

УДК: 576.316.352: 575.224.232.4: 595.771  
DOI: 10.17816/ecogen15327-33

## ОСОБЕННОСТИ ХРОМОСОМНОГО ПОЛИМОРФИЗМА *GLYPTOTENDIPES GLAUCUS* MEIGEN, 1818 (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ ОЗЕРА ЧАЙКА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «КУРШСКАЯ КОСА»

© Е.А. Калинина, Н.В. Винокурова

Институт живых систем, ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта»,  
Калининград

Для цитирования: Калинина Е.А., Винокурова Н.В. Особенности хромосомного полиморфизма *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) из озера Чайка национального парка «Куршская коса» // Экологическая генетика. — 2017. — Т. 15. — № 3. — С. 27–33. doi: 10.17816/ecogen15327-33.

Поступила в редакцию: 21.06.2017

Принята к печати: 11.09.2017

✿ Впервые изучена цитогенетическая структура природной популяции личинок фитофильного вида хирономид *Glyptotendipes glaucus* (Mg.) из озера Чайка национального парка «Куршская коса» Калининградской области. Определен уровень инверсионного полиморфизма для данной популяции. Обнаружены и локализованы две новые инверсионные последовательности glaD6 и glaD7. Впервые в Калининградской области выявлены эктопический контакт типа Т–Т между хромосомой G (IV) и плечом F (III), а также мономорфность хромосомы III (EF) *Glyptotendipes glaucus*. Величина показателя отношения числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций соответствовала его уровню для ранее исследуемых водоемов г. Калининграда.

✿ **Ключевые слова:** *Glyptotendipes glaucus*; политенные хромосомы; кариотип; инверсионный полиморфизм; Куршская коса.

## PECULIARITIES OF CHROMOSOMAL POLYMORPHISM *GLYPTOTENDIPES GLAUCUS* MEIGEN, 1818 (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) FROM LAKE CHAIKA OF THE NATIONAL PARK “CURONIAN SPIT”

© Е.А. Kalinina, N.V. Vinokurova

School of Life Sciences, Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia

For citation: Kalinina EA., Vinokurova NV. Peculiarities of chromosomal polymorphism *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) from Lake Chaika of the National Park “Curonian Spit”. *Ecological genetics*. 2017;15(3):27-33. doi: 10.17816/ecogen15327-33.

Received: 21.06.2017

Accepted: 11.09.2017

✿ **Background.** The genus *Glyptotendipes* includes widespread species of chironomids with the largest phytophilous larvae, which constitute a large percentage of the total biomass of invertebrates. *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) is the dominant species of chironomids in Lake Chaika of the National Park “Curonian Spit”. **Materials and methods.** The material of the study included 51 *Glyptotendipes glaucus* fourth – instar larvae collected in Lake Chaika of the National Park “Curonian Spit”. Larvae were fixed in Carnoy’s liquid (ethanol : glacial acetic acid = 3 : 1) at the collection site. The slides of polytene chromosomes from salivary glands of the larvae were prepared according to the standard aceto – orsein technique. Chromosome mapping was carried out according to Belyanina and Durnova (1998). **Results.** The level of inversion polymorphism for given populations was determined. Two new inversion sequences glaD6 and glaD7 were detected and localized. Ectopic contact type of T-T between the chromosome G(IV) and the arm of F(III), as well as the monomorphy of the chromosome III(EF) *Glyptotendipes glaucus* were first identified in the Kaliningrad region. The value of the ratio of the number of inversion sequences to the number of genomic combinations corresponded to its level for previously studied reservoirs in Kaliningrad city. **Conclusion.** The prevalence of the inversion sequences glaA2, glaA3, glaB2 glaB3, glaB4, glaB6, glaC3, glaD2, glaD3, glaD5, glaG4 in chromosomes I(AB), II(CD) and IV(G) *Glyptotendipes glaucus* of Lake Chaika indicates the greatest variability and dynamism of this parts of the genome of the species.

✿ **Keywords:** *Glyptotendipes glaucus*; polytene chromosomes; karyotype; inversion polymorphism; Curonian Spit.

## ВВЕДЕНИЕ

Личинки хирономид (Diptera, Chironomidae) составляют значительную долю в общей биомассе беспозвоночных животных во многих водоемах Калининградской

области [1–3]. Одним из наиболее распространенных представителей семейства двукрылых насекомых является фитофильный вид *Glyptotendipes glaucus* Mg., который наряду с обитанием на поверхности погруженных

субстратов способен минировать макрофиты и затопленную, разлагающуюся в водоеме древесину [4, 5].

Имеются сведения о кариотипе и уровне инверсионного полиморфизма данного вида из водоемов городской черты Калининграда [1, 3]. В связи с этим в 2013 г. нами было начато исследование видового состава сообщества хирономид озера Чайка национального парка «Куршская коса», в результате которого обнаружено доминирование вида *G. glaucus* [2]. Также известно, что данное озеро подвергается значительной антропогенной нагрузке, что приводит к его постепенному обмелению. Этому процессу способствуют накопление органических веществ, а также тяжелых металлов и поверхностно-активных веществ, попадающих в водоем с прибрежной зоны [6].

Кариологические методы исследования позволяют также выявить один из важнейших механизмов адаптивной пластичности хирономид — инверсионный полиморфизм, который возможно и необходимо учитывать при проведении экологических мониторинговых исследований в условиях возрастающих антропогенных загрязнений.

Кроме того, кариологический подход служит точным инструментом идентификации видовой принадлежности отдельных особей хирономид и позволяет оценить изменения цитогенетической структуры природных популяций вида в ходе микроэволюции [7].

В связи с вышеуказанной целью настоящей работы стало исследование хромосомного инверсионного полиморфизма природной популяции фитофильного *G. glaucus* из озера Чайка национального парка «Куршская коса».

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследована 51 личинка IV возраста *G. glaucus* из озера Чайка. Материал для анализа собран в июне 2013 г. с погруженных в воду частей прибрежных растений и разлагающихся древесных остатков.

Озеро Чайка (54°44'21.0"N 20°06'02.5"E) — самый крупный пресноводный водоем на территории национального парка «Куршская коса» и располагается в п. Рыбачий. Площадь озера составляет 0,22 км<sup>2</sup>, длина — около 1,4 км<sup>2</sup>, максимальная ширина — около 0,4 км, средняя и максимальная глубина — 0,4 и 1,5 м соответственно [8]. В песчаном грунте прибрежной зоны произрастали растения: рогоз узколистный, рогоз широколистный, тростник, камыш озерный, паслен.

Фиксация личинок производилась по стандартной методике в смеси 96 % этилового спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 : 1 [9]. Кариологические препараты политенных хромосом слюнных желез личинок готовили по стандартной ацето-орсеиновой методике [10].

Картирование хромосом выполнено по системе Беляниной, Дурновой (1998) [11]. При обозначении инверсионных последовательностей использовали порядковые номера в соответствии с хронологией их описания. Для определения принадлежности каждого гомолога к последовательности их сочетания в каждом плече обозначались двумя цифрами (например, glaA1.1, glaB1.2 и т. д.). Инверсионные последовательности в плечах хромосом выделяли подчеркиванием (например, gla A2 1 10 9 8 7 6 5 4 3 2 11 12 13 14 15 16 и т. д.).

Фотографии кариотипа *G. glaucus* были получены с помощью микроскопа Axio Scope.A1 и фотокамеры AxioCamMRc5 (10 × 20) (CarlZeiss, Германия) с использованием программы ZEN 2011 (blue edition).

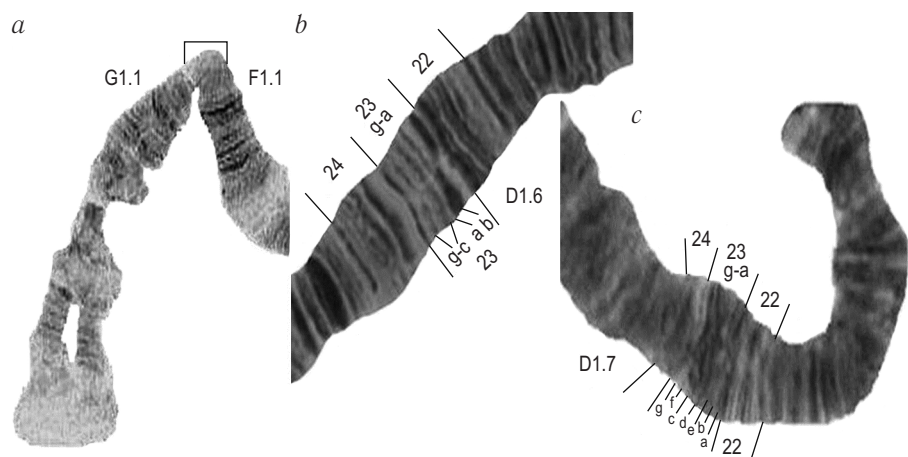
Для оценки цитогенетической структуры исследованной природной популяции личинок были использованы следующие показатели: среднее число гетерозиготных инверсий (ГИ) на особь; количество стандартных и инверсионных последовательностей в популяции; количество геномных комбинаций последовательностей дисков; показатель соотношения числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК). Уровень инверсионного хромосомного полиморфизма популяции рассчитывался по числу ГИ на одну особь [3, 12, 13] (табл. 1).

Таблица 1

Показатели полиморфизма природной популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Чайка

Indicators of polymorphisms of natural populations of *Glyptotendipes glaucus* of Lake Chaika

Показатели	Количество исследованных особей	51
	Количество особей со стандартным кариотипом	14
	Число полиморфных особей, %	72,5
	Число гетерозиготных инверсий на особь	1,16
	Число гомозиготных инверсий на особь	0,14
	Число инверсионных последовательностей	14
	Число геномных комбинаций	24
	Число инверсионных последовательностей на число геномных комбинаций	0,58



**Рис. 1.** Хромосомные aberrации плеч G, F, D *Glyptotendipes glaucus*: *a* — эктопическая конъюгация плеч G и F (отмечена квадратной скобкой) типа Т–Т; *b* — гетерозиготная инверсия D1.6; *c* — гетерозиготная инверсия D1.7. Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом

**Fig. 1.** Chromosomal aberrations of the arms G, F, D *Glyptotendipes glaucus*: *a* – ectopic conjugation of the arms G and F (indicated by square bracket) of the T–T type; *b* – heterozygous inversion D1.6; *c* – heterozygous inversion D1.7

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кариотип *G. glaucus* ( $2n = 8$ ) естественной популяции озера Чайка имеет идентичные маркерные участки, отмеченные в других ранее изученных популяциях [9, 14, 15]. Хромосомы АВ (I), CD (II), EF (III) — метацентрики, хромосома G (IV) — акроцентрик. Центромерные районы морфологически выражены нечетко.

У трех личинок обнаружен эктопический контакт типа теломера — теломера (Т–Т) между хромосомой G (IV) и плечом F хромосомы III (рис. 1) Стоит отметить, что

межхромосомные контакты данного типа для *G. glaucus*, обнаруженные в водоемах Саратовской области [16], ранее не отмечались для водоемов г. Калининграда [1, 3].

В результате первичного анализа кариотипа *G. glaucus* из озера Чайка национального парка «Куршская коса» была идентифицирована 21 хромосомная последовательность, сформировавшая 24 геномные комбинации (табл. 2).

Хромосома I (AB) кариотипа исследованной популяции представлена восемью хромосомными последовательностями. В обоих плечах данной хромосомы отме-

Таблица 2

Геномные комбинации в кариотипах личинок *Glyptotendipes glaucus* и их абсолютная частота в озере Чайка  
Genomic combinations in karyotypes of *Glyptotendipes glaucus* larvae and their absolute frequency in Lake Chaika

№	Геномные комбинации	Количество особей	№	Геномные комбинации	Количество особей
1	A1.1 B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	14	13	A1.1 B1.1 C1.1 <b>D1.7</b> E1.1 F1.1 G1.1	1
2	<b>A1.2</b> B1.1 C1.1 <b>D1.3</b> E1.1 F1.1 G1.1	1	14	A1.1 <b>B1.2</b> C1.1 <b>D1.2</b> E1.1 F1.1 G1.1	1
3	A1.1 B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.5</b>	1	15	<b>A2.2</b> B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	3
4	<b>A1.3</b> B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	1	16	A1.1 <b>B2.2</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	1
5	A1.1 <b>B2.2</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	1	17	A1.1 <b>B1.2</b> <b>C1.3</b> D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	2
6	A1.1 <b>B1.4</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	1	18	A1.1 <b>B1.2</b> C1.1 <b>D1.3</b> E1.1 F1.1 G1.1	2
7	<b>A2.2</b> B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	2	19	A1.1 <b>B2.6</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	2
8	A1.1 <b>B1.2</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	5	20	A1.1 B1.1 C1.1 <b>D1.5</b> E1.1 F1.1 <b>G1.5</b>	2
9	<b>A1.2</b> B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	2	21	A1.1 <b>B1.2</b> C1.1 <b>D1.2</b> E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	1
10	A1.1 <b>B1.2</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	3	22	<b>A1.3</b> B1.1 C1.1 <b>D1.2</b> E1.1 F1.1 <b>G1.5</b>	1
11	<b>A1.3</b> B1.1 C1.1 <b>D1.6</b> E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	1	23	A1.1 <b>B2.6</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 <b>G1.4</b>	1
12	A1.1 <b>B1.3</b> C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	1	24	<b>A1.3</b> B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1	1

Примечание. Полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями, отличающимися от стандарта

чено преобладание стандартных последовательностей glaA1 и glaB1, частота встречаемости которых составила 0,765 и 0,588 соответственно. Последовательности glaA2 и glaB2 встречены как в гомо- (A2.2, B2.2), так и в гетерозиготных (A1.2, B1.2) сочетаниях с высокой частотой. Последовательности glaA3, glaB3, glaB4, glaB6 обнаружены в гетерозиготных вариантах. Последовательности glaB6 и glaB2 встречались только в комплексе инверсии B2.6 с частотой 0,058, которая была ранее описана для системы прудов Карасевка г. Калининграда [1] (табл. 3).

gla A1 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16  
 gla A2 1 10 9 8 7 6 5 4 3 2 11 12 13 14 15 16  
 gla A3 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 13 12 14 15 16  
 gla B1 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30  
 gla B2 17 18 20 19 21 22 23 24 25 26 27 28 29 20  
 gla B3 17 18 20 19 21 28 27 26 25 24 23 22 29 30  
 gla B4 17 18 19 20 21ab 22 21j-c 23 24–30  
 gla B6 17 18 20 19 21 22 27 26 25 24 23 28 29 30

Таблица 3

Частота встречаемости последовательностей дисков в плечах хромосом природной популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Чайка

Frequencies of band sequences in chromosomal arms of natural populations *Glyptotendipes glaucus* of Lake Chaika

Последовательность дисков	Частоты встречаемости
gla A1	0,765
gla A2	0,157
gla A3	0,078
gla B1	0,588
gla B2	0,314
gla B3	0,020
gla B4	0,020
gla B6	0,058
gla C1	0,961
gla C3	0,039
gla D1	0,805
gla D2	0,058
gla D3	0,058
gla D5	0,039
gla D6	0,020
gla D7	0,020
gla E1	1,0
gla F1	1,0
gla G1	0,588
gla G4	0,333
gla G5	0,079

В плече С хромосомы II преобладала стандартная последовательность glaC1. ГИ C1.3 обнаружена у двух особей (см. табл. 2, 3).

Анализ плеча D показал наиболее высокий уровень полиморфизма, представленный шестью хромосомными последовательностями (glaD1, glaD2, glaD3, glaD5, glaD6, glaD7). Следует отметить впервые выявленную в популяциях *G. glaucus* водоемов г. Калининграда (2012 г.) последовательность glaD3 [3], которая также была обнаружена в популяции озера Чайка (2013 г.) (см. табл. 2, 3). Нами впервые были выявлены и локализованы две хромосомные последовательности glaD6 и glaD7, отличающиеся от стандартной glaD1 микроинверсиями участков 23b~~ac~~defg24 и 23ab~~ed~~cifg24 соответственно (см. рис. 1).

gla C1 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16  
 gla C3 1 2 3 13 12 11 10 9 8 7 6 5 4 14 15 16  
 gla D1 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30  
 gla D2 17 18 19 20 21 22 23 29d-a 28 27 26 25 24 29e-g 30  
 gla D3 17–27 28 29ab 30dcb 29gfedc 30e-l  
 gla D5 17–27 28 29a-f 30a-g 29h-g 30i-l  
 gla D6 17 18 19 20 21 22 23b-a 23c-g 24 25 26 27 28 29 30  
 gla D7 17 18 19 20 21 22 23ab 23e-c 23ifg 24 25 26 27 28 29 30

Оба плеча хромосомы III (EF) исследованной естественной популяции хирономид *G. glaucus* озера Чайка оказались мономорфны и имели стандартные последовательности дисков (glaE1, glaF1) (см. табл. 3). Такая абсолютная мономорфность III хромосомы ранее не отмечалась у личинок данного вида из водоемов Калининграда [1, 3].

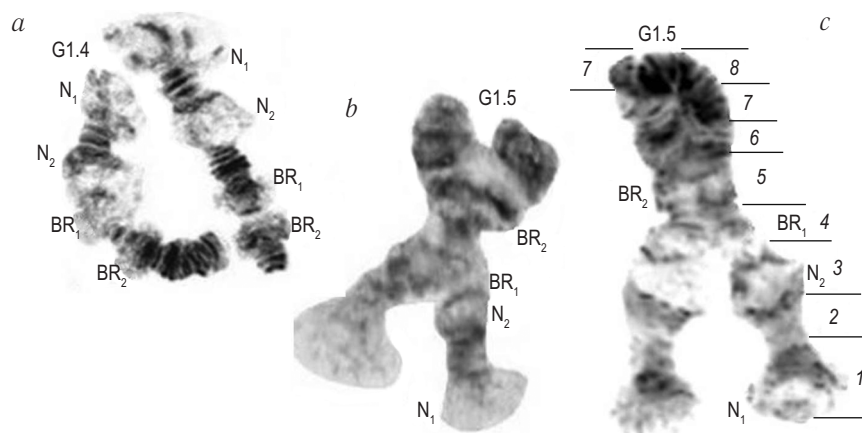
gla E1 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14  
 gla F1 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25

Хромосома IV (G) представлена тремя последовательностями: glaG1, glaG4, glaG5 (см. табл. 3). Стоит отметить, что набор последовательностей, асинхронизированных в отделах 6–8 и структура ГИ G1.5 данной хромосомы из озера Чайка соответствуют прежде описанным для водоемов Саратовской области Дурновой и др. [17]. Последовательность glaG5 определена только в гетерозиготном состоянии у четырех особей с частотой 0,079 (см. табл. 3, рис. 2).

gla G 1 1 2 3 4 5 6 7 8  
 gla G 4 1 2 3 7 6 5 4 8  
 gla G 5 делеция диска d отдела 7

## ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования хромосомного инверсионного полиморфизма природной популяции *G. glaucus* из озера Чайка национального парка «Куршская коса» было определено 14 инверсионных последовательностей во всех плечах хромосом. Данная популяция была представлена незначительным количеством особей (27,5 %) со стандартным кариотипом.



**Рис. 2.** Инверсионные последовательности хромосомы IV (G) *Glyptotendipes glaucus*: *a* — гетерозиготная инверсия G1.4 (асинапсис гомологов); *b, c* — варианты гетерозиготной инверсии G1.5. Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. BR — кольцо Бальбани, N — ядрышковый организатор

**Fig. 2.** Inversion sequences of chromosome IV (G) *Glyptotendipes glaucus*: *a* — heterozygous inversion G1.4 (asynapsis homologs); *b, c* — variants of heterozygous inversion G1.5

Эврихорность инверсионных последовательностей *glaA2*, *glaA3*, *glaB2*, *glaB3*, *glaB4*, *glaB6*, *glaC3*, *glaD2*, *glaD3*, *glaD5*, *glaG4* в хромосомах I (AB), II (CD) и IV (G), обнаруженная в популяции озера Чайка и наблюдаемая во всех ранее исследованных природных популяциях *G. glaucus* из водоемов Калининграда (2007 г., 2012 г.), свидетельствует о наибольшей вариативности и динамичности данной части генома [1, 3].

Обращает на себя внимание то, что последовательность *glaB2* является распространенной не только в калининградских популяциях *G. glaucus*, но и в природных популяциях Брянской и Саратовской областей. Причем данная последовательность встречалась в водоемах Брянской области, затронутых чернобыльским выбросом, и в городских водоемах г. Саратова, подверженных антропогенной контаминации, что позволяет авторам считать ее одним из показателей экологического неблагополучия водной среды [1, 18].

Исследования северо-западных популяций *G. glaucus* Петровой и Жировым (2011) показали, что для карิโอотипов личинок из некоторых водоемов Ленинградской, Новгородской и Псковской областей свойственна мономорфность хромосомы III (EF) [19]. Подобный результат был нами получен для кариотипа *G. glaucus* популяции озера Чайка впервые в Калининградской области.

Уровень инверсионного полиморфизма в популяции *G. glaucus* озера Чайка составил 72,5 %, а число ГИ на особь — 1,16. Сравнение полученных данных с более ранними по этим же показателям для водоемов г. Калининграда 2012 г. показало их более высокий уровень для озера Чайка, что позволяет считать кариотип популяции *G. glaucus* озера Чайка более полиморфным [1, 3].

Величина показателя ЧИП/ЧГК находилась в интервале, прежде рассчитанном для водоемов городской черты Калининграда (2012 г.) [3].

Кроме того, детектируемый нами эктопический контакт типа Т—Т между хромосомой G (IV) и плечом F хромосомы III, как пример эктопических контактов разных типов в политенных хромосомах хирономид, можно рассматривать в качестве одного из механизмов редукции хромосом в эволюции кариотипа [20–24].

Известно, что у двух видов рода *Glyptotendipes* случаются тандемные ассоциации, ведущие к уменьшению стандартного набора хромосом  $2n = 8$ . Интересно, что личинки этих видов отличаются местом обитания: личинки первого обнаружены на голых камнях или в колониях губок ( $2n = 6$ ), а второго — в растительных остатках на дне водоемов ( $2n = 4$ ) [25, 26].

Возможно, что вариации изученных и описанных выше показателей кариотипа *G. glaucus* из озера Чайка возникли на фоне наличия избыточного количества ионов тяжелых металлов в донных отложениях водоема. Так, по нашим исследованиям, донные отложения озера содержали ионы Zn, Ni и Сг в количествах, превышающих в 1,3–4 раза значения предельно допустимых концентраций для почв [6]. Экосистемные процессы озера Чайка, одним из действующих факторов которых являются тяжелые металлы, позволяют оценивать процессы микроэволюции исследуемого вида через показатели изменчивости кариотипа как одного из механизмов адаптации.

*Работа выполнена в рамках Проекта повышения конкурентоспособности ведущих российских университетов среди ведущих мировых научно-образовательных центров Балтийского федерального университета имени Иммануила Канта.*



## ЛИТЕРАТУРА

1. Шартон А.Ю., Петрова Н.А. Винокурова Н.В., и др. Инверсионный полиморфизм *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera: Chironomidae) из водоемов г. Калининграда // Генетика. — 2010. — Т. 46. — № 7. — С. 786–793. [Sharton AY, Petrova NA, Vinokurova NV, et al. Inversion polymorphism of *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera: Chironomidae) from the reservoirs of Kaliningrad. *Russ J Genet.* 2010;46(7):786-793. (In Russ.)]. doi: 10.1134/S1022795410070021.
2. Винокурова Н.В., Гапаненко Е.А. Первое описание сообщества хирономид озера Чайка национального парка «Куршская коса» // Сборник научных трудов «SWorld». — 2015. — Т. 22. — № 1. — С. 15–19. [Vinokurova NV, Gapanenok EA. Pervoe opisanie soobshchestva khironomid ozera Chaika natsional'nogo parka "Kurshskaya kosa". *Sbornik nauchnykh tudov "SWorld"*. 2015;22(1):15-19. (In Russ.)]
3. Винокурова Н.В., Калинина Е.А., Столь Э.Э. Кариотип и инверсионный полиморфизм природных популяций *Glyptotendipes glaucus* (Meigen), 1818 (Diptera, Chironomidae) малых водоемов г. Калининграда // Экологическая генетика. — 2016. — Т. 14. — № 4. — С. 41–51. [Vinokurova NV, Kalinina EA, Stol' EE. Karyotype and inversion polymorphism of natural populations *Glyptotendipes glaucus* (Meigen), 1818 (Diptera, Chironomidae) from the small reservoirs of Kaliningrad. *Ekologicheskaya genetika.* 2016;14(4):41-51. (In Russ.)]. doi: 10.17816/ecogen14441-51.
4. Дурнова Н.А. Хирономиды перифитона водоемов Саратовской области: экологические особенности, морфология, цитогенетика (Diptera, Chironomidae, Chironomini): дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 2010. [Durnova NA. Khironomidy perifitona vodoemov Saratovskoi oblasti: ekologicheskie osobennosti, morfologiya, tsitogenetika (Diptera, Chironomidae, Chironomini). [dissertation] Saint Petersburg; 2010. (In Russ.)]
5. Дурнова Н.А., Воронин М.Ю., Сухова Е.И. Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид в водоемах Саратовской области // Поволжский экологический журнал. — 2011. — № 3. — С. 304–313. [Durnova NA, Voronin MYu, Sukhova EI. Biotopical distribution of periphytic chironomids (Diptera, Chironomidae) in water reservoirs of the Saratov region. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal.* 2011;(3):304-313. (In Russ.)]
6. Винокурова Н.В., Калинина Е.А., Столь Э.Э., и др. Тяжелые металлы в донных отложениях некоторых водоемов Калининградской области // Вода: химия и экология. — 2016. — № 12. — С. 87–93. [Vinokurova NV, Kalinina EA, Stol' EE, et al. Heavy metals in bottom sediments of some water bodies of the Kaliningrad region. *Voda: khimiya i ekologiya.* 2016;(12):87-93. (In Russ.)]
7. Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. Цитогенетическая дифференциация природных популяций *Chironomus obtusidens* (Diptera, Chironomidae) // Зоологический журнал. — 2007. — Т. 86. — № 8. — С. 921–932. [Kiknadze II, Istomina AG, Gunderina LI. Tsitogeneticheskaya differentsiatsiya prirodnykh populyatsii *Chironomus obtusidens* (Diptera, Chironomidae). *Zoologicheskii zhurnal.* 2007;86(8):921-932. (In Russ.)]. doi: 10.1134/S0013873807060036.
8. Цыбалева Г.А., Кузьмин С.Ю. Оценка состояния озер Бобровое и Ржавое Куршской косы по гидробиологическим показателям // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса». — 2007. — № 5. — С. 225–235. [Tsybaleva GA, Kuz'min SYu. Otsenka sostoyaniya ozer Bobrovoe i Rzhavoe Kurshskoi kosal po gidrobiologicheskim pokazatelyam // *Problemy izucheniya i okhrany prirodnogo i kul'turnogo naslediya natsional'nogo parka "Kurshskaya kosa"*. 2007;(5):225-235. (In Russ.)]
9. Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., и др. Кариотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. — Новосибирск: Наука, 1991. [Kiknadze II, Shilova AI, Kerkis IE, et al. *Kariotipy i morfologiya lichinok triby Chironomini*. Novosibirsk: Nauka; 1991. (In Russ.)]
10. Чубарева Л.А., Петрова Н.А. Методика приготовления цитологических препаратов для кариологического изучения двукрылых насекомых // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. — Л.: Издательство Зоологического института, 1980. [Chubareva LA, Petrova NA. Metodika prigotovleniya tsitologicheskikh preparatov dlya kariologicheskogo izucheniya dvukrylykh nasekomykh. In: *Novye dannye po kariosistematike dvukrylykh nasekomykh*. Leningrad: Izdatel'stvo Zoologicheskogo instituta; 1980. (In Russ.)]
11. Belyanina SI, Durnova NA. Morphology and chromosomes of phytophilous *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) from water pools of Saratov district. 2. Karyotypic analysis. *Russian Journal of Zoology.* 1998;77(2):243-251.
12. Petrova NA, Vinokurova NV, Danilova MV, Maslova VV. Seasonal variability of the karyotype structure of *Chironomus plumosus* (Diptera, chironomidae) from a biotope of Kaliningrad. *Tsitologiya.* 2007;49(10):901-905.
13. Kiknadze II, Golygina VV, Broshkov AD, et al. Mystery of *Chironomus dorsalis* Meigen karyotype (Diptera: Chironomidae). *Comparative Cytogenetics.* 2008;2(1):21-35.
14. Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И., и др. Кариотипы хирономид криолитозоны Якутии. Триба *Chironomini*. — Новосибирск: Наука,

1996. [Kiknadze II, Istomina AG, Gunderina LI, et al. *Kariofondy khironomid kriolitozony Yakutii. Triba Chironomini*. Novosibirsk: Science; 1996. (In Russ.)]
15. Провиз В.И., Базова Н.В. Кариотип *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) из озера Котокельское (Прибайкалье) // Зоологический журнал. — 2012. — Т. 91. — № 2. — С. 247–251. [Proviz VI, Bazova NV. Karyotype *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) from the lake Kotokelskoe (Baikal). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2012;91(2):247-251. (In Russ.)]. doi: 10.1134/S0013873812030128.
  16. Дурнова Н.А., Сигарева Л.Е., Оглезнева А.А. Межхромосомные ассоциации в интерфазных ядрах перифитонных хирономид (Diptera: Chironomidae) // Труды Русского энтомологического общества. — 2014. — Т. 85. — № 2. — С. 27–39. [Durnova NA, Sigareva LE, Oglezneva AA. Interchromosomal associations in interphase nuclei of the periphytic *Chironomidae* (Diptera). *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*. 2014;85(2):27-39. (In Russ.)]
  17. Дурнова Н.А., Воронин М.Ю., Оглезнева А.А. Хромосомный полиморфизм и цитогенетическая дивергенция *Glyptotendipes glaucus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae) из водоемов Саратовской области // Труды Русского энтомологического общества. — 2014. — Т. 85. — № 2. — С. 19–26. [Durnova NA, Voronin MYu, Oglezneva AA. The chromosome polymorphism and cytogenetic divergence of *Glyptotendipes glaucus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae) from different reservoirs of the Saratov Province. *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*. 2014;85(2):19-26. (In Russ.)]
  18. Белянина С.И. Сравнительный хромосомный анализ популяций фитофильной хирономиды *Glyptotendipes glaucus* (Mg.) из водоемов, затронутых чернобыльским выбросом // Генетика. — 2014. — Т. 50. — № 9. — С. 1025–1032. [Belyanina SI. Comparative chromosomal analysis of populations of phytophilous chironomidae *Glyptotendipes glaucus* (Mg.) from Chernobyl-Affected Territory. *Rus J Genetics*. 2014;50(9):1025-1032. (In Russ.)]. doi: 10.1134/S1022795414090038.
  19. Петрова Н.А., Жиров С.В. Цитогенетическое сравнение популяций комара-звонца *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) (Diptera, Chironomidae) Северо-Запада России и Украины (зона Чернобыля) // Экологическая генетика. — 2011. — Т. 9. — № 2. — С. 9–16. [Petrova NA, Zhirov SV. Cytogenetic comparison of chironomid midge *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) (Diptera, Chironomidae) populations from northwest Russia and Ukraine (Chernobyl zone). *Ekologicheskaya genetika*. 2011;9(2):9-16. (In Russ.)]
  20. Стегний В.Н. Архитектура генома, системные мутации и эволюция. — Новосибирск: Издательство Новосибирского университета, 1993. [Stegnii VN. *Arkhitektonika genoma, sistemnye mutatsii i evolyutsiya*. Novosibirsk: Izdatel'stvo Novosibirskogo universiteta; 1993. (In Russ.)]
  21. Стегний В.Н. Эволюционное значение архитектуры хромосом как формы эпигенетического контроля онто- и филогенеза эукариот // Генетика. — 2006. — Т. 42. — № 9. — С. 1215–1224. [Stegniy VN. Evolutionary significance of chromosome architecture for epigenetic control of eukaryote development and phylogeny. *Rus J Genetics*. 2006;42(9):1011-1018. (In Russ.)]
  22. Петрова Н.А. Кариотип и неустойчивые хромосомные ассоциации политенных хромосом *Sindiamesa nivosa* (Diptera, Chironomidae) // Зоологический журнал. — 1983. — Т. 62. — № 1. — С. 69–74. [Petrova NA. Kariotip i neustoiichivye khromosomnye assotsiatsii politennykh khromosom *Sindiamesa nivosa* (Diptera, Chironomidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 1983;62(1):69-74. (In Russ.)]
  23. Шобанов Н.А. Эволюция рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). 1. ancestral form and major lines of phylogenesis. *Zoologicheskii zhurnal*. 2002;81(4):463-468.
  24. Михайлова П. The role of heterochromatin in speciation of family Chironomidae, Diptera. *Folia Biologica*. 1994;42(3-4):79-87.
  25. Михайлова П, Rieradevall M, Real M. New chromosome arm combination of genus *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae). *Caryologia*. 1994;47(1):81-95. doi: 10.1080/00087114.1994.10797286.
  26. Белянина С.И., Дурнова Н.А., Шобанов Н.А. Особенности кариотипа и морфологии *Glyptotendipes* sp. (Diptera, Chironomidae) с хромосомным набором  $2n = 4$  // Зоологический журнал. — 1999. — Т. 78. — № 12. — С. 1434–1440. [Belyanina SI, Durnova NA, Shobanov NA. Osobennosti kariotipa i morfologii *Glyptotendipes* sp. (Diptera, Chironomidae) s khromosomnym naborom  $2n = 4$ . *Zoologicheskii Zhurnal*. 1999;78(12):1434-1440. (In Russ.)]

## ✳ Информация об авторах

**Евгения Анатольевна Калининна** — аспирант, Институт живых систем, ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта», Калининград. E-mail: EAKalinina1@kantiana.ru.

**Наталья Владимировна Винокурова** — канд. биол. наук, доцент, Институт живых систем, ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта», Калининград. E-mail: NVinokurova@kantiana.ru.

## ✳ Information about the authors

**Evgeniya A. Kalinina** — Postgraduate, School of Life Sciences, Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia. E-mail: EAKalinina1@kantiana.ru.

**Natalya V. Vinokurova** — PhD in Biological sciences, senior lecturer, School of Life Sciences, Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia. E-mail: NVinokurova@kantiana.ru.