свидетельствует о принадлежности особей из данных популяций к одному виду. Присутствие же в одном водоеме личинок, гетерозиготных по хромосомным последовательностям разных цитотипов, свидетельствует о происходящей в зонах парапатрии гибридизации, что было отмечено как в болгарских (Michailova, 1992), так и в изученных нами популяциях.

По-видимому, механизмы хромосомной дифференциации *E. tendens* могут быть сопряжены с процессами адаптации личинок этого вида к минированию разных погруженных субстратов, поэтому при цитогенетических исследованиях филогенетических хирономид необходимо учитывать особенности их обитания. В одних и тех же

болгарских популяциях личинки цитотипа II минировали ткани чилима *Trapa natans* L. и очень редко поселялись в листьях и стеблях рогоза широколистного *Typha latifolia* L. (Michailova, 1992). Изученные нами личинки цитотипа II чаще всего минировали мягкие разлагающиеся листья рогоза узколистного *Typha angustifolia* L. и рогоза широколистного *T. latifolia* L., но также могли заселять живые или отмирающие ткани ежеголовника *Sparganium erectum* L. и стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L., из чего следует, что они не являются узкоспециализированными минерами, но предпочитают обитать в мягких разлагающихся тканях макрофитов. Личинки цитотипа I из водоемов Болгарии и Венгрии предпочитали минировать ткани рогоза широколистного *Typha latifolia* L. (Michailova, 1992) или (как было установлено нами) полуразложившиеся листья рогоза узколистного *T. angustifolia* L. и *S. erectum* L. Таким образом, для личинок обоих цитотипов четкой приуроченности к определенным видам макрофитов в настоящее время не выявлено, но необходимо дальнейшее накопление данных о цитогенетической структуре популяций и биотопах личинок этого вида, чтобы установить, как происходит разделение экологических ниш у особей разных цитотипов при обитании в одном водоеме.

Прибрежно-водные макрофиты создают высокую дискретность среды, благодаря которой (Синев, 1989) многие формы способны дивергировать вплоть до самостоя-

Список литературы

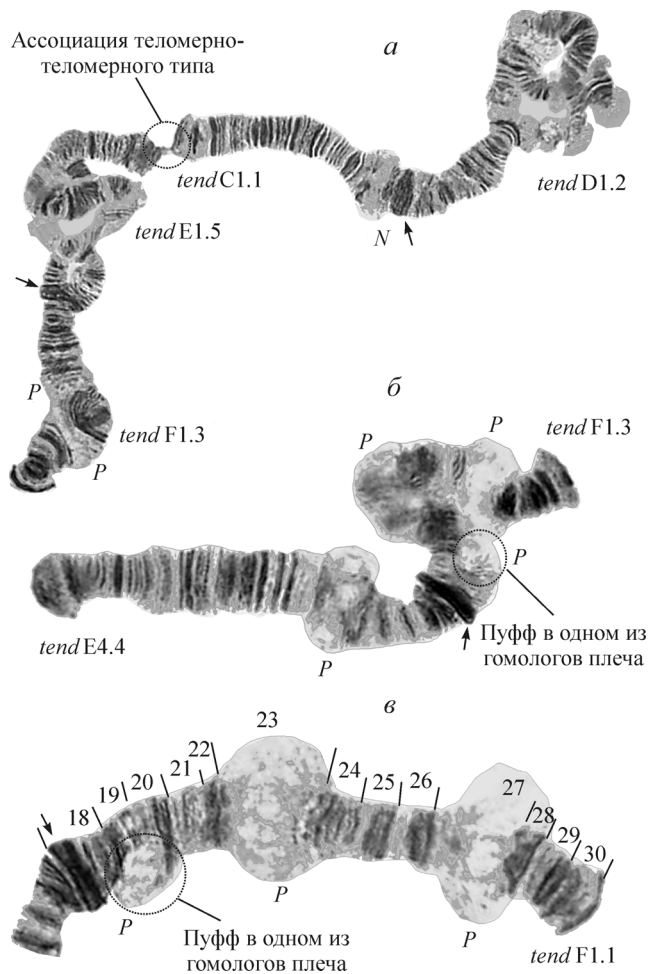


Рис. 5. Особенности кариотипа *Endochironomus tendens*.

a — ассоциация негомологических хромосом теломерными участками; *б* — гетерозиготность по пуффу в отделах 19—20.

тельных видов. В настоящее время различия между двумя цитотипами *E. tendens* не соответствуют межвидовому уровню, о чем свидетельствуют наличие общих хромосомных последовательностей во всех хромосомных плечах и гибридизация между особями разных цитотипов. Вероятно, что микроэволюционная дифференциация этого вида на два цитотипа, а также популяционные системы, формирующиеся в результате интрогрессивной гибридизации между цитотипами, позволяют *E. tendens* максимально осваивать среду обитания.

Баканов А. И., Скальская И. А., Флеров Б. А. 2003. Особенности первоначального формирования группировок бентоса и перифитона в водохранилищах Верхней Волги. Гидробиол. журн. 39 (6) : 25—33.

Белянина С. И. 1978. Кариотип личинок комара *Endochironomus tendens* F. из различных районов Волги. Цитология. 20 (5) : 596—598.

Белянина С. И. 1983. Кариотипический анализ хирономид (Diptera, Chironomidae) фауны СССР: Дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИМЭЖ. 455 с.

Демин С. Ю., Шобанов Н. А. 1990. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в европейской части СССР. Цитология. 32 (10) : 1046—1054.

Калугина Н. С. 1961. Систематика и развитие комаров *Endochironomus albipennis* Mg., *E. tendens* F., *E. impar* Walk. (Diptera, Chironomidae). Энтомол. обозр. 40 (4) : 900—919.

Калугина Н. С. 1963. Места обитания и смена поколений у семи видов *Glyptotendipes* Kieff. и *Endochironomus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Учинского водохранилища. В кн.: Учинское и Можайское водохранилища. М.: МГУ. 173—212.

Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Е., Шобанов Н. А., Зеленцов Н. И., Гребенюк Л. П., Истомина А. Г., Прасолов В. А. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас. Новосибирск: Наука. 115 с.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. 1993. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб.: Гидрометеоздат. 220 с.

Макарченко Е. А., Макаренко М. А. 1999. Chironomidae. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые. Двукрылые. Т. 4. СПб.: 210—297.

Панкратова В. Я. 1983. Личинки и куколки подсемейства Chironomidae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука. 296 с.

Синёв С. Ю. 1989. Адаптивная радиация и способы видообразования у кипрейных узкокрылых молей (Lepidoptera, Momphidae). Тр. Зоол. ин-та РАН. 202 : 106—133.

Шилова А. И. 1952. Материалы по систематике мотылей родов *Glyptotendipes* и *Endochironomus*. Тр. Амур. ихтиол. экспедиции, 1945—1949 гг. 3 : 403—418.

Шилова А. И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Наука. 251 с.

Michailova P. V. 1987. Comparative karyological analysis of species of the genus *Endochironomus* Kieff. Entomology. 29 : 105—111.

Michailova P. V. 1989. The polytene chromosomes and their significance to the systematic and phylogeny of the family Chironomidae, Diptera. Acta Zool. Fenn. 186 : 107 p.

Michailova P. V. 1992. *Endochironomus tendens* (F.) (Diptera, Chironomidae) an example of stasipatric speciation. Nederland's J. Aquatic Ecol. 26 : 173—180.

Michailova P. V. 1996. Cytotaxonomy of Chironomidae (Diptera) from Lake Shalba: cytogenetic evidence for introgressive hybridization. Hydrobiologia. 318 : 25—42.

Michailova P., Gercheva P. 1982. Cytotaxonomical characteristics of the species genus *Endochironomus* Kieff. (Diptera, Chironomidae). Caryologia. 35 : 33—56.

Pinder L. C. R., Reiss F. 1983. The larvae of Chironominae (Diptera, Chironomidae) of the Holarctic region. Key and diagnosis. Chironomidae of the Holarctic region. Key and diagnosis. Pt 1. Larvae. Ent. Scand. Suppl. 293—435.

Поступила 20 I 2009

CHROMOSOMAL POLYMORPHISM AND CYTOTYPES *ENDOCHIRONOMUS TENDENS* F.
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE) FROM RESERVOIRS IN THE SARATOV AND SAMARA REGIONS

N. A. Durnova

Saratov State Medical University;
e-mail: ndurnova@mail.ru

Chromosomal polymorphism of phytophilous chironomidae, *Endochironomus tendens* F., from reservoirs in the Saratov and Samara Regions has been studied. Cytophotomaps of polytene chromosomes of the species have been worked out in details, and the found chromosomal sequences cadastre has been established. *E. tendens* F. cytotypes (karyomorphs I and II) have been analyzed.

Key words: karyotype, polytene chromosome, chromosome polymorphism, *Endochironomus tendens*.
