УДК 595.771:576.3 (470.64)
ББК 28.691.892 (2Рос.Каб)
К 23

Кармоков М.Х.
Аспирант кафедры зоологии Кабардино-Балкарского государственного университета им. Х.М. Бербекова, тел. (8662) 75-21-42, e-mail: ingoldo@pochta.ru (Научный руководитель: Полуконова Н.В., доктор биологических наук, профессор кафедры общей биологии, фармакогнозии и ботаники Саратовского государственного медицинского университета им. В.И. Разумовского)

Полуконова Н.В.
Доктор биологических наук, профессор кафедры общей биологии, фармакогнозии и ботаники Саратовского государственного медицинского университета им. В.И. Разумовского, тел. 89603446347, e-mail: ecoton.@rambler.ru

Воронин М.Ю.
Кандидат биологических наук, доцент кафедры морфологии и экологии животных Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского, тел. 89034758361, e-mail: voroninmj@yandex.ru

Шаповалов М.И.
Кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры физиологии факультета естествознания, сотрудник лаборатории биоэкологического мониторинга беспозвоночных животных РА НИИ комплексных проблем Адыгейского государственного университета, тел. (8772) 59-39-38, 89064381923, e-mail: max_bio@rambler.ru

Кариотип и хромосомный полиморфизм *Chironomus nuditarsis* Str. (Keyl, 1962) (Chironomidae, Diptera) Центрального Кавказа

(Рецензирована)

Аннотация

Представлены сведения об особенностях кариофонда популяций Chironomus nuditarsis (Chironomidae, Diptera) Центрального Кавказа (Кабардино-Балкарской Республики) – равнинного, предгорного и горного районов. Обнаружено 11 последовательностей дисков – по две в плечах A (ndt A1, ndt A3), B (ndt B1, ndt B2), F (ndt F1, ndt F2) и G (ndt G1, ndt G2) и по одной – в C, D и E – ndt C1, ndt D1, ndt E1. Десять из них уже были известны, а одна – ndt F2 (17f-m – 19a-g) – является эндемичной, описывается для вида впервые, но ранее была выявлена у Ch. plumosus.

Ключевые слова: *хирономиды, Chironomus nuditarsis, гомосеквентные виды, политенные хромосомы, гетерохроматин, хромосомные перестройки.*

Karmokov M.Kh.
Post-graduate student of Zoology Department of the Kabardino-Balkarian State University named after Kh.M. Berbekov, ph. (8662) 75-21-42, e-mail: ingoldo@pochta.ru (Supervisor of studies: N.V. Polukonova, Doctor of Biology, Professor of the General Biology, Pharmacognosy and Botany Department of the Saratov State Medical University named after V.I. Razumovsky)

Polukonova N.V.
Doctor of Biology, Professor of the General Biology, Pharmacognosy and Botany Department of the Saratov State Medical University named after V.I. Razumovsky, ph. 89603446347, e-mail: ecoton.@rambler.ru

Voronin M.Yu.
Candidate of Biology, Associate Professor of the Department of Morphology and Ecology of Animals of the Saratov State University named after N.G. Chernyshevsky, ph. 89034758361, e-mail: voroninmj@yandex.ru

Shapovalov M.I.
Candidate of Biology, Senior Lecturer of Physiology Department of Natural Science Faculty, employee of Laboratory of Bio-Ecological Monitoring of Invertebrate Animals in Adygheya Republic at Research In-

stitute of Complex Problems of Adyghe State University, ph. (8772) 59-39-38, 89064381923, e-mail: max_bio@rambler.ru

Karyotype and chromosomal polymorphism *Chironomus nuditarsis* Str. (Keyl, 1962) (*Chironomidae, Diptera*) of the Central Caucasus

Abstract

The paper provides data on the karyofund features of populations Chironomus nuditarsis (Chironomidae, Diptera) from plains, foothills and mountains of the Central Caucasus (Kabardino-Balkarian Republic). We have found 11 banding sequences – two in the arms A (ndt A1, ndt A3), B (ndt B1, ndt B2), F (ndt F1, ndt F2) and G (ndt G1, ndt G2) and one in the arms C, D and E – ndt C1, ndt D1, ndt E1. Ten of them have already been known, and one – ndt F2 (17f-m - 19a-g) is endemic, it is described for the species for the first time, but had previously been identified in Ch. plumosus.

Key words: *chironomids, Chironomus nuditarsis, homosequential species, polytene chromosomes, heterochromatin, chromosomal rearrangements.*

Введение

Удобной моделью для реконструкции закономерностей хромосомной дивергенции внутри популяций одного вида, а также близких видов одного рода в ходе эволюции, являются виды хирономид рода *Chironomus* (Chironomidae, Diptera) имеющих единую генетическую систему, о чем свидетельствует, прежде всего, сходство рисунка дисков политенных хромосом (ПХ). Для такой реконструкции желателен анализ как можно большего числа популяций из разных частей ареала и разных видов [1].

Chironomus nuditarsis Str. относится к группе nuditarsis, впервые выделенной в 2001 г. [2] и представленной двумя близкородственными видами – *Ch. nuditarsis* [3] и *Ch. curabilis* Beljanina et al., 1990 [4-8]. *Ch. nuditarsis* и *Ch. curabilis* обладают идентичной последовательностью дисков политенных хромосом (ПХ), отличаясь разной массой прицентромерного гетерохроматина (у *Ch. curabilis* его заметно больше, n-тип центромер; у *Ch. nuditarsis* s-тип [5]), локализацией интерстициального гетерохроматина, фенотипической картиной дисков ПХ (у *Ch. curabilis* – за счет некоторой сблоченности дисков), видоспецифичными гетерозиготными инверсиями (у *Ch. nuditarsis* – 4, у *Ch. curabilis* – 7 [5, 9]). Идентичность последовательностей дисков ПХ этих видов позволяет отнести их к гомосеквентным. У обоих видов в плече G вблизи от КБ выявлен сходный гетерозиготный гетерохроматиновый блок, наличие которого *Ch. nuditarsis* связывают с мужским полом [10]. Число и характер различий *Ch. nuditarsis* и *Ch. curabilis* на стадии личинки [6] не выходят за пределы отличий между видами-двойниками этого рода, однако на стадии куколки и имаго различия хорошо выражены [6, 7]. Позднее, на основе сравнительного цитогенетического анализа *Ch. nuditarsis* с *Ch. plumosus* [11-13] и молекулярно генетического анализа *Ch. curabilis* с видами Chironomus группы plumosus [14], было показано, что *Ch. nuditarsis* и *Ch. curabilis* могут рассматриваться в составе группы plumosus, объединяющей в этом случае не только виды-двойники [15, 16], а также близкородственные виды с выраженными морфологическими отличиями на разных стадиях развития [8].

Ch. nuditarsis – широко распространенный палеарктический вид, ареал которого простирается от Европы до Азии [1]. Кариотип и кариофонд этого вида был изучен от Западной Европы до Сибири: из Германии, Швейцарии, Болгарии, Италии, Бельгии [1, 3, 17], России (из псковской, новосибирской, алтайской популяций [1, 5, 11, 18]). Однако для региона Центрального Кавказа (Кабардино-Балкарской Республики) ранее *Ch.*

nuditarsis был неизвестен. Анализ хромосомного полиморфизма без рассмотрения популяций такого обширного региона, как Центральной Кавказ, не позволит получить представление о кариотипической структуре вида в целом, оценить основные пути его миграции при формировании современного ареала, а также установить пути его хромосомной дивергенции в ходе эволюции групп nuditarsis и plumosus.

В данной статье приводится анализ кариофондов трех популяций *Ch. nuditarsis* Центрального Кавказа, в сравнении с кариофондом популяций из других частей ареала этого вида.

Материалы и методы

В работе использованы личинки *Ch. nuditarsis* IV возраста из трех выборок Центрального Кавказа, Кабардино-Балкарской Республики (КБР), пункты сбора которых различались по высоте и ландшафтной приуроченности (таблица 1).

Таблица 1

Материал и места сбора *Chironomus nuditarsis* Центрального Кавказа

Выборки	Зона и высота н.у.м.	Место сбора	Дата сбора	Кол-во исслед. особей
Равнинная	степная зона, h=180 м	КБР, пос. Заречный, заброшенный рыбоводный пруд	18.02. 2009 г.	25
Предгорная	нижняя граница пояса широколиственных лесов, h=500 м	КБР, г. Нальчик, долина р. Нальчик, ложе спущенного рекреационного озера со слабопроточной остаточной водой	05.02. 2009 г.	25
Горная	субальпийский пояс, h=1860 м	КБР, Приэльбрусье, пос. Эльбрус, небольшая долговременная лужа, подпитываемая дренажными водами р. Баксан	27.08. 2008 г.	20

Для цитогенетического анализа использованы личинки, фиксированные в смеси 96%-ного спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1). Приготовление давленых препаратов ПХ проводили по стандартной методике [19].

Картирование хромосомных плеч ПХ проводилось по системе Кейла [3] и Деваи с соавторами [20]. При картировании ПХ использованы цитофотокарты Кикнадзе и Полуконовой с соавторами [1, 5]. Обозначение хромосомных последовательностей *Ch. nuditarsis* принято по Кикнадзе с соавторами [1].

Результаты исследований

Кариотип *Ch. nuditarsis* (рисунок 1) с $2n=8$ с комбинацией хромосомных плеч AB, CD, EF и G (цитологический комплекс thummi). Ядрышко локализовано у центромеры плеча G хромосомы IV, два кольца Бальбиани – в плече G и плече B хромосомы I. Центромерные районы морфологически не выражены и, по классификации Шобанова [21], могут быть отнесены к s-типу. Для хромосомы AB *Ch. nuditarsis* (как и *Ch. curabilis*) относительно стандартной хромосомной последовательности характерен измененный порядок дисков в результате фиксированной перицентрической инверсии [1], не

встречающейся у других Chironomus и захватывающей всего три диска – центромерный диск и два прилегающих к нему диска плеча B (в системе Кейла [3] и Деваи с соавторами [20] это диски 28 de, в системе Максимовой [22] – 12 w-y).

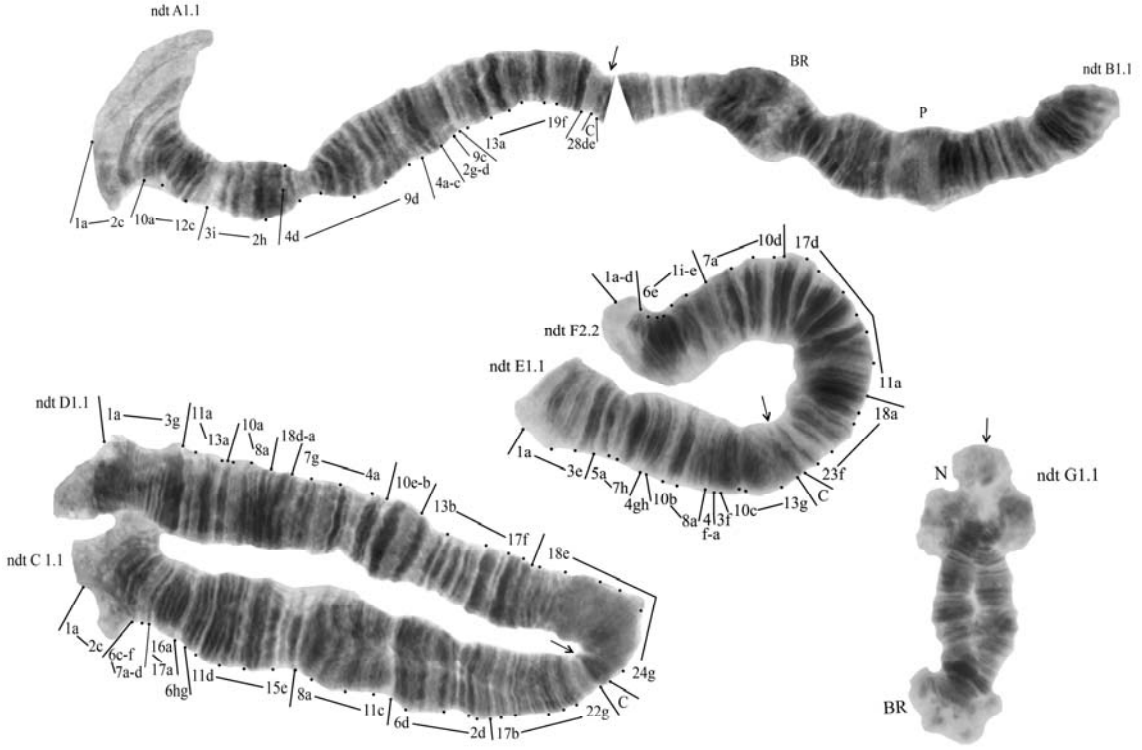

Рис. 1. Кариотип *Chironomus nuditarsis* с территории Центрального Кавказа

Обозначения: ndt A1.1, ndt B1.2, ndt C1.1, ndt D1.1, ndt E1.1, ndt F2.2, ndt G1.1 – символы генотипических сочетаний последовательностей дисков в хромосомных плечах A, B, C, D, E, F и G; BR – кольца Бальбиани, N – ядрышко; стрелками указаны центромерные районы. Картирование отделов хромосом по системе Кейла [3] и Деваи с соавторами [20]

Кариотипические различия между выборками из разных популяций касались частот последовательностей дисков и их генотипических сочетаний (таблицы 2 и 3).

Таблица 2

Частоты инверсионных последовательностей дисков в трех выборках *Chironomus nuditarsis* Центрального Кавказа

Последовательность	Равнинная выборка	Предгорная выборка	Горная выборка
ndt A1	1,000	0,960	1,000
ndt A3	0	0,040	0
ndt B1	0,480	0,740	0,675
ndt B2	0,520	0,260	0,325
ndt C1	1,000	1,000	1,000
ndt D1	1,000	1,000	1,000
ndt E1	1,000	1,000	1,000
ndt F1	0,600	0,320	0,500
ndt F2	0,400	0,680	0,500
ndt G1	0,580	0,720	0
ndt G2	0,420	0,280	1,000

Таблица 3

Частоты генотипических сочетаний инверсионных последовательностей дисков в трех выборках *Chironomus nuditarsis* Центрального Кавказа

Генотипические сочетания	Равнинная выборка	Предгорная выборка	Горная выборка
ndt A1.1	1,000	0,960	1,000
ndt A1.3	0	0,040	0
ndt B1.1	0,200	0,640	0,400
ndt B1.2	0,560	0,200	0,550
ndt B2.2	0,240	0,160	0,050
ndt C1.1	1,000	1,000	1,000
ndt D1.1	1,000	1,000	1,000
ndt E1.1	1,000	1,000	1,000
ndt F1.1	0,400	0,080	0,300
ndt F1.2	0,400	0,480	0,400
ndt F2.2	0,200	0,440	0,300
ndt G1.1	0,360	0,640	0
ndt G1.2	0,440	0,160	0
ndt G2.2	0,200	0,200	1,000
Число генотипических сочетаний	13	14	11
% гетерозиготных личинок	88	60	70
Число инверсий на особь	1,4	1,0	0,7
Число инверсий на плечо	0,43	0,43	0,29

Рассмотрим кариофонд *Ch. nuditarsis* из равнинного, предгорного и горного районов КБР.

Кариофонд *Ch. nuditarsis* равнинной выборки

Плечо A мономорфно, выявлена одна последовательность ndt A1 (таблица 2).

В плече B выявлено две хромосомные последовательности – ndt B1 и ndt B2. Личинки, гетерозиготные по данным последовательностям (ndt B1.2), доминируют над гомозиготами – ndt B1.1 и ndt B2.2 (таблица 3).

Плечи C, D и E мономорфны и имеют по одной хромосомной последовательности – ndt C1, ndt D1 и ndt E1.

В плече F найдены две последовательности – ndt F1 и новая, ранее не известная у *Ch. nuditarsis* – ndt F2. Последовательности ndt F1 и ndt F2 отличаются одной простой инверсией:

ndt F1 23f-18a 11a-17d 10d-8d 1g-e 7a-8c 1h-6 1d-a

ndt F2 23f-18a 11a-17d 10d-8d 8c-7a 1e-g 1h-6 1d-a

Последовательность ndt F2 была выявлена у двух представителей *Chironomus* группы plumosus: *Ch. plumosus* – plu F1 (рисунок 2). В исследованной нами выборке преобладают гомозиготные – ndt F1.1 и гетерозиготные особи – ndt F1.2 (рисунок 3), в то время как гомозиготные личинки ndt F2.2 встречаются в два раза реже.

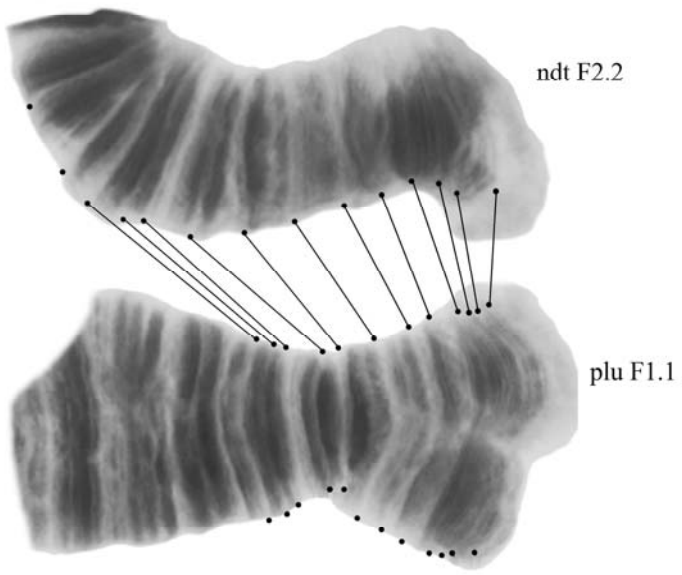

Рис 2. Гомозиготные хромосомные последовательности у двух видов Chironomus (*Ch. nuditarsis* и *Ch. plumosus*) – ndt F2 и plu F1. Порядок дисков по системе Keyl [3]

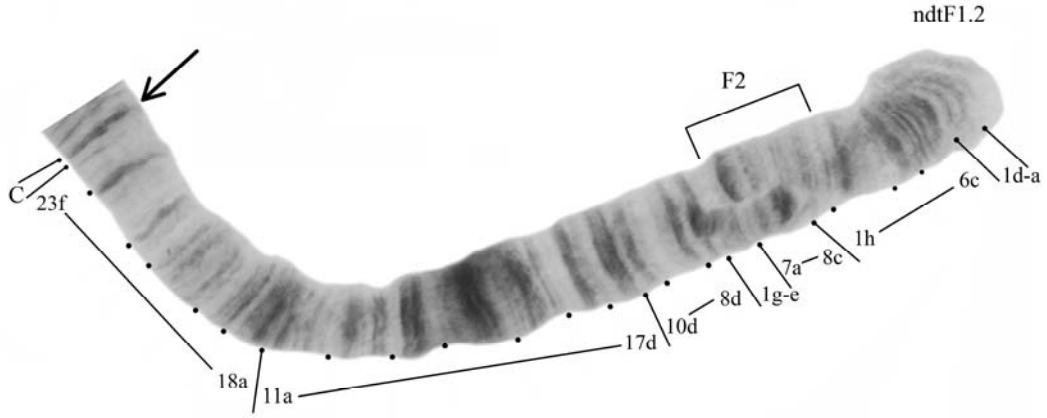

Рис. 3. Гетерозиготная последовательность ndt F2 в плече F *Ch. nuditarsis.* Обозначения те же, что и на рисунках 1 и 2

Плечо G полиморфно и представлено двумя хромосомными последовательностями – ndt G1 и ndt G2 (таблица 2). Преобладают личинки с гомозиготной ndt G1 (ndt G1.1) и гетерозиготной ndt G1.2 последовательностями (таблица 3). Гомозиготные по последовательности ndt G2 особи (ndt G2.2) встречаются в два раза реже.

В результате при формировании хромосомного полиморфизма равнинной выборки *Ch. nuditarsis* участвуют три плеча – B, F и G. Гетерозиготные личинки составляют 88%.

При этом по инверсионной последовательности плеча B гетерозиготны 56%, плеча F – 40% и плеча G – 44% личинок. Число инверсий на плечо составляет 0,43; число инверсий на особь – 1,4.

Кариофонд *Ch. nuditarsis* предгорной выборки

Плечо А слабо полиморфно и представлено двумя хромосомными последовательностями – ndt A1 и ndt A3. Последовательность ndt A3 (рисунок 4) выявлена только в гетерозиготном состоянии и с очень низкой частотой (таблицы 2 и 3).

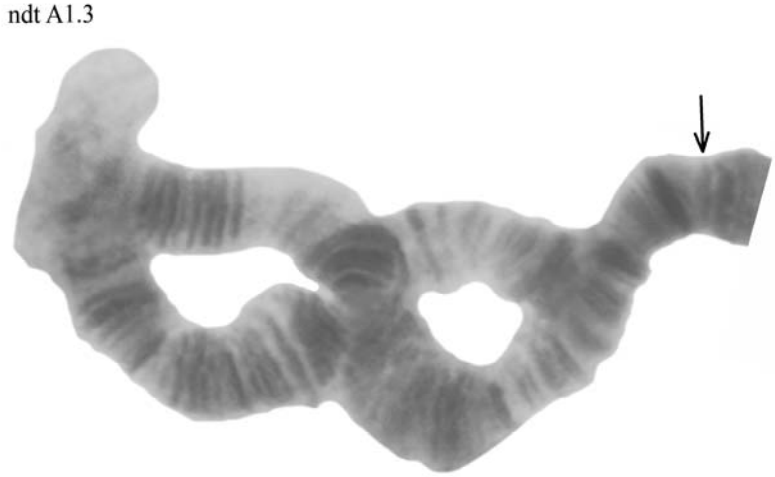

Рис. 4. Гетерозиготная последовательность ndt A3 в плече А *Ch. nuditarsis.*
Обозначения те же, что и на рисунках 1 и 2

В плече В выявлено две хромосомные последовательности – ndt B1 и ndt B2 (таблица 2).

Личинки, гомозиготные по последовательности ndt B1 (ndt B1.1), доминируют над гетерозиготными (ndt B1.2) и гомозиготными по последовательности ndt B2 личинками (ndt B 2.2), встречаясь в три раза чаще (таблица 3).

Плечи C, D и E мономорфны и имеют по одной хромосомной последовательности – ndt C1, ndt D1 и ndt E1.

В плече F найдено две последовательности – ndt F1 и ndt F2 (таблица 2). В выборке преобладают гетерозиготные (ndt F1.2) и гомозиготные по последовательности ndt F2 личинки (ndt F2.2), в два раза реже встречаются гомозиготные по последовательности ndt F1 (ndt F1.1) особи (таблица 3).

Плечо G полиморфно и представлено двумя хромосомными последовательностями – ndt G1 и ndt G2 (таблица 2). Доминируют личинки, гомозиготные по последовательности ndt G1 (таблица 3), в три раза реже встречаются гетерозиготные (ndt G1.2) и гомозиготные по ndt G2 личинки (ndt G2.2).

В результате, при образовании хромосомного полиморфизма предгорной выборки участвуют четыре плеча (A, B, F и G), а не три (B, F и G) как в равнинной выборке. При этом процент гетерозиготных личинок (60%) в исследованной предгорной выборке был на 28% ниже, чем в равнинной выборке. По инверсионной последовательности плеча B гетерозиготными были – 20%, плеча F – 48% и плеча G – 16% изученных личинок. Число инверсий на плечо составило – 0,43, число инверсий на особь – 1,0.

Кариофонд *Ch. nuditarsis* горной выборки

В плече А выявлена только одна последовательность дисков – ndt A1.

В плече В выявлено две хромосомные последовательности – ndt B1 и ndt B2 (таб-

лица 2). Преобладают личинки, гетерозиготные по последовательности ndt B2 (ndt B1.2). Гомозигота ndt B2.2 встречается на порядок реже (таблица 3).

В плече F присутствует две последовательности – ndt F1 и ndt F2 (таблица 2). Преобладают личинки, гетерозиготные по последовательности ndt F2 (ndt F1.2). Личинки с генотипическими сочетаниями ndt F1.1 и ndt F2.2 встречаются с приблизительно равной частотой (таблица 3).

Плечи C, D, E и G являются мономорфными и имеют по одной хромосомной последовательности – ndt C1, ndt D1, ndt E1 и ndt G2.

Таким образом, в горной выборке полиморфизм отмечен только в плечах B и F. Гетерозиготными оказались 70% личинок. При этом по инверсионной последовательности плеча B доля гетерозигот составила 55%, а плеча F – 40% исследованных личинок. Число инверсий на плечо составило 0,29, число инверсий на особь – 0,7.

Обсуждение результатов

При изучении хромосомного полиморфизма *Ch. nuditarsis* в исследованных выборках Центрального Кавказа обнаружено 11 последовательностей дисков – по две в плечах A (ndt A1, ndt A3), B (ndt B1, ndt B2), F (ndt F1, ndt F2) и G (ndt G1, ndt G2) и по одной в C, D и E – ndt C1, ndt D1, ndt E1. Десять из них уже были известны [1, 5], а одна (ndt F2) описывается впервые для данного вида.

Хромосомный полиморфизм *Ch. nuditarsis* из Германии, Швейцарии, Болгарии, Италии, Бельгии [1, 3, 17] и России (из псковской, новосибирской, алтайской популяций [1, 5, 11, 18]) был сосредоточен в трех плечах из семи – A, B и G. На Центральном Кавказе, как было выявлено нами, в полиморфизме, кроме указанных плеч, участвует также хромосомная последовательность плеча F. Наличие полиморфизма по данному плечу можно рассматривать как особенность хромосомной изменчивости в кавказской части ареала вида. Учитывая отсутствие последовательности ndt F2 в других частях ареала *Ch. nuditarsis*, ее можно считать эндемичной для региона Центрального Кавказа.

Учитывая то обстоятельство, что ndt F2 *Ch. nuditarsis* идентична plu F1 *Ch. plumosus*, центральному виду в группе plumosus, от которого могли произойти другие виды, а также виды группы nuditarsis [8], можно предположить два варианта развития событий, приведших к возникновению последовательности ndt F2 в кариофонде *Ch. nuditarsis* и современному состоянию хромосомного полиморфизма этого вида в плече F.

Согласно первому предположению ndt F2 была унаследована от последовательности плеча F предкового для *Ch. plumosus* и *Ch. nuditarsis* вида в неизменном состоянии (рисунок 5А), являясь сначала фиксированной у *Ch. nuditarsis*. Затем в процессе цитогенетической дифференциации популяций *Ch. nuditarsis* на базе этой последовательности, в результате инверсии в плече F(1g-e 7a-8c), возникла в гетерозиготном состоянии, а в дальнейшем получила широкое распространение и зафиксировалась ndt F1, вытеснившая ndt F2.

Согласно второму предположению, образование *Ch. nuditarsis* от *Ch. plumosus* или другого предкового вида сопровождалось изменением базовой последовательности в плече F за счет гомозиготной инверсии (1g-e 7a-8c). Тогда появление ndt F2 можно рассматривать как обратную хромосомную инверсию последовательности nd F1 (рисунок 5Б).

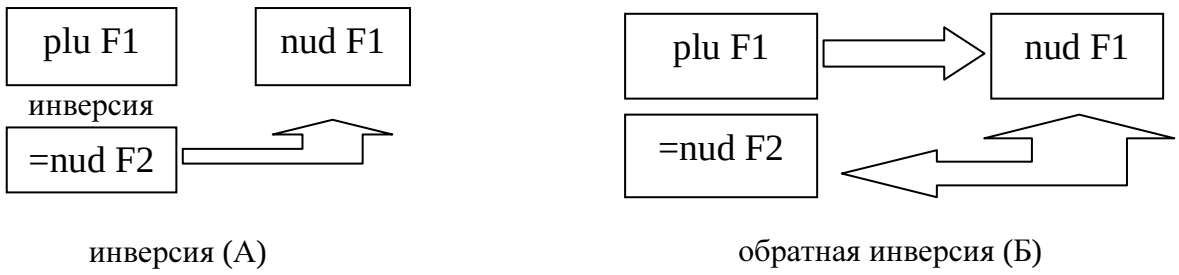

Рис. 5. Гипотетические варианты образования хромосомных последовательностей ndt F1 и ndt F2 в кариофонде *Ch. nuditarsis*: А – первый вариант, Б – второй вариант (см. пояснения в тексте)

Наибольшее число гетерозиготных личинок (88%) выявлено в равнинной выборке Центрального Кавказа. Здесь выше и число инверсий на особь (1,4), что может быть связано с усилением антропогенного воздействия на местообитания личинок.

Количественный состав гетерозиготных личинок в выборках достоверно отличается по высотным поясам – 88% (равнинная выборка), 70% (горная выборка) и 60% (предгорная выборка). Так же, наблюдается снижение как числа инверсий на особь, соответственно от 1,4 (равнинная выборка) до 1,0 (предгорная выборка) и 0,7 (горная выборка), так и числа инверсий на плечо – от 0,43 (равнинная и предгорная выборки) до 0,29 (горная выборка). Такое очевидное снижение хромосомного полиморфизма, наглядно демонстрирует действие ограниченного числа факторов среды (высотная поясность местообитаний и температурный режим биотопов) в условиях обитания личинок *Ch. nuditarsis* горной выборки. В условиях предгорья и равнины на популяцию оказывают воздействие и другие факторы, что выражается в более высоком уровне инверсионного полиморфизма и сравнительно большем числе генотипических сочетаний в данных выборках (таблица 3). Резкое снижение полиморфизма (или мономорфность) характеризует периферическое положение популяции в ареале, что позволяет рассматривать кавказскую горную популяцию *Ch. nuditarsis* как периферическую.

Обращает на себя внимание тот факт, что в плече G у *Ch. nuditarsis* горной выборки фиксированной является не базовая последовательность ndt G1, а инверсионная ndt G2, при этом отсутствуют даже гетерозиготы ndt G1.2. Ни в одной из ранее изученных популяции этого вида инверсионная хромосомная последовательность короткого плеча G (ndt G2) не являлась фиксированной и преобладающей в сравнении с базовой для вида ndt G1. В кариофондах других видов Chironomus в основном наблюдается та же тенденция, т.е. гетерозиготными по инверсионной последовательности плеча G обычно является небольшое число особей, а гомозиготные по инверсионной последовательности особи встречаются редко. Последовательность плеча G, наряду с фенотипическим обликом политенных хромосом служит хромосомным портретом вида [24] и фиксация хромосомных перестроек в этом плече может рассматриваться началом хромосомной дивергенции при образовании уже нового вида.

Анализируя состав кариофонда *Ch. nuditarsis* трех выборок Центрального Кавказа, можно отметить, что равнинная и предгорная выборки цитогенетически более сходны между собой и, по-видимому, их нельзя рассматривать как разобщенные популяции. Так, цитогенетические дистанции между равнинной и предгорной выборками, подсчитанные на основе критерия Нея [23] при сравнении последовательностей во всех хромосомных плечах (таблица 4) – 0,128, что ниже среднего цитогенетического

расстояния между популяциями, подсчитанного ранее при анализе кариофонда данного вида – 0,138 [1].

Таблица 4

Цитогенетические дистанции между популяциями
Chironomus nuditarsis из разных частей ареала

Популяция	Кавказ (горная)	Кавказ (предгорная)	Кавказ (равнинная)	Италия	Болгария 1	Болгария 2	Бельгия	Сибирь 1
Кавказ (предгорная)	0,223							
Кавказ (равнинная)	0,174	0,128						
Италия	>1	0,330	0,157					
Болгария 1	>1	0,368	0,150	0,068				
Болгария 2	>1	0,385	0,074	0,070	0,052			
Бельгия	0,443	0,381	0,163	0,029	0,074	0,073		
Сибирь 1	>1	>1	>1	>1	>1	>1	0,881	
Сибирь 2	>1	>1	>1	>1	>1	>1	0,879	0,001

Примечание: при установлении цитогенетических дистанций для популяций Сибири (Сибирь 1 – река Карпысак; Сибирь 2 – оз. Теньгинское), Болгарии (Болгария 1 – о. Вардин, р. Дунай; Болгария 2 – оз. Монтана, Расово Лом, Ломско блато, Сарая, Челопецене, Волуяк, Калимок, Ситово) Бельгии и Италии использованы данные Кикнадзе и Петровой с соавторами [1, 11].

Горная выборка цитогенетически более обособлена, вплоть до полного отсутствия панмиксии с особями из других районов обитания вида данного Кавказского региона. Цитогенетические дистанции между горной выборкой и предгорной, равнинной превышают указанное среднее цитогенетическое расстояние и составляют от 0,174 до 0,223 (таблица 4).

Сравнение уровня инверсионного полиморфизма *Ch. nuditarsis* популяций Центрального Кавказа и популяций из других частей ареала (Бельгии, Болгарии, Швейцарии и Сибири [1]) обнаружило сходство с уровнем полиморфизма популяций из Бельгии, Болгарии и Швейцарии и выявило резкие отличия с популяцией из Сибири. Так, доля гетерозиготных личинок в Кавказской популяции варьировала от 60 до 88% и была сходна с западноевропейскими (от 67 до 100%), в то время, как в сибирских она была намного ниже – от 0 до 11,8% [1].

На дендрограмме (рисунок 6), построенной на основе критерия Нея [23] по среднему присоединению, с учетом отличий последовательностей во всех хромосомных плечах, выявлено две группы популяций *Ch. nuditarsis*. Одна из этих групп представлена только популяциями Сибири [23], другая – всеми остальными, включая и изученные нами популяции из Центрального Кавказа. Хромосомные последовательности *Ch. nuditarsis* кавказских популяций, оказались исходными для группы популяций Европы (рисунок 6). Однако, согласно результатам подсчета цитогенетических дистанций между болгарскими и итальянской популяциями вида, с одной стороны, и кавказской горной популяцей, с другой стороны (таблица 4), дивергенция зашла настолько далеко, что они могут рассматриваться как

отдельные подгруппы. В результате по структуре кариофонда хорошо отличаются кавказская горная и сибирские популяции от популяций из других частей ареала *Ch. nuditarsis*.

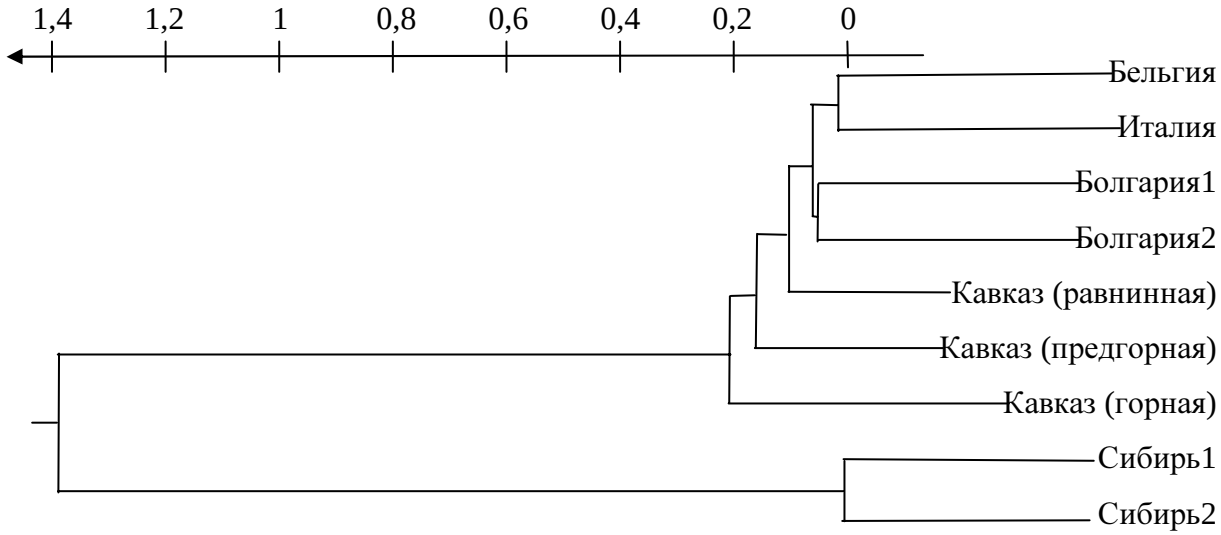

Рис. 6. Дендрограмма цитогенетических дистанций между выборками из различных популяций *Chironomus nuditarsis*, построенная на основе критерия Нея [23] по среднему присоединению с учетом отличий последовательностей во всех хромосомных плечах. При установлении цитогенетических дистанций для популяций Сибири, Болгарии, Бельгии и Италии использованы данные Кикнадзе и Петровой с соавторами [1, 11]

Заключение

Проведенные исследования особенностей кариофонда популяций *Chironomus nuditarsis* (Chironomidae, Diptera) Центрального Кавказа (Кабардино-Балкарской Республики) позволили обнаружить 11 последовательностей дисков – по две в плечах A (ndt A1, ndt A3), B (ndt B1, ndt B2), F (ndt F1, ndt F2) и G (ndt G1, ndt G2) и по одной в C, D и E – ndt C1, ndt D1, ndt E1. Десять из них уже были известны, а одна – ndt F2 (17f-m – 19a-g) – является эндемичной, описывается для вида впервые, но ранее была выявлена у *Ch. plumosus*. Равнинная и предгорная выборки цитогенетически более сходны между собой, горная – обособлена. Все личинки горной популяции в отличие от всех изученных ранее популяций гомозиготны по инверсионной последовательности ndt G2 плеча G. Фиксация инверсии ndt G2 в обособленной горной выборке может свидетельствовать о существенной хромосомной дивергенции популяций *Ch. nuditarsis*.

Сравнение структуры кариофонда *Ch. nuditarsis* из разных частей ареала по составу хромосомных последовательностей на основе цитогенетических дистанций, рассчитанных по Нею, показало, что кавказские популяции, возможно являются исходными для популяций Европы. Из изученных нами популяций наиболее дивергирована от популяций других частей ареала *Ch. nuditarsis* кавказская горная популяция.

Примечания:

1. Хромосомный полиморфизм и дивергенция популяций у *Chironomus nuditarsis* Str. (Diptera: Chironomidae) / И.И. Кикнадзе,

References:

1. Chromosomal polymorphism and the divergence of populations of *Chironomus nuditarsis* Str. (Diptera: Chironomidae) / I.I. Ki-

П.В. Михайлова, А.Г. Истомина, В.В. Голыгина, Л. Инт Панис, Б. Крастанов // Цитология. 2006. Т. 48, № 7. С. 595-609.

2. Polukonova N., Belyanina S., Michajlova P. 2001. Morpho-karyotypic basis of the specific status of *Chironomus curabilis* Beljanina et al. (Chironomidae, Diptera) and isolation of the group of species nuditarsis // Evolution, genetic, ecology and biodiversity: Intern. Conf. Vladivostok, 2001. P. 15.
3. Keyl H.-G. Chromosomenevolution bei Chironomus. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. 1962. № 13. S. 464-451. Falttaf.
4. 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.
5. Сравнительный анализ кариотипов и кариофондов комаров-звонцов *Chironomus nuditarsis* и *Ch. curabilis* (Chironomidae, Diptera) / Н.В. Полуконова, С.И. Белянина, П.В. Михайлова, В.В. Голыгина // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 2. С. 195-206.
6. Полуконова Н.В. Сравнительный морфологический анализ комаров-звонцов *Chironomus curabilis* и *Ch. nuditarsis* (Chironomidae, Diptera) I. Преимагинальные стадии // Зоол. журн. 2005а. Т. 84, № 3. С. 367-370.
7. Полуконова Н.В. Сравнительный морфологический анализ комаров-звонцов *Chironomus curabilis* и *Ch. nuditarsis* (Chironomidae, Diptera) II. Самцы и самки комаров // Зоол. журн. 2005б. Т. 84, № 3. С. 371-376.
8. Полуконова Н.В. Морфологическая и хромосомная дифференциация комаров-звонцов (Chironomidae, Diptera) в процессе видообразования: автореф. дис. … д-ра биол. наук. М., 2005в. 48 с.
9. Полуконова Н.В. Новые последовательности дисков хромосом в кариофонде *Chironomus curabilis* Beljanina, Sigareva, Loginova (Diptera, Chironomidae) // Кариосистематика беспозвоночных животных: сб. науч. работ. М.: Изд-во Ботанич. сада МГУ, 1996. Вып. 3. С. 62-64.

knadze, P.V. Mikhailova, A.G. Istomina, V.V. Golygina, L. Int Panis, B. Krastanov // Cytology. 2006. Vol. 48, No. 7. P. 595-609.

2. Polukonova N., Belyanina S., Michajlova P. 2001. Morpho-karyotypic basis of the specific status of *Chironomus curabilis* Beljanina et al. (Chironomidae, Diptera) and isolation of the group of species nuditarsis // Evolution, genetic, ecology and biodiversity: Intern. Conf. Vladivostok, 2001. P. 15.
3. Keyl H.-G. Chromosomenevolution bei Chironomus. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. 1962. № 13. S. 464-451. Falttaf.
4. Belyanina S.I., Sigareva L.E., Loginova N.V. A new kind of *Chironomus curabilis*, sp. n. (Diptera, Chironomidae) // Zool. journal. 1990. Vol. 69, No. 5. P. 60-70.
5. The comparative analysis of karyotypes and karyofunds of mosquito-midges *Chironomus nuditarsis and Ch. curabilis* (Chironomidae, Diptera) / N.V. Polukonova, S.I. Belyanina, P.V. Mikhailova, V.V. Golygina // Zool. journal. 2005. Vol. 84, No. 2. P. 195-206.
6. Polukonova N.V. The comparative morphological analysis of mosquito-midges *Chironomus curabilis and Ch. nuditarsis* (Chironomidae, Diptera) I. Preimaginal stages // Zool. journal. 2005a. Vol. 84, No. 3. P. 367-370.
7. Polukonova N.V. The comparative morphological analysis of mosquito-midges *Chironomus curabilis and Ch. nuditarsis* (Chironomidae, Diptera) II. Males and females of mosquitos // Zool. journal. 2005b. Vol. 84, No. 3. P. 371-376.
8. Polukonova N.V. The morphological and chromosomal differentiation of mosquito-midges (Chironomidae, Diptera) in the course of speciation: Dissertation abstract for the Doctor of Biology degree. M., 2005v. 48 p.
9. Polukonova N.V. The new order of bands of chromosomes in karyofund *Chironomus curabilis* Beljanina, Sigareva, Loginova (Diptera, Chironomidae) // The karyotaxonomy of invertebrate animals: col. of scient. works. M.: Publishing house of the MSU Botanical garden, 1996. Iss. 3. P. 62-64.

10. Fischer J., Tichy H. Uber eine Heterochromatin-Mutation aus einer Wildpopulation von *Chironomus nuditarsis*. I. Zur Funktion des veranderten Genom-Abschnittes // Genetica. 1980. № 54. S. 41-43.
11. Petrova N., Michailova P., Bovero S. Cytogenetic characteristics of *Chironomus nuditarsis* Str. (Chironomidae, Diptera) and its relationship with species from the plumosus group // Late 20 Century Research on Chironomidae: An Anthology from the 13 Intern. Simp. on Chironomidae, Freiburg, 5-9 September 1997. Aachen: Shaker, 2000. P. 201-208.
12. Шобанов Н.А., Зотов С.Д. Цитогенетические аспекты филогении рода *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80, № 1. С. 180-193.
13. Реконструкция хромосомной эволюции в роде Chironomus / И.И. Кикнадзе, Л.И. Гундерина, А.Г. Истомина, В.Д. Гусев, Л.А. Мирошниченко (Немытикова) // Евразиатский энтомол. журн. 2004. № (4). С. 265-275.
14. Сравнение *Chironomus usenicus* и *Ch. curabilis* с видами группы plumosus (Diptera) по гену мтДНК COI и рисунку дисков политенных хромосом / Н.В. Полуконова, А.Г. Демин, Н.С. Мюге, Е.В. Шайкевич // Генетика. 2009. Т. 45, № 8. С. 1-7.
15. Devai G., Wuelker W., Scholl A. Revision der Gattung Chironomus Meigen (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp.n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 1983. B. 29, № 4. S. 357-374.
16. Шобанов Н.А. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы plumosus (Diptera, Chironomidae). Личинки // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 250-279.
17. Michailova P.V. The polytene chromosomes and their significance to the systematics and phylogeny of the family Chironomidae, Diptera // Acta Zool. Fenn. 1989. Suppl. Vol. 186. 107 p.

10. Fischer J., Tichy H. Uber eine Heterochromatin-Mutation aus einer Wildpopulation von *Chironomus nuditarsis*. I. Zur Funktion des veranderten Genom-Abschnittes // Genetica. 1980. № 54. S. 41-43.
11. Petrova N., Michailova P., Bovero S. Cytogenetic characteristics of *Chironomus nuditarsis* Str. (Chironomidae, Diptera) and its relationship with species from the plumosus group // Late 20 Century Research on Chironomidae: An Anthology from the 13 Intern. Simp. on Chironomidae, Freiburg, 5-9 September 1997. Aachen: Shaker, 2000. P. 201-208.
12. Shobanov N.A., Zotov S.D. Cytogenetic aspects of phylogeny of *Chironomus Meigen* kind (Diptera, Chironomidae) // Entomol. review. 2001. Vol. 80, No. 1. P. 180-193.
13. The reconstruction of chromosomal evolution in Chironomus kind / I.I. Kiknadze, L.I. Gunderina, A.G. Istomina, V.D. Gusev, L.A. Miroshnichenko (Nemytikova) // Eurasian entomol. journal. 2004. No. (4). P. 265-275.
14. The comparison of *Chironomus usenicus* and *Ch. curabilis* with the kinds of group plumosus (Diptera) by a gene of mtDNA COI and by the band pattern of polytene chromosomes / N.V. Polukonova, A.G. Demin, N.S. Myuge, E.V. Shaykevich // Genetics. 2009. Vol. 45, No. 8. P. 1-7.
15. Devai G., Wuelker W., Scholl A. Revision der Gattung Chironomus Meigen (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp.n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 1983. B. 29, № 4. S. 357-374.
16. Shobanov N.A. The morphological diffrentiation of Chironomus kinds of plumosus group (Diptera, Chironomidae). Larvae // Biology, systematization and functional morphology of fresh-water animals. L.: Nauka, 1989. P. 250-279.
17. Michailova P.V. The polytene chromosomes and their significance to the systematics and phylogeny of the family Chironomidae, Diptera // Acta Zool. Fenn. 1989. Suppl. Vol. 186. 107 p.

18. Жиров С.В., Петрова Н.А. Особенности кариотипа нового для фауны России вида *Chironomus nuditarsis* Str. (Diptera) // Кариосистематика беспозвоночных животных. II. СПб., 1993. С. 50-51.

19. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini: атлас / И.И. Кикнадзе, А.И. Шилова, И.Е. Керкис, Н.А. Шобанов, Н.И. Зеленцов, Л.П. Гребенюк, А.И. Истомина, В.А. Прасолов. Новосибирск: Наука., Сиб. отд., 1991. 113 с.

20. Devai G., Miskolczi M., Wulker W. Standartization of chromosome arms B, C and D in Chironomus (Diptera, Chironomidae) // Advances in Chironomidology: Acta. Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. Vol. 2, Pt. 1. P. 79-92.

21. Шобанов Н.А. Эволюция рода Chironomus. 1. Предковая форма и основные направления филогенеза // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 4. С. 463-468.

22. Максимова Ф.Л. К вопросу о кариотипе Chironomus plumosus L. Усть-Ижорской природной популяции Ленинградской области // Цитология. 1976. Т. 18, № 10. С. 1264-1269.

23. Nei M. The genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. No. 106. P. 283-292.

24. Полуконова Н.В., Белянина С.И. О возможности гибридогенеза в видообразовании комара-звонца Chironomus usenicus Loginova et Beljanina (Chironomidae, Diptera) // Генетика. 2002. № 12. С. 1635-1640.

18. Zhirov S.V., Petrova N.A. The specific features of a karyotype new to the fauna of Russia of *Chironomus nuditarsis* Str. kind (Diptera) // Karyotaxonomy of invertebrates animals. II. SPb., 1993. P. 50-51.

19. Karyotypes and morphology of tribe larvae Chironomini: an atlas / I.I. Kiknadze, A.I. Shilova, I.E. Kerkis, N.A. Shobanov, N.I. Zelentsov, L.P. Grebenyuk, A.I. Istomina, V.A. Prasolov. Novosibirsk: Nauka, Sib. branch, 1991. 113 p.

20. Devai G., Miskolczi M., Wulker W. Standartization of chromosome arms B, C and D in Chironomus (Diptera, Chironomidae) // Advances in Chironomidology: Acta. Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. Vol. 2, Pt. 1. P. 79-92.

21. Shobanov N.A. The evolution of Chironomus kind. 1. The ancestral form and the guidelines of phylogenesis // Zool. Journal. 2002. Vol. 81, No. 4. P. 463-468.

22. Maksimova F.L. On the problem of karyotype Chironomus plumosus L. of Ust-Izhora natural population of Leningrad area // Cytology. 1976. Vol. 18, No. 10. P. 1264-1269.

23. Nei M. The genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. No. 106. P. 283-292.

24. Polukonova N.V., Belyanina S.I. On the possibility of hybrid-genesis in the speciation of mosquito-midge Chironomus usenicus Loginova et Beljanina (Chironomidae, Diptera) // Genetics. 2002. No. 12. P. 1635-1640.