

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«Балтийский федеральный университет
имени Иммануила Канта»

На правах рукописи



Калинина Евгения Анатольевна

**Эколого-популяционные и цитогенетические характеристики природных
популяций *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae) из малых
водоемов Калининградской области**

1.5.15 Экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Винокурова Наталья Владимировна

Калининград – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1. Общая характеристика биологии и экологии личинок хирономид (Diptera, Chironomidae)	13
1.1.1. Экологические факторы, определяющие биологию размножения и постэмбриональное развитие хирономид	18
1.1.2. Систематическое положение и особенности внешней морфологии вида <i>Glyptotendipes glaucus</i> Meigen, 1818	21
1.1.3. Питание и газообмен как значимые показатели жизнедеятельности личинок хирономид, отражающие экологическое состояние водоемов	27
1.2. Общая структурно-функциональная организация полигенных хромосом хирономид как представителей семейства двукрылых	28
1.2.1. Особенности кариотипа и хромосомные aberrации <i>Glyptotendipes glaucus</i>	34
1.3. Тяжелые металлы, как загрязнители водных объектов	39
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	43
2.1. Методики исследований личинок хирономид	43
2.2. Методики определения содержания металлов в донных отложениях	48
2.3. Общая характеристика исследованных водоемов	49
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ	55
3.1. Ареал <i>Glyptotendipes glaucus</i> в странах Евразии и в Великобритании	55
3.2. Оценка экологической значимости <i>Glyptotendipes glaucus</i> в природных таксоценозах хирономид	57

3.2.1. <i>Glyptotendipes glaucus</i> , как доминантный вид исследуемых таксоценозов хирономид	57
3.2.2. Оценка влияния качественно-количественного содержания тяжелых металлов в донных отложениях водоемов Калининградской области на вариативность значений доминантного статуса <i>Glyptotendipes glaucus</i>	60
3.3. Общая характеристика кариотипов <i>Glyptotendipes glaucus</i> природных популяций из водоемов Калининградской области	65
3.3.1. Особенности структурно-функциональной организации политенных хромосом <i>Glyptotendipes glaucus</i> из водоемов Калининградской области	65
3.3.1.3. Озеро Школьное	65
3.3.1.2. Система прудов Карасевка	76
3.3.1.3. Пруд Ботанического сада БФУ им. И. Канта	83
3.3.1.4. Пруд Нижний	87
3.3.1.5. Озеро Пеньковское	92
3.3.1.6. Пруд Чистый	97
3.3.1.7. Озеро Чайка национального парка «Куршская коса»	102
3.4. Сравнительный анализ данных инверсионного полиморфизма природных популяций <i>Glyptotendipes glaucus</i>	107
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	122
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	124
ПРИЛОЖЕНИЕ	155
Приложение А. Акт о внедрении результатов работы в образовательную деятельность	155
Приложение Б. Карта распространения <i>Glyptotendipes glaucus</i> в странах Евразии и в Великобритании (по литературным источникам)	157
Приложение В. Развитие имагинальных дисков личинок хирономид (на	

примере <i>Chironomus thummi</i>)	158
Приложение Г. Ранжирование идентифицированных видов природных таксоценозов хирономид в малых водоемах Калининградской области по значению индекса доминирования Паля-Ковнацки	160
Приложение Д. Список хромосомных последовательностей (ХП) в кариофонде <i>Glyptotendipes glaucus</i>	164

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Техногенный тип развития современной экономики оказывает значительное негативное воздействия на природную окружающую среду, приводя к глубоким изменениям ее структуры и функций. Антропогенная нагрузка — комплекс высоких и перманентных рисков загрязнения континентальных пресноводных водоемов. При этом эвтрофическое влияние веществ антропогенного происхождения на системы организма, популяции и сообществ водоемов приобрело широкомасштабный характер.

Основную опасность нарушений экологического равновесия представляют биологически вредные вещества непрямого токсического воздействия на водные организмы. Так, в процессе накопления токсикантов, в том числе и тяжелых металлов, в донных отложениях происходит процесс вторичного загрязнения водной экосистемы, основанный на ветровом перемешивании, сорбции, десорбции, диффузии, ионном обмене, растворении и других физико-химических процессах на границе системы «водная среда-донные отложения» [Галатова, 2007; Влияние ..., 2014; Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018]. В такой системе динамическое перемещение химических веществ является неотъемлемой частью аккумуляции тяжелых металлов, как средой водоема, так и его обитателями [Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018]. Таким образом, реакцию наиболее чувствительных природных популяций гидробионтов на воздействие химических веществ можно рассматривать как показатель наличия или отсутствия токсических веществ в исследуемом водоеме, в результате чего разработка и применение методов биотестирования и биоиндикации становится одной из актуальнейших задач [Беянина, 1969; Wulker, Butler, 1983; Петрова, Михайлова, 1986; The Chironomidae..., 1995; Зинченко, 2005; Marziali et al., 2009; Дурнова, 2010; Luoto, Salonen, 2010].

В настоящее время информационным инструментом для создания таких методов выступают популяционная генетика и экология, выясняющие роль популяции в функционировании экосистем на эколого-генетическом уровне.

Вырабатывается комплекс мер оценивания: продуктивно-энергетических показателей популяции и проявления специальных адаптаций на генетическом уровне, их биологический характер, значение и фенотипическое выражение.

В целом, популяции подвергаются постоянным эволюционно значимым структурно-функциональным изменениям наследственного материала, результатом которых является накопление мутаций в генофондах. Накопление разнообразных мутаций, в частности «адаптационных», приводит к генетическому полиморфизму популяций. Однако следует отметить, что детерминация генетической обусловленности адаптационного признака в природной популяции представляет сложную задачу и доступна для довольно ограниченного числа видов живых организмов [Michailova, 1989; Hirabayashi, 1991; Ferrington, 2008; Провиз, 2012].

Известно, личинки семейства Chironomidae играют важную роль в жизни водоемов, как доминанты макрозообентоса [Ветров, Чугай, 1988; Винокурова и др., 2007, 2013; Зинченко, 2005]. Хирономиды – практичный, но чувствительный объект биотестирования и биоиндикации химических антропогенных факторов в биоте водоемов. Благодаря высокой проницаемости внешних покровов хирономиды легче, чем остальные водные организмы накапливают тяжелые металлы и другие токсические вещества внутри своего тела [Фомичев, 2000; Петрова и др., 2004; Francis, 2004; ГН, 2006; Безматерных, 2008; Luoto, 2009; Винокурова и др., 2013; Масленников, Скрыпник, 2015; Мельников, Марцун, 2015; Арамова и др., 2017]. Организация экономического сотрудничества и развития (ОЭСР) сертифицировала хирономид в качестве рекомендуемых видов для биотестирования загрязнителей водной среды [OECD, 2023].

Следует отметить, что у хирономид в ядрах клеток слюнных желез присутствуют гигантские политенные хромосомы, с помощью которых осуществляется кариологический анализ воздействия токсических веществ на геном при небольших разрешениях [Константинов, 1958; Кариотипы ..., 1991; Кикнадзе, Истомина, 2000; Нарчук, 2003; Petrova et al., 2007; Безматерных, 2008;

Чубарева, 2008; Luoto, 2009; Винокурова и др., 2016, 2019; Vinokurova et al., 2018; Петрова, Михайлова, 2021].

Развитие молекулярно-генетических технологий, в частности ДНК-баркодинга, не отменяет ценности классических цитогенетических методов для исследований в области экологической генетики. Кариологический анализ предоставляет уникальную возможность оценивать структурные и функциональные изменения генома на уровне целостной хромосомной организации, в то время как ДНК-баркодинг служит эффективным инструментом видовой идентификации на основе анализа коротких генетических маркеров [Abdi et al., 2024]. Анализ кариотипа может служить не только таксономическим идентификатором, но и высокочувствительным фенотипическим маркером реакции генома на экологическое состояние окружающей среды. Исследование хромосомных инверсий и частоты aberrаций позволяет зафиксировать факт генотоксического стресса, оценить степень его воздействия и адаптивный потенциал популяции.

Модус хромосомного полиморфизма в значительной степени исследовался в популяциях растений и животных, особенно у двукрылых. Установлена высокая адаптивная ценность хромосомных aberrаций в популяциях и их кумулятивный вклад в изменение генома при видообразовании [Жимулев, 1992, 1994].

Одним из видов хирономид, у которого также наблюдается цитогенетическая изменчивость, является фитофильный вид *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818), распространенный в Европейской части России, на Дальнем Востоке, в Восточной Сибири и Алтае, в странах Восточной, Западной и Центральной Европы [Панкратова, 1983; Зинченко, 2011]. Инверсионный полиморфизм, как показывают исследования кариотипов природных популяций *G. glaucus*, можно определить в качестве одного из механизмов адаптивности данного вида. [Кикнадзе, Истомина, 2000; Петрова и др., 2005; Шартон и др., 2010; Полуконова, 2015; Винокурова и др., 2016; Калинина, Винокурова, 2017; Vinokurova et al., 2018; Винокурова и др., 2024; Петрова, Михайлова, 2021; Калинина и др., 2025].

Степень разработанности темы. Экология, популяционная биология и цитогенетические аспекты *G. glaucus*, как широко распространенного вида хирономид в различных типах водоемов, глубоко исследованы в работах как отечественных ученых, так и зарубежных исследователей – Беяниной С.И., Дурновой Н.А., Зинченко Т.Д., Калугиной Н.С., Кикнадзе И.И., Петровой Н.А., Провиз В.И., Жирова С.В., Hoffrichter O., Kownacki A., Michailova P. Исследованию хромосомного полиморфизма *G. glaucus* посвящены работы Беяниной С.И. и Дурновой Н.А. Тем не менее, комплексные эколого-популяционные и цитогенетические региональные исследования этого вида в малых водоемах Калининградской области, оценивающие влияние загрязнения на кариотип, за редким исключением, отсутствуют.

Цель исследования – изучить эколого-популяционные и цитогенетические характеристики природных популяций *G. glaucus* из малых водоемов Калининградской области.

Для достижения цели решались следующие задачи:

1. Выявить картографические границы ареала вида *G. glaucus* в России и Европе и оценить его экологическую значимость в исследуемых природных таксоценозах хирономид водоемов Калининградской области (шесть водоемов г. Калининграда и оз. Чайка на Куршской косе).
2. Выявить связь количественного изменения *G. glaucus* с содержанием тяжелых металлов в донных отложениях водоемов Калининградской области.
3. Провести кариологический анализ природных популяций *G. glaucus* из водоемов Калининградской области.
4. Определить качественно-количественные показатели инверсионного полиморфизма политенных хромосом *G. glaucus* из исследуемых водоемов.
5. Выявить зависимость хромосомного инверсионного полиморфизма природных популяций *G. glaucus* от содержания тяжелых металлов в донных отложениях водоемов Калининградской области.

Научная новизна. Впервые для малых водоемов Калининградской области проведено обширное исследование популяций *G. glaucus* и получены данные об

естественном хромосомном инверсионном полиморфизме данного вида. Для исследованного вида обнаружено и впервые описано 8 новых последовательностей дисков хромосом. Для оценки степени изменчивости структуры политенных хромосом *G. glaucus* предложен индекс варибельности инверсионного полиморфизма кариотипа. Проведен сравнительный химический анализ содержания ряда тяжелых металлов в донных отложениях исследованных водоемов. Выявлена зависимость экологической роли и качественно-количественных показателей инверсионного полиморфизма политенных хромосом *G. glaucus* в исследованных таксоценозах хирономид от содержания определенных тяжелых металлов в донных отложениях исследованных водоемов Калининградской области.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные качественно-количественные данные естественного хромосомного инверсионного полиморфизма и экологической значимости *G. glaucus* в исследованных водоемах имеют теоретическое значение для дальнейших работ, посвященных исследованию маркерных адаптивных показателей данного вида. Практическая значимость заключается в возможности использования *G. glaucus* для биомониторинга континентальных водоемов по наполнению данных биогенного воздействия тяжелых металлов на полиморфическую способность изменения адаптивного потенциала вида и создания актуального списка хромосомных инверсий. Полученные данные о содержании тяжелых металлов в донных отложениях исследованных водоемов и выявленные закономерности их влияния на политенные хромосомы *G. glaucus* могут служить основой для поиска более тонких критериев влияния ионов тяжелых металлов на политенные хромосомы Chironomidae как в естественных, так и в лабораторных условиях. Обобщенные данные по распространению *G. glaucus* в странах Евразии и в Великобритании могут быть использованы специалистами для моделирования потенциального и существующего ареала вида на локальном и глобальном уровне при меняющихся климатических условиях и загрязнении. Результаты данного исследования могут быть использованы для описания микроэволюционных процессов *G. glaucus*.

Сведения о практическом использовании полученных автором диссертации научных результатов. Результаты диссертационного исследования внедрены и используются в образовательном процессе ФГАОУ ВО «Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта» при подготовки обучающихся по направлениям 06.03.01 Биология, 06.04.01 Биология, программа «Сохранение биоразнообразия и охрана окружающей среды», специальности 06.05.01 Биоинженерия и биоинформатика в рамках учебных дисциплин и практики: «Экологическая генетика», «Популяционная биология», «Практикум по клеточной биологии», «Зоология беспозвоночных», «Биоразнообразие и методы его оценки», «Биоиндикация и биотестирование», «Учебная ознакомительная практика» (акт внедрения от 30.09.2024 (Приложение А)).

Положения, выносимые на защиту:

1. Личинки *G. glaucus* являются доминантным фитофильным видом природных таксоценозов хирономид перифитона водоемов Калининградской области.
2. Природные популяции *G. glaucus* водоемов Калининградской области демонстрируют увеличение адаптивного потенциала за счет формирования и закрепления новых инверсионных последовательностей дисков хромосом в генофонде популяций.
3. Тяжелые металлы – поллютанты донных отложений, стабилизирующие наследственные структуры генома, могут идиопатически и в разной степени оказывать мутагенное влияние на кариотип *G. glaucus*.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Работа проведена в рамках тематик научных исследований Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Балтийский федеральный университет им. И. Канта». Исследование поддержано грантом в рамках проекта повышения конкурентоспособности ведущих российских университетов среди ведущих мировых научно-образовательных центров «5-100» Балтийского федерального университета им. И. Канта (№1063стс, 2016).

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обоснована использованием классических методик отбора материала, кариологическим и морфологическим анализом, объемом материала. Исследования носят комплексный характер и соответствуют сформулированным в данной работе цели и задачам. Выводы основаны на анализе полученных результатов, соответствуют цели и полностью раскрывают задачи, поставленные в диссертации.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на всероссийской (с международным участием) научной школе-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова «Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования» (Пенза, 2016); 11th International scientific conference «European Conference on Innovations in Technical and Natural Sciences» (Вена, 2016); конкурсе научных работ молодых ученых и специалистов Калининградской области (Калининград, 2016); VI международной конференции по кариосистематике беспозвоночных животных (Саратов, 2016); XXIV всероссийской молодежной научной конференции с элементами научной школы «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2017); всероссийской научной конференции «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов» в рамках V международного Балтийского морского форума (Калининград, 2017); XII съезде Гидробиологического Общества при Российской Академии наук (Петрозаводск, 2019); VII международной научно-практической конференции «Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование» (Москва, 2020); IV международной научно-практической конференции «Теоретические и прикладные вопросы комплексной безопасности» (Санкт-Петербург, 2021 г.); международной научно-практической конференции «Инновационное развитие современной науки: новые подходы и актуальные исследования» (Москва, 2024 г.); 13-ом съезде гидробиологического общества при РАН (Архангельск, 2024 г.).

Личный вклад автора. Сборы полевого материала, кариологический и морфологический анализ материала, анализ и обобщение данных, интерпретация полученных результатов, основные положения и выводы выполнены автором.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 22 научных работы, в том числе, 3 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ, 1 из которых индексируется в международной базе Scopus.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, трех глав, заключения, выводов и списка литературы из 265 наименований, 67 источников на иностранных языках. Общий объем работы: 166 страниц, 36 рисунков, 29 таблиц, 5 приложений.

Соответствие паспорту специальности. Диссертационная работа соответствует паспорту специальности 1.5.15 Экология (п. 3, п.10).

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность к.б.н., доценту Н.В. Винокуровой за научное руководство и поддержку на всем протяжении исследований. Искренне признательна за помощь в выполнении полевых работ и изучении материала к.б.н., Т.А. Червоткину и А.Ю. Шартон, м.н.с. лаборатории морской экологии Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН. Выражаю отдельную благодарность руководству и сотрудникам ОНК «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)» БФУ им. И. Канта за помощь в выполнении исследований. Особую признательность выражаю своей семье за оказанную поддержку и проявленное терпение.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Общая характеристика биологии и экологии личинок хирономид (Diptera, Chironomidae)

Представители семейства Chironomidae – гетеротопы, большая часть их жизни протекает в воде на стадии личинки и лишь несколько дней – в воздушной среде на стадии имаго, которая имеет определяющее значение для сохранения вида через функции размножения и расселения [Израэль, 2009].

Хирономиды имеют высокий диапазон распространения благодаря высокой способности к расселению. Огромная роль в расселении принадлежит крылатой стадии. Комары-звонцы способны к активному полету, но и могут переноситься и ветром. О том, что хирономиды могут преодолевать большие расстояния, осваивая новые территории, свидетельствуют структура крыла, сравнительно большая высота роя над землей, появление взрослых комаров на значительном расстоянии от водоема. Высокая способность к расселению, в частности, у представителей рода *Chironomus* констатирована при сооружении плотин и образовании водохранилищ, когда залитые территории оказывались очень скоро и с большой плотностью заселенными этими насекомыми. Поэтому, несмотря на краткость существования на стадии имаго, ее роль в расселении хирономид совершенно очевидна [Константинов, 1958; Мотыль..., 1983; Балущкина, 1987; Armitage, 1995].

Тем не менее, в пределах заселяемого водоема большое значение для расселения принадлежит и личиночным стадиям развития хирономид. Отродившиеся личинки хирономид сразу после выхода из кладки имеют положительный фототаксис и специальные морфологические приспособления для парения в толще воды, которые позволяют им вести планктонный образ жизни. Способность к всплыванию сохраняется у личинок на протяжении всей личиночной стадии. Миграции личинок играют значительную роль в особенностях распределения численности и биомассы популяции в разные сезоны

по водоему. Например, у личинок вида *Chironomus plumosus* L., обитающих преимущественно в илистых или илисто-песчаных биотопах, наблюдаются суточные и сезонные изменения заселенности отдельных вертикальных слоев грунта и смена местообитаний – как в пойменных водоемах в заметных количествах, так и в затишных местах рек. В текучих водоемах препятствием для обитания данного вида является отсутствие мягкого грунта, что не позволяет им зарываться в грунт и строить домики [Мотыль..., 1983; Балушкина, 1987; Armitage, 1995].

G. glaucus в отличие от *Ch. plumosus* распространен в прибрежьях водохранилищ, литорали озер, прудов, в лужах и слабопроточных заросших участках равнинных рек. Следует отметить, что для фитофильных личинок вида *G. glaucus* характерны суточные и сезонные конверсии, связанные с миграцией личинок с надземных на подземные части макрофитов, а также эвритропность. Общеизвестно, что личинки *G. glaucus* являются не только минерами отмерших макрофитов и древесины, но и могут выступать в роли обрастателей на поверхности погруженных предметов, например, пнях, корягах и камнях. [Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018]. В обоих случаях они строят паутинные трубки – домики, которые очень плотно прикрепляются к поверхности задействованных предметов [Балушкина, 1987; Ветров, 1988; Белоногова, 2003].

Семейство Chironomidae является одним из самых разнообразных групп водных насекомых, встречающихся во всех зоогеографических регионах, включая Антарктику [The Chironomidae ..., 1995]. Основной зоной локализации хирономид является умеренный пояс – вся Евразия и Северная Америка. Таким образом, данная группа считается голарктической. В глобальном масштабе известно около 5000 видов этой группы относящихся к 440 родам сгруппированных в 22 трибы и 11 подсемейств и при этом, возможно, происходит процесс увеличения видового разнообразия [The Chironomidae..., 1995; Epler, 2001; Определитель ..., 2006; Ferrington, 2008].

Таким образом, можно утверждать, что границы распространения хирономид обусловлены климатом, а в пределах ареала ограничивающим фактором является

характер водоема (от слабосоленых до промерзающих водоемов криолитозоны) [Мисейко, Минсарина, 1974; Кикнадзе и др., 2000; Нарчук, 2003; Rossaro et al., 2006; Donato et al., 2008].

В частности, распространение *G. glaucus* по ранее опубликованным литературным данным В.Я. Панкратовой (1983) и Т.Д. Зинченко (2011) имеет общее описание: Псковская, Ленинградская, Ярославская, Иркутская, Астраханская и Саратовская области, Карелия, Республика Коми, Краснодарский край, Якутия, Приморье и водоемы Камчатки, Западного Урала, Восточной Сибири, Тувы, Алтая, Якутии, Казахстана, Северная и средняя Европа.

В Калининградской области, как и в других субъектах северо-западного федерального округа РФ, вид *G. glaucus* массово и широко распространен среди фитофильных видов семейства Chironomidae (таблица 1, приложение Б).

Таблица 1 – Кадастр исследованных поверхностных водных объектов ареала *Glyptotendipes glaucus* (по литературным источникам)

Область РФ / поверхностные водные объекты	
Ленинградская область [Михайлина, 2000; Петрова, Жиров, 2011; Беляков и др., 2015; Жиров, Мыльников, 2016] 1. р. Усть-Ижора 2. р. Каменка исток 3. р. Охта среднее течение ниже водохранилища 4. оз. Ладожское 5. пруд в пос. Усть-Ижора 6. г. Выборг, Парк Монрепо, южный берег Выборгского залива <i>Приморский ландшафт Ленинградской области</i> [Беляков, 2016]: 7. оз. Нахимовское 8. оз. Победное 9. оз. Гладышевское 10. оз. Подгорное 11. оз. Красногвардейское 12. оз. Красавица 13. оз. Александровское 14. оз. Малое Кирилловское 15. оз. Гавриловское 16. оз. Малое Симагинское 17. оз. Большое Симагинское 18. оз. Дружинное	Саратовская область [Дурнова, 2008, 2010, 2011, 2012; Демина, 2013; Демин, Полуконова, 2014; Дурнова и др., 2014, Морозова и др., 2014; Ткачева и др., 2021] 1. р. Волга у с. Подгорное р. Волга у г. Энгельса р. Волга у с. Узморье 2. р. Песчанка 3. р. Медведица в п. Лысые Горы 4. р. Красавка у с. Михайловка 5. р. Саратовка 6. р. Горячка 7. р. Лизель 8. р. Терешка у с. Усовка 9. оз. Сазанка в г. Энгельсе 10. оз. Калач в г. Новоузенске 11. оз. Холодное 12. оз. Осиновское 13. пруд у пос. Взлетный 14. пруд Новый 15. пруд в с. Черкасское 16. пруд в с. Бобровка 17. пруд у с. Бобровка 18. пруд у с. Ново-Александровка 19. пруд у с. Тополевка

Продолжение таблицы 1

19. оз. Щучье 20. оз. Балаково 21. оз. Малая Ладога 22. оз. Большое Лебяжье <i>Ландшафт Лемболовской возвышенности</i> [Беляков, 2016]: 23. оз. Борисовское 24. оз. Малое Луговое 25. оз. Большое Луговое 26. оз. Волыньское 27. оз. Раздолинское 28. оз. Петровское 29. оз. Большое Щучье 30. оз. Уловное 31. оз. Охотничье 32. оз. Мичуринское 33. оз. Медведевское 34. оз. Большое Морозовское 35. оз. Журавлевское 36. оз. Светлое 37. оз. Растанное 38. оз. Берестовое 39. оз. Жемчужное 40. оз. Узорное 41. оз. Большое Борково 42. оз. Чернявское 43. оз. Затишье 44. оз. Гупуярви 45. оз. Силанде <i>Городской ландшафт Санкт-Петербурга</i> [Бажора, 2015; Беляков и др., 2015, 2016]: 46. оз. Нижнее Суздальское 47. Михайловский пруд 48. Шуваловский карьер 49. Охтинское водохранилище	20. пруд у с. Генеральское 21. пруд Пиявочный у с. Михайловка 22. пруд у с. Луговое 23. пруд Елешниковский 24. Андреевские пруды 25. Волгоградское водохранилище
Республика Карелия [Комулайнен и др., 2013; Зеленцов, 2013; Слуковский, 2014; Барабашова, 2015; Беляков и др., 2019] 1. р. Лекса 2. р. Вожма 3. р. Унежма 4. р. Летняя 5. р. Лососинка 6. оз. Верхнее Пулонгское 7. оз. Ладожское 8. оз. Красное	Брянская область [Белянина, 2014] 1. оз. у с. Кротоберезка 2. оз. у с. Синий Колодец 3. оз. у с. Замишево 4. оз. у с. Старый Кривец 5. оз. Карна в центре г. Новозыбков 6. пруд у с. Несвоевка 7. пруд у с. Святского 8. пруд у с. Корчи 9. пруд у с. Шеломы

Продолжение таблицы 1

Калининградская область [Винокурова и др., 2013; Винокурова, Шмаров, 2013; Стрельникова, 2013; Гапаненко, Винокурова 2015; Винокурова, Калинина, 2015; Безматерных, Щербина, 2015; Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018; Шибаева, 2019; Калинина и др., 2025] 1. оз. Пеньковое 2. оз. Школьное 3. оз. Чайка 4. оз. Виштынецкое 5. пруд Чистый 6. пруд Ботанического сада БФУ им. И. Канта 7. пруд Нижний 8. пруд Мельничный 9. пруд п.Мечниково 10. система прудов Карасевка 11. Вислинский залив 12. Правдинское водохранилище	Псковская область [Петрова, Жиров, 2011] 1. р. Мiroжка 2. оз. Большой Окуенок 3. оз. Елизаровское
Вологодская область [Скальская, Жгарева, 2007; Ивичева, Филоненко, 2015] 1. оз. Воже 2. оз. Хотавец 3. оз. Кривое 4. оз. Дубровское 5. оз. Мотыкино	Новгородская область [Петрова, Жиров, 2011] 1. оз. Короцкое 2. оз. Лесное
Тверская область [Петрова, Жиров, 2011] 1. оз. Глубокое	
Страна / поверхностные водные объекты	
Болгария [Michailova, 1987, 1996; Michailova, Contreras-Lichtenberg, 1995; Ilkova, 2004] 1. оз. Durankulak 2. оз. Shabla 3. водоем Kremikovtsi 4. рыбный пруд Mechka 5. рыбный пруд Chelopechene возле г. Софии 6. рыбный пруд г. Blagoevgrad 7. рыбный пруд г. Michailovgrad 8. рыбный пруд г. Plovdiv	Венгрия [Michailova, 1987, 1995] 1. оз. Nadorvosh 2. оз. Keszthely 3. оз. Tihany 4. оз. Velence-to 5. оз. Beslo-to 6. оз. Szelidi-to
Польша [Opaliński, 1971; Michailova et al., 2001] 1. оз. Mikolajskie 2. рыбный пруд WizniIII 3. отстойный бассейн Chybie	Украина [Домбровский, 2009; Петрова, Жиров, 2011] 1. р. Припять, г. Чернобыль, район больницы р. Припять, сбор на друзе дрейссены, г. Чернобыль 2. р. Псел, г. Чернобыль 3. оз. Закитня 4. пруд бывшего садоводческого участка в г. Чернобыль, ЧАЭС, район Рыжего леса

Окончание таблицы 1

Англия [Learner, Potter, 1974] 2 пруда в деревне Эссендон, Хартфордшир	Северная Македония [Smiljkov, Slavevska-Stamenkovic, 2006] 1. оз. Mantovo в юго-восточной части
---	--

Следует отметить, что Калининградская область не имеет сухопутной границы с основной территорией России и другими субъектами, но имеет такую границу со странами Европы (Польша, Литва), поэтому в таблице №1 представлены данные по странам Европы: Болгария, Венгрия, Польша, Украина, Англия, Северная Македония.

Таким образом, Калининградская область имеет географически выгодное расположение, которое может служить «экологическим маяком» для исследования границ ареала *G. glaucus*, а, следовательно, и размера потенциального адаптивного пространства вида.

1.1.1. Экологические факторы, определяющие биологию размножения и постэмбриональное развитие хирономид

В умеренных широтах большинство хирономид являются уни- или бивалентными, хотя встречаются так же случаи и 3-4 поколений в год [Pinder, 1986; Hirabayashi, 1991]. Размножению большинства видов хирономид предшествует образование специфического подвижного скопления самцов, так называемого роя. Роевание самцов и спаривание комаров происходит в воздухе утром и в сумерках на высоте 2-3 м, при влетании сексуально активных самок с прибрежных кустов. Затем пары опускаются в воду и происходит постепенный процесс откладывания яиц самками [Садчиков, 2008, 2009].

Откладка яиц самками хирономид может производиться в течение круглых суток, наиболее часто утром и вечером. Для откладки яиц самки предпочитают безветренную погоду и защищенные мелководья, используя для этого твердый субстрат или растения, а при отсутствии их сбрасывают кладку прямо в воду. Отложив яйца, самки вскоре погибают.

Развитие яиц происходит при температуре воды не ниже 14°C. Трудно сказать, сколько времени занимает эмбриональное развитие в природе, но в

лабораторных условиях при температуре 20-24°C личинки появляются через 2-4 суток. Выходу личинки из оболочек яйца способствует небольшое утолщение на дорзальной стороне головы. Выклев личинок из яиц происходит не сразу во всей кладке, а идет постепенно в течение 1-2 суток: сначала личинки вылупляются из яиц, расположенных по периферии кладки, и позднее из яиц, находящихся в центре. Гибель личинок во время выклева невелика [Константинов, 1958; Объекты..., 1975].

Развитие хирономид, как всех двукрылых, сопровождается четырьмя фазами – яйцо, личинка, куколка, имаго.

Формирование и рост личинок идет в процессе четырех линек: одна личиночная стадия – это одна линька, которая зависит от температуры воды и условий питания индивидуально для каждой особи (рисунок 1).

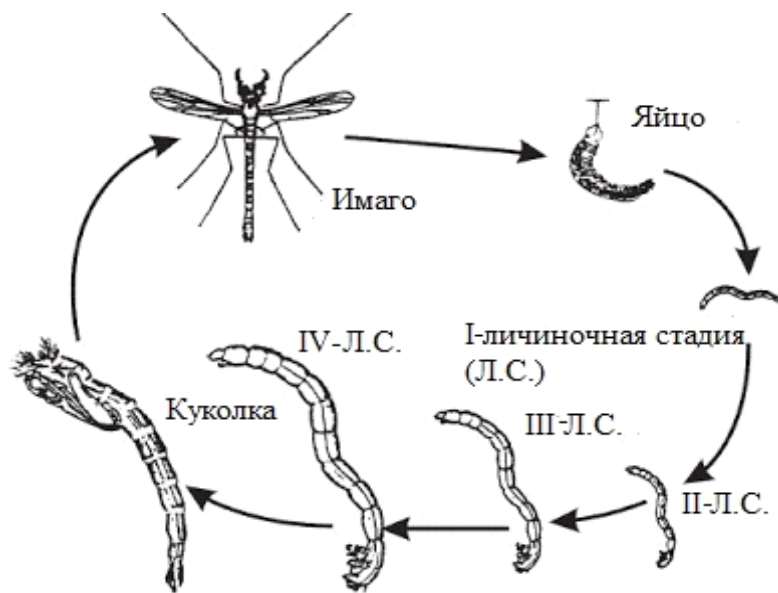


Рисунок 1 – Жизненный цикл хирономид [Walker, 1987]

Личинка. Первый возраст. Выклюнувшиеся из яйца личинки около суток остаются в слизи кладок, активно поедая ее, и покидают кладку после того, как их хитиновые части становятся твердыми. Длина тела личинок 1-го возраста колеблется в пределах от 0,5 до 2,2 мм. Покинув кладку, личинки обнаруживают положительный фототаксис и временно ведут планктонный образ жизни. В природе планктонная стадия личинок может продолжаться 3-5 дней и имеет

большое значение для расселения личинок. В лабораторных условиях уже через 12 ч личинки опускаются на дно и начинают строить себе домики. Период развития личинок с момента выклева из яиц до первой линьки занимает 4-6 суток при температуре воды около 20°C. Линька личинок 1-го возраста происходит почти одновременно.

Второй возраст. После линьки голова личинок 2-го возраста оказывается почти вдвое шире головной капсулы личинок 1-го возраста, длина тела колеблется в пределах от 2,0 до 5,5 мм. При комнатной температуре и обильном питании через 5-8 дней после первой линьки личинки линяют вторично.

Третий возраст. В естественных условиях у личинок хирономид при переходе из 2-го возраста в 3-й происходят большие изменения в образе жизни: знак фототаксиса личинок становится отрицательным, они полностью переходят к донному существованию. Длина тела – от 4,0 до 12,0 мм. Выращивание личинок в лаборатории и наблюдения за их ростом в естественных условиях показали, что численность популяций при переходе из 2-го возраста в 3-й сокращается вдвое, хотя значительная смертность наблюдается в период линек во всех возрастах.

Четвертый возраст. Третья линька наблюдается у личинок, достигших длины тела 5,5-12 мм и веса не менее 2,5 мг. Перед линькой личинки особенно неохотно покидают домик; они закрываются в нем, приклеиваясь в середине к его стенкам. Это, по-видимому, облегчает освобождение от старой кутикулы. В первые часы после линьки длина личинок не отличается от длины личинок конца 3-го возраста, но они быстро растут и к четвертым суткам могут достигать в длину 15-17 мм. Интенсивность окраски личинок в течение 4-го возраста меняется. Вначале она слабая, личинки кажутся желтовато-зелено-розовыми. Постепенно в гемолимфе личинок увеличивается концентрация растворенного гемоглобина, и они становятся темно-красными. Продолжительность 4-го возраста составляет больше половины времени всего жизненного цикла (от 15 до 37 дней) личинок хирономид и поэтому играет особую роль в онтогенезе [Константинов, 1958; Объекты..., 1975; Мотыль..., 1983; Садчиков, 2013, Петрова, Михайлова, 2021].

Предкуколка. Перед окукливанием грудные сегменты личинок сильно увеличиваются в объеме, образуя несколько более светлое вздутие. Окукливающиеся личинки обладают резко выраженным отрицательным фототаксисом и нуждаются в этот период в самых благоприятных условиях внешней среды.

Предкуколка характеризуется, прежде всего, существенным изменением состояния эндокринной системы, переключением клеток эпидермиса на синтез куколочной кутикулы, интенсивным ростом имагинальных дисков. Предкуколочная фаза завершается метаморфозной линькой, в результате которой формируется куколка [Константинов, 1958; Объекты..., 1975].

Куколка. Как уже упоминалось выше, морфологические изменения куколки связаны со слиянием головы и передних трех сегментов. Куколка живет 2,5-3 дня и постепенно меняет окраску: сразу после образования она красная, затем становится темно-серой. В ходе куколочной жизни происходит лизис личиночных органов, исключая нервную систему и мальпигиевы сосуды. Из имагинальных дисков лизирующихся личиночных органов образуются органы взрослой особи. Куколочная стадия завершается имагинальной линькой, в результате чего формируется имаго [Константинов, 1958; Kownacki, 2017].

1.1.2. Систематическое положение и особенности внешней морфологии вида *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818

Отряд *Diptera*

Семейство *Chironomidae* Macquart, 1838

Подсемейство *Chironominae* Macquart, 1838

Триба *Chironomini* Macquart, 1838

Род *Glyptotendipes* Kieffer, 1913

Вид *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818

Для семейства *Chironomidae* характерны следующие морфологические особенности.

Имаго. Голова с относительно большими глазами. На лбу всегда имеются выросты – лобные штифты. Сзади глаз располагаются многочисленные теменные

щетинки. Ротовой аппарат редуцирован. Грудь представлена средним отделом – среднегрудью; передний и задний отделы значительно редуцированы. На среднеспинке имеются срединные и боковые полосы. Передние ноги самые длинные, они всегда приподняты, вытянуты вперед и несут тактильную функцию. Средние ноги самые короткие, вместе с задними они служат для опоры и передвижения по субстрату. Брюшко состоит из восьми члеников, оканчивается гениталиями. Самец отличается от самки не только строением гениталий, но и султановидными антеннами, стройным, изящным брюшком и опушенными, покрытыми длинными волосками лапками передних ног [Константинов, 1958; Мотыль ..., 1983; Armitage, 1995; Langton, 2007; Kownacki, 2017]. Особенности внешнего строения имаго представлены на рисунке 2.

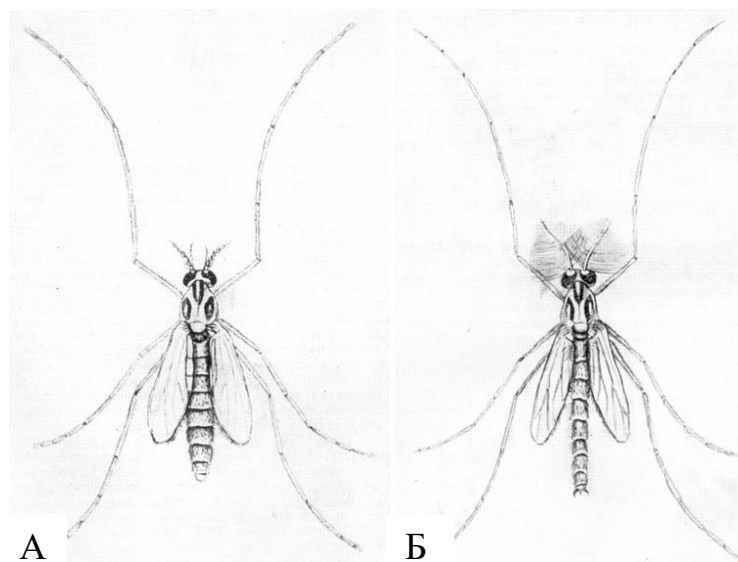


Рисунок 2 – Внешний вид имаго хирономид: А – самка, Б – самец
[Душенков, Макаров, 2000]

Кладка представляет собой длинный, слегка изогнутый «мешок» плотной слизи с заключенными в нем яйцами. В центре кладки проходит центральный тяж более густой слизистой массы в виде двух спирально переплетающихся волокон. На одном из концов кладки имеется тонкая прозрачная нить, с помощью которой кладка прикрепляется к какой-либо поверхности. Установлена прямая зависимость количества яиц в кладке от размера самок: чем крупнее самки, тем больше они откладывают яиц [Алексеевнина, 2009; Садчиков, 2009]. Длина яйца в

среднем составляет 375 мкм, ширина 150 мкм. Например, самки *G. glaucus* откладывают до 1000 яиц, а *Glyptotendipes ingenuus* – до 6200-6500 яиц [Алексеевна, 2009; Majumdar, 2011]. Яйца имеют вытянутую форму и расположены в кладке рядами перпендикулярно к длине тяжа [Константинов, 1958; Голубков, 2000; Садчиков, 2008]. Темно-коричневая окраска яиц зависит от цвета желтка, которым они сравнительно богаты [Объекты ..., 1975; Armitage et al., 1995] (рисунок 3).

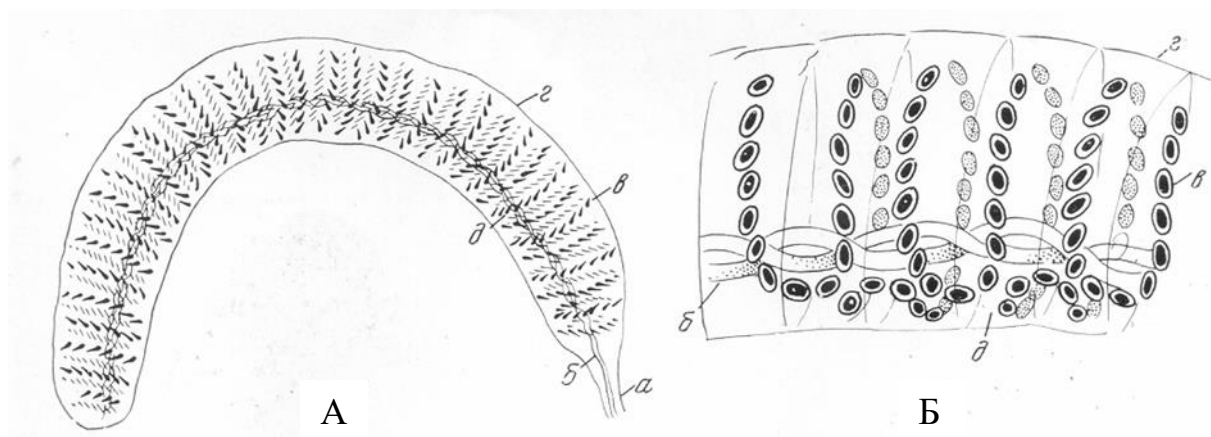


Рисунок 3 – Кладка хирономид. А – общий вид, Б – участок кладки при большом увеличении: а – прикрепительный тяж кладки, б – центральный тяж уплотненной слизи, в – яйцевой тяж, г – наружный слой слизи, д – внутренний слой слизи [Душенков, Макаров, 2000]

Личинка ярко-красная, с хорошо развитой головой, тремя грудными и десятью брюшными сегментами. Первый грудной и последний брюшной сегменты несут передние и задние подталкиватели, снабженные венчиком крючков. Между задними подталкивателями располагаются анальные жабры, за ними – анальные кисточки. VII брюшной сегмент с двумя латеральными отростками, на VIII обычно располагаются две пары вентральных отростков. Голова личинки, по бокам которой сверху один под другим распределены личиночные глаза – по два с каждой стороны, обычно вжата в I грудной сегмент на 1/3 [Константинов, 1958; Мотыль ..., 1983; Armitage, 1995; Зорина, 2002; Kownacki, 2016] (рисунок 4).

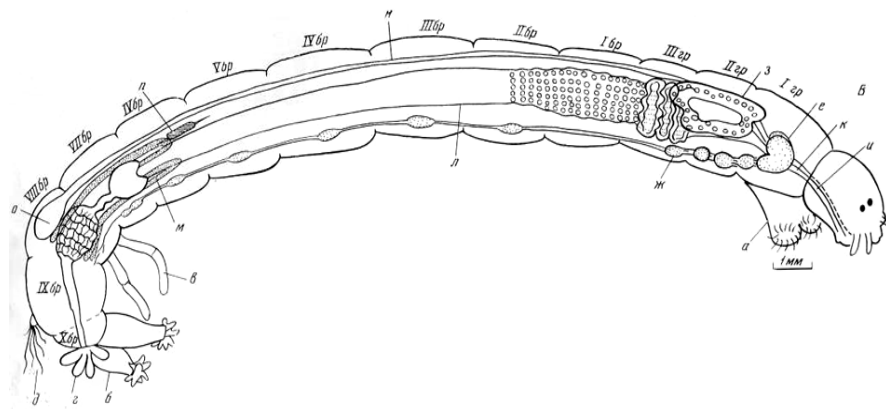


Рисунок 4 – Общая схема строения личинки хирономид IV возраста: I-III гр – сегменты грудного отдела; I-X бр – сегменты брюшного отдела; а – передние ложные ножки, б – задние ложные ножки (подталкиватели), в – отростки VIII брюшного сегмента, г – анальные папиллы, д – кисточка с подставкой, е – ганглии: надглоточный, подглоточный, ж – брюшная нервная цепочка, з – слюнная железа, и – глотка, к – пищевод, л – кишечник, м – мальпигиевы сосуды, н – аорта, о – сердце, п – яичник [Шобанов, 2000]

Для идентификации рода преимущественно используются морфология головы, ротового аппарата и придатков тела личинок.

У личинок представителей рода *Glyptotendipes*, как форм, минующих твердый субстрат, головная капсула овальная и расширена на переднем конце так, что основания их массивных мандибул широко расставлены. Голова темно-коричневая, почти черная и образована несколькими склеритами. Сверху расположен лобный (фронтальный) склерит, имеющий форму ланцета, направленного острием вниз. Окраска стойкая и служит хорошим диагностическим признаком (рисунок 5).

Представители рода *Glyptotendipes* имеют: 5-члениковый усик, большую мандибулу (включает 4 внешних истинных зубца), 3 или 5 групп гребня эпифаринкса, премандибулу (2 зубца) и субментум (13 зубцов). Ширина срединного зубца, который приблизительно в 2 раза шире первого бокового зубца, и веерообразные пластинки ментума с ясной радиальной штриховкой и рубчатым краем, внутренние углы которых направлены друг к другу и

клювовидно загнуты на конце, являются отличительными признаками ментума (рисунок 5, 6).



Рисунок 5 – Вентральная сторона головной капсулы *Glyptotendipes glaucus* (выполнен автором)

Личинки вида *G. glaucus* имеют особенности в строении придатков тела: передние ложноножки, конические подталкиватели и анальные жабры хорошо развиты. Подставки преанальных кисточек небольшие, примерно равной высоты и ширины [Калугина, 1975; Панкратова, 1983; Кариотипы ..., 1991; Kownacki, 2016].

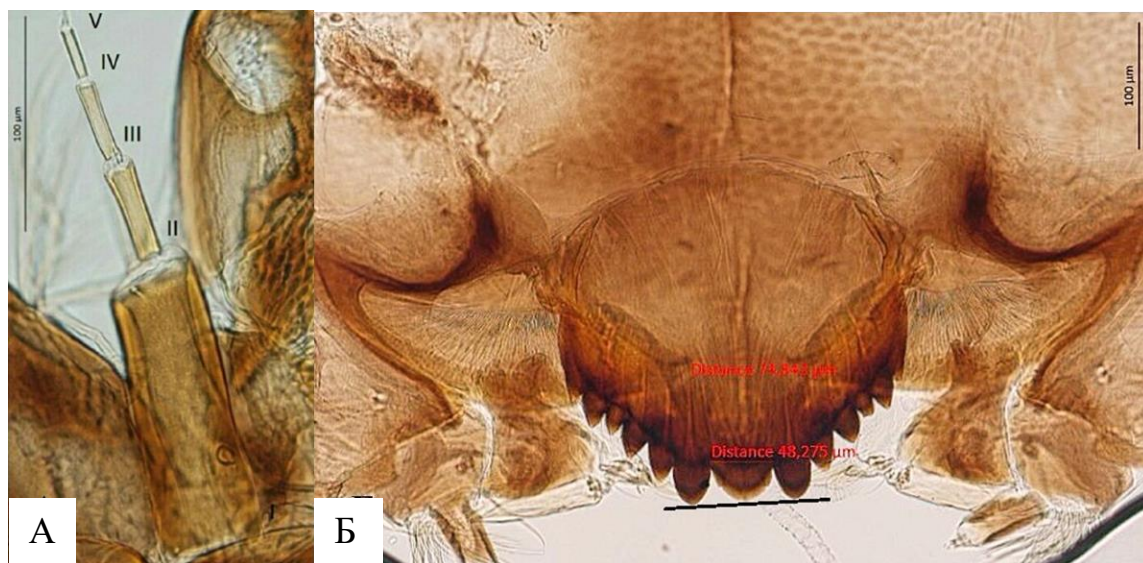


Рисунок 6 – Усик (А) и субментум (Б) *Glyptotendipes glaucus* (выполнен автором)

Хирономиды – амфибиотические насекомые с полным типом превращения, их личинки перед превращением во взрослую особь (имаго) проходят в стадии куколки [Байкал ..., 2009] (рисунок 7).

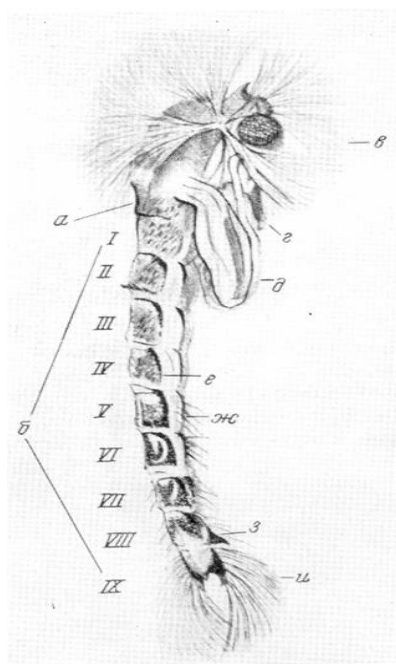


Рисунок 7 – Куколка хирономид: а – слившиеся грудные сегменты и голова; б – I-IX – брюшные сегменты; в – кутикулярные жабры; г – чехлы для конечностей имаго; д – чехлы для крыльев имаго; е – шагренёв; ж – щетинки; з – шип преанального сегмента; и – плавательная пластинка [Шобанов, 2000].

Куколка. Морфологически куколка резко отличается от личинки расширенным грудным отделом (головогрудь), спереди которого расположены дыхательные органы в виде пучка серебристых нитей. Брюшко состоит из 9 сегментов и заканчивается анальным плавником из 2 лопастей [Байкал ..., 2009]. Она не питается, в связи с этим вес ее почти в 2 раза меньше чем у личинки. Морфологические изменения куколки связаны со слиянием головы и передних трех сегментов, остальные 10 сегментов образуют брюшко. По бокам переднего отдела расположены чехлы, в которых находятся зачатки крыльев. На переднем конце помещаются дыхательные органы в виде пучка серебристых нитей [Объекты, 1975; Панкратова, 1983; Armitage, 1995; Michailova, Contreras-Lichtenberg, 1995; Kownacki, 2017].

1.1.3. Питание и газообмен как значимые показатели жизнедеятельности личинок хирономид, отражающие экологическое состояние водоемов

Личинки рода *Glyptotendipes* питаются как фильтрационным способом, так и пищей с поверхности субстрата. Как и представители рода *Chironomus*, личинки рода *Glyptotendipes* относятся к всеядным животным, однако в рацион последних большей частью входит растительная пища. В кишечниках личинок встречаются органические частицы, аналогичные тем, что встречаются в окружающей среде: диатомовые, протококковые, сине-зеленые водоросли, коловратки, фрагменты макрофитов [Константинов, 1958; Шилова, 1976; Kiknadze et al., 1991; Дурнова, Беянина, 2006; Безматерных, 2008].

Личинки хирономид дышат всей поверхностью тела. Замкнутая трахейная система сильно редуцирована. Для облегчения дыхательного процесса они совершают колебательные движения, прогоняя через свои домики-трубки воду. Этот ток воды способствует удалению продуктов обмена. В случае резкого падения концентрации растворенного в воде кислорода, личинки хирономид могут мигрировать в зоны более богатые кислородом. Следует отметить, что существование личинок в среде бедной кислородом в большой степени обеспечивает наличие гемоглобина. Молодые личинки *Ch. plumosus* 1-го и 2-го возраста, не имеющие гемоглобина, живут в среде с большим количеством растворенного в воде кислорода – в прибрежье или в верхних слоях ила. Личинки старших возрастов - 3-го и 4-го – уходят на большие глубины, в более глубокие слои ила, где кислорода значительно меньше.

Интенсивность потребления кислорода определяется как состоянием животных, так и целым комплексом абиотических условий, важнейшими из которых являются температура и содержание кислорода в воде [Константинов, 1958; Мотыль ..., 1983; Pedersen, 1988; Francis, 2004; Морозова, 2008; Luoto, Salonen, 2010].

В настоящее время, разрабатываются исследования, анализирующие факторы окружающей среды, которые влияют на пространственное

распределение таксоценозов хирономид. Ландшафтные факторы, такие как высота, площадь, порядок речных отрезков, дренажный бассейн, фитогеографическая единица, прибрежная растительность, температура и гидравлические условия, упоминаются среди переменных данного распределения [Rossaro, 1991; Jacobsen et al., 1997; McKie et al., 2005; Kleine, Trivinho-Strixino, 2005; Rossaro et al., 2006; Morrone, 2006; Roque et al., 2007, 2010; Luoto, 2009; Marziali et al., 2009; Sonoda et al., 2009].

1.2. Общая структурно-функциональная организация политенных хромосом хирономид как представителей семейства двукрылых

Кариологический анализ, проводимый посредством исследования политенных хромосом, дает возможность не только выявить линейную последовательность, но и идентифицировать большее число различных участков хромосом при самых различных преобразованиях и перестройках кариотипа.

Таким образом, на политенных хромосомах легко распознаются недетектируемые на митотических хромосомах обычного размера даже незначительные по протяженности парацентрические инверсии и небольшие делеции и дупликации участков [Кикнадзе, 1971; Ильинская, 1980; Wulker, Butler, 1983; Петрова и др., 2000; Полуконова, Воронин, 2006; Полуконова, Кармоков, 2013; Полуконова и др., 2014; Петрова, Михайлова, 2021].

Политения (многонитчатость) возникает и достигает своего пика на конечных этапах дифференцировки тех тканей или органов, в которых появляется необходимость в быстром росте при сохранении высокого уровня функционирования, в основном, это органы секреции. У насекомых после завершения эмбрионального развития в большинстве органов клетки митотически не делятся (кроме клеток нервной системы и половых зачатков), размеры органа растут за счет увеличения размеров клеток, следовательно, и их ядер. Доказано, что в процессе политенизации масса органа увеличивается значительно быстрее по сравнению с митотическими делениями диплоидных клеток [Жимулев, 1992,

1994,1997; Айманова и др., 2000; Кикнадзе и др., 2007; Федорова, 2009; Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018].

Клетки, обладающие политенными хромосомами, не имеют митотического периода, ядро постоянно находится в интерфазе. Формирование политении связано с выпадением из митотического цикла всего механизма митоза, клеточный цикл состоит всего из двух периодов – синтетического и межсинтетического. В конце каждого периода репликации дочерние хроматиды не сегрегируют, а остаются в той или иной степени спаренными. Получившиеся деспирализованные политенные хромосомы не способны участвовать в митозе [Айманова и др., 2000; Жимулев, 1992, 1994, 1997; Кикнадзе и др., 2007; Жимулев, Коряков, 2009; Федорова, 2009; Данилова, 2011; Полуконова, 2015].

Одним из основных признаков политенных хромосом является «рисунок» дисков и междисков, включающий их число и морфологию. Дискоидальная структура видоспецифична и генетически закреплена, и определяет специфику политенных хромосом. Критерий дисковой структуры позволяет дифференцировать как таксоны высшего ранга (роды, подроды), так и кариотипы видов. Диски разной толщины и морфологии создают строгий и четкий рисунок, индивидуальный и уникальный для каждой хромосомы. Между дисками располагаются светлые участки – междиски [Ильинская, 1984; Жимулев, 1992, 1994; Гундерина, 2005].

Рисунок дисков и междисков создается чередованием участков с высоким и низким содержанием хроматина. Диски являются фрагментами неактивной ДНК в транскрипции между двумя активными междисками. Дезоксирибонуклеопротеин хромосомы в интерфазе неравномерно компактизирован в виде хромомер, которые чередуются с межхромомерами. Хроматиды образуют скрученную структуру, состоящую из конъюгирующих гомологичных хромомер, которые объединяются в один хромомер. Таким образом, политенные хромосомы имеют вид хорошо заметных чередующихся темных и светлых сегментов. Окрашенные диски более темные из-за плотной упаковки хроматина. Так, хроматина в междисках содержится 2-3% по сравнению с его количеством в дисках, и

фибриллы располагаются в междисках на расстоянии до 30-50 нм. В дисках нуклеиновые кислоты располагаются беспорядочно, в междисках – параллельно оси хромосомы [Жимулев, 1992, 1993, 1997].

У хирономид насчитывают до 1,5-2,5 тысяч дисков в одном наборе хромосом [Hodgson, 2000; Buck-Koehntop, Defossez, 2013]. Следует отметить, что число и изображение дисков может быть обусловлено многими факторами:

1. Сезонная изменчивость. В осенний период происходит укорачивание хромосом, которое способствует объединению дисков и исчезновению междисков. В весенний период, наоборот, наблюдается удлинение хромосом и четко очерченная структура дисков, междисков и пухов [Чубарева, Петрова, 2008];

2. Возраст личинки;

3. Состояние местообитания личинок. Повышенный уровень радиации или солености воды, например, дают неясное проявление рисунка дисков и увеличение числа междискового пространства [Чубарева, Петрова, 2008; Червоткина, 2012].

Диски и междиски имеют разные свойства и функции. Диски являются основными участками локализации генов и играют роль информативных единиц хромосом. Междиски представляют собой транскрипционно активные районы политенных хромосом необходимые для контроля и осуществления функций основного метаболизма клеток, так как в их состав входят работающие гены «домашнего хозяйства» хромосомы [Жимулев, 1977, 1993; Полуконова, 2015].

В целом, морфология хромосом определяется местоположением центромеры. Локализованная центромера – это специализированный локус хромосомы, контролирующий расхождение гомологичных хромосом в процессах мейоза и митоза клеток. Деконденсированный, функционально активный центромерный район на метафазных пластинках выделяется как светлая перетяжка. От местоположения данного района зависит морфология и форма хромосомы (мета-, субмета-, акра- и телоцентрическая) [Чубарева, Петрова, 2008; Жимулев, 2009].

Таким образом, структурно-функциональные модификации определенных участков образуются в результате активации генов дисков политенных хромосом хирономид. Материал хромосом разрыхляется, декомпактизируется и увеличивается в размерах, «диффузно» возникают пuffy – утолщения на политенных хромосомах, являющиеся результатом локальной декомпактизации ДНК в них. От размеров пuffy зависит скорость транскрипции (синтез иРНК) в данном участке [Полуконова, 2015].

Локализация пuffy постоянна в хромосомах одного органа и различна в разных органах одной личинки, т.е. образование пuffy коррелируется с дифференцировкой клеток в различных тканях.

Существуют определенные закономерности в формировании пuffy в политенных хромосомах: во-первых, они появляются и исчезают у личинок определенного возраста; во-вторых, при анализе хромосом из разных органов одной личинки установлено, что они присутствуют только в клетках слюнных желез, а в хромосомах мальпигиевых сосудов и кишечника на их месте обычные диски. Таким образом, различные клетки организма имеют одни и те же гены, но в некоторых тканях определенные гены более стимулированы (за счет образования вздутий), чем другие. Возникновение структурных модификаций политенных хромосом – разрыхление материала диска и формирование из него специфического вздутия – является морфологическим проявлением активирования гена.

Многодисковый пuffy рассматривают как единую функциональную систему. Одним из критериев целостности сложного пuffy может быть анализ последовательных этапов формирования и регрессии пuffy. В случае, когда расположенные в диске гены активируются, то в данном участке хромосомы происходят значительные трансформации. Молекула РНК-полимеразы начинает двигаться по молекуле ДНК в комплексе с факторами транскрипции, выпрямляя ДНК, на которой синтезируются многочисленные молекулы РНК. Данный процесс приводит к разрыхлению плотно упакованного дезоксирибонуклеопротеина в хромомерах, результатом которого является

образование большого вздутия на месте прежнего диска [Жимулев, 1994, 1997, 2009]. Таким образом, формирование пуфа протекает постадийно: диски дезинтегрируются, уровень окраски и размеры дисков уменьшаются, растворяясь во вздутии. Следует отметить, что в сформированном пуфе генетический материал максимально декомпактизирован. Регрессия пуфа характеризуется данными стадиями, протекающими в обратном порядке [Федорова, 2009; Полуконова, 2015].

Известны различные точки зрения на то, какие факторы влияют на размер пуфа на пике его развития. По мнению некоторых авторов, размер пуфа зависит от количества ДНК в диске, из которого развивается пуф, по мнению других – от количества синтезируемой РНК [Жимулев, 1992, 1994, 1997].

Кроме пуфов у хирономид, находят другой вид модификации хромосом – Кольца Бальбиани (КБ). Они представляют собой «взрывы» активированных участков хромосом, растущие в диаметре и возникающие, как и пуфы, при декомпактизации. Далее происходит процесс расщепления хромосомы на хроматиды, которые формируют петли в участке максимальной декомпактизации, и на все более толстые пучки хроматид по мере удаления от сайта активирования. Большое число петель образует муфтообразную структуру [Полуконова, 2015].

КБ встречаются только в клетках слюнных желез, при этом слюнная железа дифференцирована на отделы по наличию в них того или иного набора КБ. У многих видов дифференцировка слюнной железы не столь выражена и чаще всего сводится к наличию небольшой группы клеток (4-6), расположенных около протока слюнной железы – «специальные клетки». КБ активны в клетках слюнных желез на протяжении большей части периода развития личинок. В неактивном состоянии их можно наблюдать в хромосомах клеток других органов.

Гены КБ, кодируют главные гигантские полипептиды слюнной железы – мукопротеиновый секрет, который используется личинками хирономид для склеивания и затвердения в воде органических или минеральных частиц при формировании трубки-домика, где живут и питаются личинки. Поэтому между числом КБ и экологией личинок существует определенная корреляция. Меньше

всего и у тех видов рода *Cryptochironomus* – хищников, личинки которых не строят домиков из секреторных гликопротеинов. Мало КБ и у тех видов родов *Glyptotendipes*, которые плетут из секреторных гликопротеинов лишь легкие паутинные сети [Жимулев, 1992, 1994, 1997].

Одновременно с политенными хромосомами описаны и ядрышки в клетках слюнных желез личинок двукрылых [Федорова, 2009]. У хирономид ядрышко, как огромная муфта, надетая на хромосому, и представляет собой фактически пуф, возникший вследствие интенсивного синтеза рибосомной РНК (рРНК), которая составляет до 85% от общего количества клеточной РНК. Для синтеза такого количества рРНК необходимо большое число многократно повторяющихся генов, локализованных в ядрышковом организаторе. Таким образом, ядрышковый организатор – специфический участок хромосомы, участвующий в образовании ядрышек, содержащий многочисленные гены, которые кодируют рРНК [Полуконова, 2015].

Ядрышковый организатор типа *Chironomus* и *Glyptotendipes* довольно точно картируется в определенном районе, особенно когда активность ядрышка уменьшается. В полностью неактивном состоянии ядрышкообразующая зона имеет четкий дисковый рисунок [Кикнадзе и др., 1996; Belyanina, Durnova, 1998]. У *Ch. tentans*, например, ядрышковый организатор представлен одним крупным двойным диском [Kiknadze et al., 1996; Винокурова и др., 2016; Винокурова и др., 2019]. Число ядрышковых организаторов варьирует у различных видов и может достигать шести у некоторых якутских хирономид [Кикнадзе и др., 1996; Салова, 1996; Кикнадзе, Истомина, 2000].

Кроме ДНК в ядрышке представлен обильный не-ДНКовый компонент. Общее количество и состав данного компонента сильно отличаются от рибонуклеопротеидов других районов хромосом. Например, КБ имеют невысокую электронную плотность и оптически прозрачны несмотря на то, что в ДНК в них, как и в ядрышках, организована в петли, и транскрипционные процессы протекают с высокой интенсивностью. Ядрышки же всегда состоят из электронно-плотного материала.

В ходе онтогенеза размер ядрышек в клетках слюнных желез уменьшается в конце последней личиночной стадии или у предкуколок. В таком неактивном состоянии восстанавливается рисунок дисков в районе ядрышкового организатора [Прокофьева-Бельговская, 1986; Жимулев, 1992, 1994; Полуконова, 2015].

1.2.1. Особенности кариотипа и хромосомные aberrации *Glyptotendipes glaucus*

Кариотипы большинства видов личинок хирономид характеризуются постоянным сочетанием плеч политенных хромосом, но есть виды со специфическими комбинациями плеч, которые сформированы при межхромосомных и гомозиготных транслокациях [Чубарева, Петрова, 2008]. Кариотип *G. glaucus*, описанный Беяниной (1969), Мисейко и Минсариновой (1974), Hoffrichter (1977), Петровой и Михайловой (1986), Michailova (1989), Michailova & Contreras-Lichtenberg (1995), Кикнадзе с соавт. (1991, 1996), Michailova et al. (2001), Петровой и Жировым (2022) иллюстрирует различные трансформации политенных хромосом [Беянина, 1969; Мисейко, Минсаринова, 1974; Hoffrichter, 1977; Петрова, Михайлова, 1986; Michailova, 1989; Кариотипы ..., 1991; Michailova, Contreras-Lichtenberg, 1995; Кикнадзе и др., 1996; Петрова, Жиров, 2022].

В настоящее время исследователи-цитогенетики используют цитофотокарту Беяниной и Дурновой (1998) [Belyanina, Durnova, 1998], как основу для картирования хромосомных инверсий данного вида в других популяциях (рисунок 8, рисунок 9).

Кариотип *G. glaucus* представлен хромосомным набором $2n=8$. Центромерные районы морфологически не выражены, их локализация установлена на основании данных С-окраски. Хромосомы I, II, III – метацентрические, хромосома IV – телоцентрическая. Хромосомы I и II – длинные, III – более короткая и IV – совсем короткая. Сочетание плеч в хромосомах: I – АВ, II – CD, III – EF, IV – G. Каждое хромосомное плечо имеет свои особенности и маркеры, что позволяет их идентифицировать, кроме того во всех плечах найдены хромосомные полиморфизмы.

Хромосома I (AB) имеет два веерообразных конца. Центромера находится на границе отделов 16 и 17. Маркером плеча A является перешнуровка в отделе 12, маркером плеча B – три группы темных сложных дисков в отделе 19. В плече A в отделе 9 находится ядрышковый организатор (рисунок 8) [Belyanina, Durnova, 1998; Дурнова, 2010].

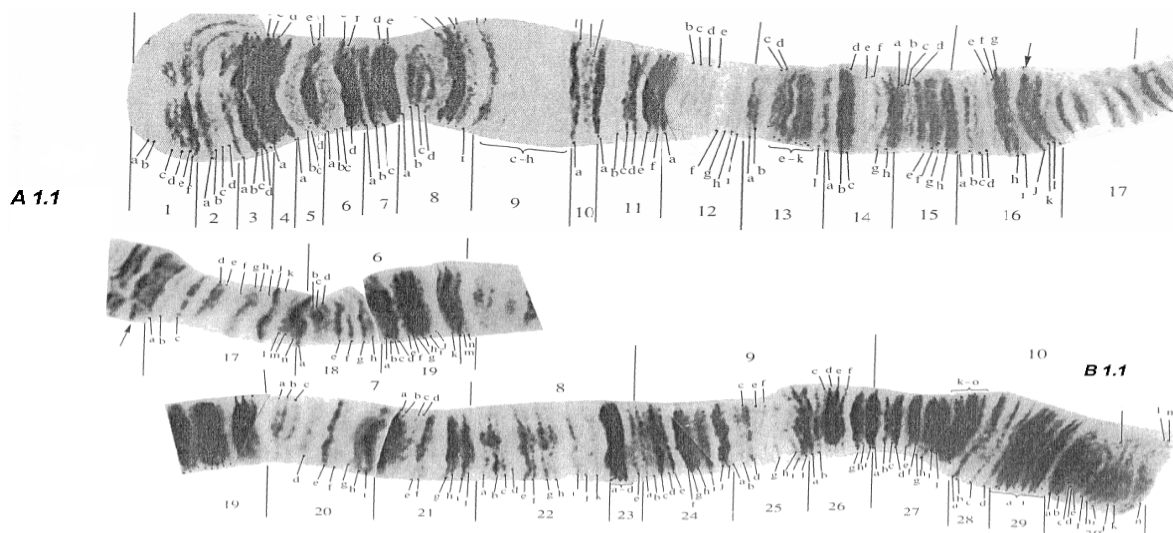


Рисунок 8 – Стандартная последовательность дисков хромосомы I *Glyptotendipes glaucus*. А, В – плечи хромосомы. Цифры над хромосомами – обозначения отделов по Г.Н. Мисейко и Б.Х. Минсариновой, цифры под хромосомами – обозначения отделов по С.И. Беляниной, Н.А. Дурновой. Стрелками указаны центромеры [Belyanina, Durnova, 1998]

Хромосома II (CD) имеет чаще всего один веерообразный конец. Центромера находится на границе отделов 16 и 17. Маркером плеча C являются три сложных темных диска в отделе 12, маркер плеча D – участок в отделах 27-28, состоящий из двух темных сложных дисков и группы более тонких дисков между ними. В 5 отделе плеча C часто развивается крупный пух (рисунок 9) [Belyanina, Durnova, 1998; Дурнова, 2010].

Хромосома III (EF) с двумя веерообразными концами. Центромера в отделе 14. Маркерами плеча E являются перешнуровка в отделе 2 и участки с нечеткой дисковой структурой в отделах 7 и 8. В плече E в отделах 5 и 7 находятся два

ядрышковых организатора. Плечо *F* без ярко выраженных маркеров (рисунок 10) [Belyanina, Durnova, 1998; Дурнова, 2010].

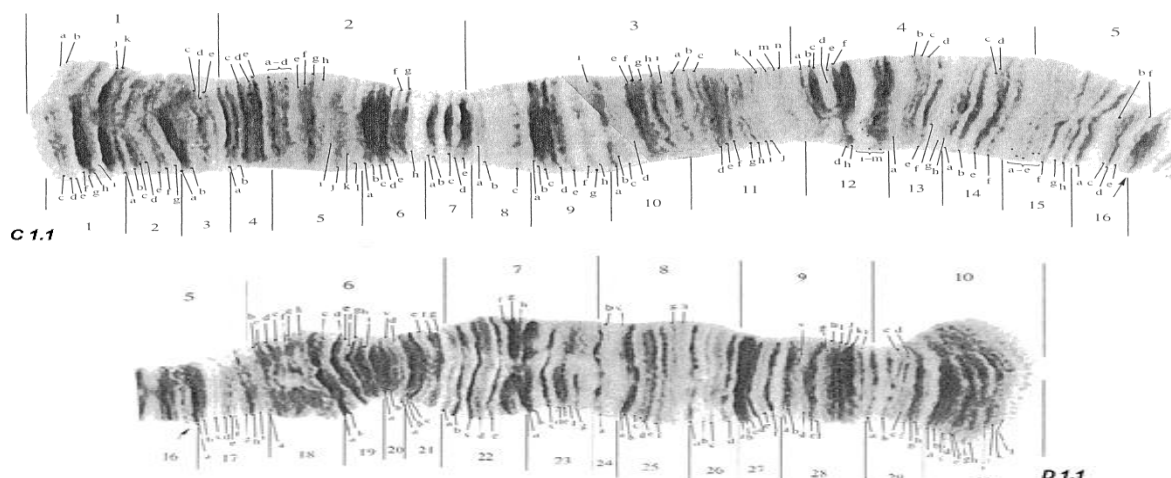


Рисунок 9 – Стандартная последовательность дисков хромосомы II *Glyptotendipes glaucus*. С, D – плечи хромосомы. Цифры над хромосомами – обозначения отделов по Мисейко Г.Н. и Минсариновой Б.Х., цифры под хромосомами – обозначения отделов по Беляниной С.И., Дурновой Н.А. Стрелками указаны центромеры [Belyanina, Durnova, 1998]

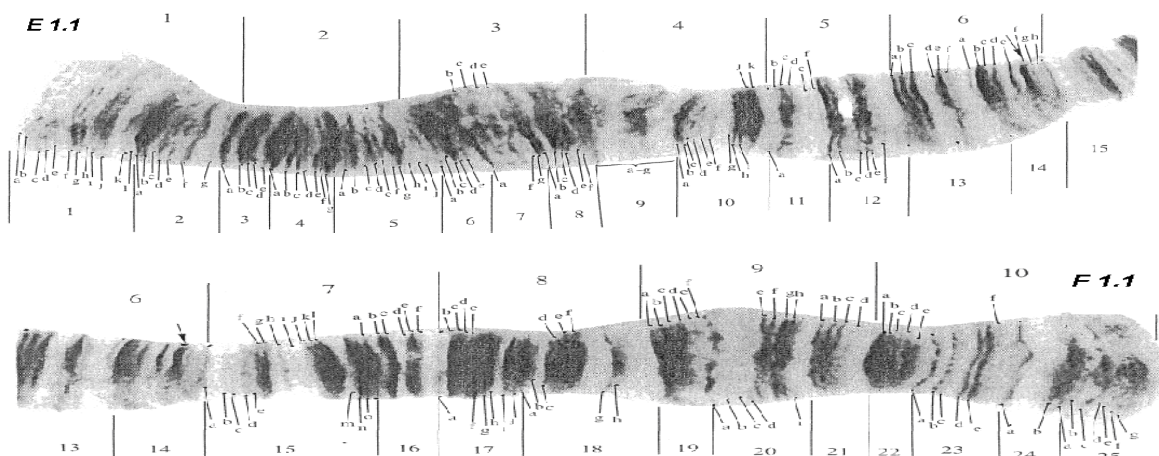


Рисунок 10 – Стандартная последовательность дисков хромосомы III *Glyptotendipes glaucus*. Е, F – плечи хромосомы. Цифры над хромосомами – обозначения отделов по Мисейко Г.Н. и Минсариновой Б.Х., цифры под хромосомами – обозначения отделов по Беляниной С.И., Дурновой Н.А. Стрелками указаны центромеры [Belyanina, Durnova, 1998]

Хромосома IV (G). Центромера локализуется на периферии отдела 1 и представлена скоплением отдельных гетерохроматиновых структур. В отделе 1 находится ядрышковый организатор, в отделах 3 и 4 – по одному пуфу, в отделе 5 – кольцо Бальбиани. В отделах 1 и 2 гомологи почти всегда не спарены (рисунок 11) [Belyanina, Durnova, 1998; Дурнова, 2010].

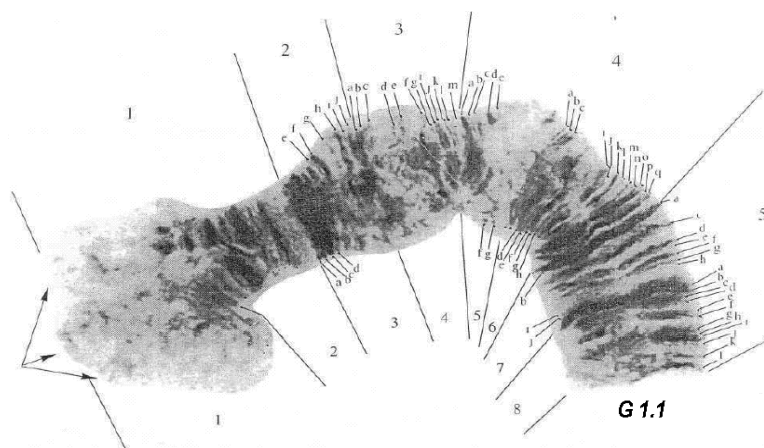


Рисунок 11 – Стандартная последовательность дисков хромосомы IV *Glyptotendipes glaucus*. G – плечо хромосомы. Цифры над хромосомами – обозначения отделов по Мисейко Г.Н. и Минсариневой Б.Х., цифры под хромосомами – обозначения отделов по Беляниной С.И., Дурновой Н.А.

Стрелками указаны центромеры [Belyanina, Durnova, 1998]

В литературных источниках (Петрова, Михайлова, 1986; Белянина, Дурнова, 1998; Винокурова и др., 2008; Дурнова, 2010; Шартон и др., 2010; Петрова, Жиров, 2011; Провиз, 2012; Proviz, Bazova, 2012; Дурнова и др., 2014) для хромосом I, II, III *G. glaucus* описаны только гетеро- и гомозиготные инверсии – перестройки в структуре хромосом, при которых происходит поворот хромосомного участка на 180° [Мандель, 2016] (приложение Д). Подобные внутри хромосомные перестройки являются следствием двух одновременных разрывов в одной хромосоме и сопровождаются перемещением генов. Различают два типа инверсий: парацентрические (протекают в одном плече хромосомы, центромера не включается в инвертированный участок) и перичцентрические (центромера включена в инвертированный участок). В инвертированных участках группируются изолированные гены, которые не разъединяются кроссинговером и

передаются по наследству, как единый блок. Инверсии служат механизмами поддержания адаптивной последовательности генов и подавления рекомбинации [Айала, 1984; Чубарева, Петрова, 2008; Жимулев, 2009; Белецкая, 2014].

Удвоение (дупликация) и утрата (делеция) участков хромосомы в кариотипе популяций *G. glaucus* отмечены только для хромосомы IV (G), а точки разрывов для плеча E хромосомы III [Петрова, Михайлова, 1986; Belyanina, Durnova, 1998; Винокурова, 2008; Шартон, 2010; Дурнова, 2010; Петрова, Жиров, 2011; Провиз, 2012; Беянина, 2014; Дурнова и др., 2014] (приложение Д).

Важно отметить малые структурные перестройки первичных хромосом, к которым относятся такие трансформации, как «толстый диск-тонкий диск» и «диск-пуч» [Чубарева, Петрова, 2008]. Наличие геномной изменчивости в виде В-хромосомы – полиморфные структуры, которые представляют собой бесформенный гетерохроматин. В-хромосома имеет значительно меньшие размеры, чем А-хромосома. В-хромосомы нерегулярно присутствуют в геноме тех особей, которые подвергаются неблагоприятным воздействиям внешней среды. То есть наличие таких мутаций говорит о том, что особи адаптируются к неблагоприятным факторам, что дает им преимущество перед особями со стандартной последовательностью дисков в процессе видообразования [Жимулев, 2009].

Необходимо подчеркнуть, что идентификация видовой принадлежности широко распространенных полиморфных видов хирономид с использованием только классического морфологического метода крайне затруднительна, а иногда и вовсе невозможна. Подключая к процессу диагностики кариологический метод, можно не только определить таксономическое положение вида, но и оценить экологическую значимость специфичной структуры хромосом и кариотипа в целом.

1.3. Тяжелые металлы, как загрязнители водных объектов

Группа тяжелых металлов (ТМ) занимает второе место в списке приоритетных загрязнителей природной среды [Будников, 1998; Инге-Вечтомов, 1998]. В настоящее время термин «тяжелые металлы» имеет широкое распространение. Следует отметить, что существуют разнообразные трактовки данного понятия. В связи с этим, применяют многочисленные критерии принадлежности металлов к группе тяжелых, такие как, атомная масса, плотность, токсичность, распространенность в природной среде, степень вовлеченности в природные и техногенные циклы.

По современной классификации металлов, которая используется в исследованиях, связанных с экологическим мониторингом окружающей среды, 40 элементов периодической системы Д.И. Менделеева с атомной массой свыше 50 атомных единиц относятся к тяжелым (V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Mo, Cd, Sn, Hg, Pb и другие) [Гидрохимические ..., 2007; Теплая, 2013]. При этом учитывается высокая токсичность ТМ в относительно низких концентрациях и способность к биоаккумуляции для живых организмов. Рециклирование ТМ между природными средами подтверждает их высокую опасность по сравнению с органическими загрязняющими веществами, которые способны к разложению [Майстренко и др., 1996; Леонова, Аношин, 2003; Алтухов, 2004; Теплая, 2013].

Металлы попадают в природную среду в результате естественных (вулканическая деятельность, выветривание пород, деструкция растительности) и антропогенно обусловленных процессов (промышленное производство, добыча полезных ископаемых, сжигание различного вида топлива), протекающих как на поверхности Земли, так и в ее недрах [Моисеенко и др., 2006; Begum et al., 2009; Arman et al., 2010]. Вода является основной средой миграции ТМ в земной коре. В водные объекты окружающей среды металлы наиболее часто попадают в результате сбросов промышленных сточных вод гальванических цехов, предприятий горнодобывающей промышленности, черной и цветной металлургии, машиностроительных заводов. ТМ являются составными

компонентами удобрений и пестицидов, таким образом, их поступление в водоемы возможно вместе со стоками сельскохозяйственных угодий [Юрин, 2002; Лапа, 2006; Плетеневой, 2008].

После поступления в водную среду металлы распределяются естественным образом в соответствии с биогеохимическими циклами и подвергаются различным превращениям с изменением валентности и растворимости. Условия среды, в которых находятся металлы, являются показателями их степени окисления и в состав каких соединений и взвесей они входят (неорганических, металлоорганических, коллоидно-дисперсных соединений, минеральных и органических взвесей). Это указывает на то, что большинство металлов объединяются с органическими соединениями, определяющими формы миграции элементов в природных водах [Щербакова, 2004; Гидрохимические ..., 2007; Плетеневой, 2008; Экология ..., 2014].

При включении в цикл биохимических процессов ТМ медленными темпами выводятся из организмов водных растений и животных, что служит предпосылкой для, так называемого, эффекта пищевой цепи – нарастания концентрации в организмах последующих трофических уровней [Майстренко, 1996; Леонова, Аношин, 2003; Алтухов, 2004]. Так, гидробионты, обладающие свойством накапливать металлы в количествах, на несколько порядков превышающих их концентрацию в воде, в процессе жизненного цикла меняют физико-химическое состояние металлов и частично депонируют их в донных отложениях. В водных экосистемах происходит кумуляция ТМ в придонных осадках и биоте, а в воде концентрации не достигают значимых пределов [Фелленберг, 1997; Плетеневой, 2008; Kar et al., 2008; Banar et al., 2009].

Роль ТМ двойственна, так как по воздействию на живые организмы их делят на необходимые металлы для нормального протекания физиологических процессов и металлы, имеющие преимущественно токсикологическое значение. Биологически необходимые металлы выполняют свою физиологическую функцию при оптимальных концентрациях в организме [Полина, 2012]. Их отсутствие, недостаток или избыток часто вызывают резкое нарушение обмена

веществ. Металлы, обладающие токсикологическим значением, имеют свои механизмы воздействия, которые определяются конкуренцией необходимых и токсичных металлов при внедрении в белковые молекулы [Некоторые ..., 1993; Каплин, 2006]. Прямое токсическое воздействие металлов на гидробионты может привести к изменениям основных функциональных структур на генетическом уровне и к массовой гибели популяции. Воздействие малых концентраций металлов демонстрирует повреждение первичной продукции, дезорганизацию трофических связей и соотношения авто- и гетеротрофных организмов, приводящие к нарушению биотического круговорота и дестабилизации водных экосистем. Одновременно с прямым токсическим воздействием на организм, ТМ вызывают отдаленные биологические последствия, производя мутагенное, эмбриотоксическое, гонадотоксическое и ряд других отрицательных эффектов воздействия [Некоторые ...,1993; Тарханова, Тарханов, 2002; Плетеновой, 2008]. Под влиянием этих экотоксикантов происходят различные изменения в обменных процессах, т. е происходит их включение в биохимические процессы организма, которые обеспечивают функционирование определенных органов и систем. Эти процессы обусловлены самой природой токсикантов и происходят благодаря родству токсикантов к метаболитам организма [Флеров, 1989].

Дестабилизирующее и разрушающее действие ионных и свободных форм металлов проявляется на различных структурных уровнях, начиная с молекулярного. На молекулярном уровне токсичность металлов проявляется при их взаимодействии с клеточными мишенями: ионы металла воздействуют на молекулярные структуры, которые участвуют в специфических биохимических превращениях, и мембраны субклеточных структур. Основная мишень воздействия ТМ – ферменты, взаимодействие с которыми сопровождается их ингибированием. Металлы токсического типа повреждают структурно-функциональную организацию ряда органелл животных и растительных клеток. Например, они могут ингибировать ферменты, связанные с эндоплазматическим ретикуломом, дыхательные ферменты в митохондриях, накапливаться в

лизосомах и проникать в ядро клетки [Плетеневой, 2008; Токсикологическая ..., 2008].

Помимо ингибирования ферментов, аномальными эффектами на молекулярном уровне являются необратимые конформационные изменения макромолекул (белков, нуклеиновых кислот). Микроколичества экотоксических металлов в клетке изменяют структуру нуклеиновых кислот, и тем самым нарушают процессы передачи генетической информации (репликацию, транскрипцию, трансляцию), блокируют синтез белка и приводят к генетическим аномалиям. В частности, присутствие внутри клетки комплекса металла влияет на процесс репликации ДНК, приводит к разрывам цепей ДНК и проявляется в возникновении хромосомных aberrаций и других нарушений структуры хромосом [Благой, 1998; Тарханова, Тарханов, 2002; Лапа, 2006].

Как следует из вышеуказанного, токсические металлы вызывают изменения на молекулярно-клеточном уровне, которые выражаются в дефиците жизненно важных метаболитов, нарушении структуры и проницаемости клеточных мембран. В итоге нарушение нормальной жизнедеятельности клеток обуславливает дисфункцию органов, а в ряде случаев появление новообразований у организмов [Петрова, Михайлова, 1986].

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Методики исследований личинок хирономид

Объектом исследования послужили 2476 личинок хирономид, в том числе 742 личинки вида *G. glaucus* IV стадии развития из природных популяций 6 водоемов городской черты г. Калининграда (озеро Школьное, система прудов Карасевка, пруд Ботанического сада, пруд Нижний, озеро Пеньковое, пруд Чистый) и озера Чайка, расположенного на Куршской косе (территория национального парка). Годы, места сборов и количество исследованных особей хирономид из исследованных малых водоемов Калининградской области представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Места сбора личинок и количество исследованных особей хирономид

Название водоема	Год сбора	Количество особей
Озеро Школьное	2012	50
	2013	50
	2014	59
	2015	41
Система прудов Карасевка	2012	26
	2013	24
	2014	32
	2015	30
Пруд Ботанического сада	2014	28
	2015	17
Пруд Нижний	2012	41
	2013	37
	2014	22
Озеро Пеньковое	2012	3
	2013	26
	2014	31
Пруд Чистый	2012	27
	2013	38
	2014	48
Озеро Чайка	2013	51
	2014	61
Всего		742

Личинок собирали с корней и погруженных в воду листьев *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sparganium emersum* Rehmman, *Typha angustifolia* L., *Typha latifolia* L. Личинок вида *G. glaucus* идентифицировали по морфологическим признакам и фиксировали на месте в растворе 96%-го этилового спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1) [Черновский, 1949; Калугина, 1975; Панкратова, 1983; Vallenduuk, 1999; Нарчук, 2003; Петрова и др., 2004; Голыгина и др., 2013; Винокурова и др., 2016; Kownacki et al., 2016, 2017; Vinokurova et al., 2018].

Временные цитологические препараты политенных хромосом слюнных желез личинок готовили по стандартной ацето-орсеиновой методике. В капле 40%-й молочной кислоты из 2-3 грудных сегментов фиксированной личинки выделяли слюнные железы и окрашивали орсеином на предметном стекле в течение 30 минут. Затем железы переносили в каплю 50%-й молочной кислоты, где отделяли от секрета и разрушали для дальнейшего извлечения хромосом и отделения их от цитоплазмы [Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018]. Для получения отчетливого рисунка хромосомных дисков в процессе анализа освобожденные хромосомы накрывали покровным стеклом, а излишки молочной кислоты удаляли фильтровальной бумагой с легким надавливанием. Для предотвращения быстрого высыхания препарата край покровного стекла фиксировали прозрачным лаком. Затем готовые временные препараты хранили в холодильнике не дольше 3 дней [Кариотипы ..., 1991; Кикнадзе и др., 2000; Петрова и др., 2000; Голыгина и др., 2013; Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018].

Пол и возраст личинок определялся по форме гонад, выделенных из 5-6 брюшных сегментов. У самок гонады продолговатой формы с заостренными концами мелкозернистой консистенции. У самцов гонады лимонообразной формы такой же консистенции, приблизительно в три раза меньше, чем у самок (приложение В) [Объекты ..., 1975; Голыгина и др., 2013].

Для оценки экологической значимости *G. glaucus* в исследуемых таксоценозах хирономид Калининградской области использовали индекс

доминирования Паля-Ковнацки (D_i), который позволяет выделить доминантные, субдоминантные и второстепенные виды, входящие в состав биоценоза (формула 1, формула 2) [Pinder, 1986; Шитиков и др., 2003; Sonoda et al., 2009]:

$$D_i = 100 \cdot p_i \cdot \frac{N_i}{N_s} \quad (1)$$

где p_i – встречаемость;

N_i – число особей i -го вида;

N_s – общее число особей в биоценозе.

Встречаемость p_i – процентное содержание проб, в которых был найден вид i :

$$p_i = \frac{m_i}{M_i} \cdot 100\% \quad (2)$$

где m_i – число проб, в которых был найден вид i ;

M_i – общее число проб [Sonoda et al., 2009].

Для характеристики степени доминирования вида выделяли доминанты в пределах $10 < D_i < 100$, субдоминанты – $1 < D_i < 10$, субдоминанты 1-го порядка – $0.1 < D_i < 1$ и второстепенные члены – $0.01 < D_i < 0.1$ [Sonoda et al., 2009].

Картирование хромосом *G. glaucus* выполнено по системе Беляниной, Дурновой (1998) [Belyanina, Durnova, 1998]. 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.) [Калинина, Винокурова, 2017, 2017(1)].

Уровень инверсионного хромосомного полиморфизма популяции рассчитывался по числу обнаруженных гетерозиготных и гомозиготных инверсий, приходящихся на одну особь. Для оценки цитогенетической структуры исследованных популяций личинок использованы следующие показатели:

1. среднее число гетерозиготных инверсий (ГИ) на особь;
2. количество стандартных и инверсионных последовательностей в популяции;
3. количество геномных комбинаций последовательностей дисков;
4. показатель отношения числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК) [Петрова и др., 2003, 2004, 2005; Petrova et al., 2007; Винокурова и др., 2008, 2016; Kiknadze et al., 2008; Шартон и др., 2010; Петрова, Жиров, 2011; Голыгина и др., 2013; Беянина, 2014; Дурнова и др., 2014; Калинина, Винокурова, 2017].

Уровень генетического разнообразия оценивался посредством подсчета наблюдаемой (H_N) и ожидаемой (H_O) гетерозиготности по каждому хромосомному плечу (формула 3, формула 4, формула 5):

$$H_N = \frac{S}{n} \quad (3)$$

где S – количество гетерозиготных особей по конкретному плечу;

n – количество особей в выборке.

$$H_O = 2pq \quad (4)$$

(для плеча, представленного двумя последовательностями)

$$H_O = 2(pq + qz + zq + \dots) \quad (5)$$

(для плеча, представленного тремя и более последовательностями);

где p, q, z – частоты последовательностей по конкретному плечу равные отношению абсолютного числа особей, несущих эти последовательности к числу особей в выборке.

Для оценки соответствия фактического распределения частот гетерозиготных особей в пределах каждой популяции с теоретически ожидаемыми пользовались

метод χ^2 ($\leq 0,9$) [Stepanov, Puzyrev, 2000; Шорохова и др., 2005; Oliveira et al., 2005; Wigginton et al., 2005; Edwards, 2008; Andrews, 2010] (формула 6):

$$\chi^2 = \frac{(H_H - H_O)^2}{H_O} \quad (6)$$

Для оценки степени изменчивости структуры политемных хромосом вида *G. glaucus* в таксоценозах хирономид Калининградской области в работе предложен новый показатель – индекс вариабельности инверсионного полиморфизма кариотипа, выраженный в отношении суммарных показателей частот инверсий к частотам стандартных последовательностей.

Значение показателей индекса вариабельности инверсионного полиморфизма кариотипа ранжируется следующим образом:

От 1% до 25 % – низкий уровень изменчивости генетической структуры популяции;

От 25% до 50% – средний уровень изменчивости генетической структуры популяции;

От 50% до 75% – повышенный уровень изменчивости генетической структуры популяции;

От 75% до 100% – высокий уровень изменчивости генетической структуры популяции.

Корреляционный анализ осуществлялся с помощью метода ранговой корреляции Спирмена.

Фотографии кариотипа *G. glaucus* получены с помощью микроскопа Axio Scope.A1 и фотокамеры AxioCamMRc5 (10x20) (CarlZeiss, Германия) с использованием программы ZEN 2011 (blue edition).

2.2. Методики определения содержания металлов в донных отложениях

Содержание металлов в исследуемых пробах донных отложений определялось методом атомно-абсорбционного анализа согласно методике количественного химического анализа Федерального научно-методического центра лабораторных исследований и сертификации минерального сырья ВИМС № 450-С (атомно-абсорбционное определение микроколичеств бериллия, талия, свинца, висмута, кадмия, меди, марганца, кобальта, никеля, хрома в природных объектах с электротермической атомизацией пробы), а также инструкции ВИМС по химико-спектральным методам анализа № 155-ХС.

Содержание кадмия и свинца в пробах грунтов определялись на атомно-абсорбционном спектрометре с электротермической атомизацией Квант-Z.ЭТА, остальные элементы на пламенном атомно-абсорбционном спектрометре Varian AA240FS.

Навеска пробы (0,25 г) в платиновом тигле помещалась в муфельную печь и нагревалась до температуры 500°C. Далее к зольному остатку добавляли 5 мл плавиковой кислоты и 1 мл хлорной кислоты и досуха упаривали на песчаной бане. К сухому остатку приливали 5 мл соляной кислоты и нагревали до полного растворения солей. Полученный раствор переносили в мерную колбу на 50 см³, доводили до метки водой и перемешивали. Далее определялось содержание элементов в полученных растворах на атомно-абсорбционных спектрометрах путем измерения величины их атомной абсорбции (оптической плотности атомного пара) с использованием градуировок для растворов с известными концентрациями определяемых элементов. Для контроля правильности хода анализа закладывались параллельные образцы исследуемых проб и стандартный образец почвы с известным содержанием определяемых элементов.

В связи с отсутствием федеральных нормативных документов, устанавливающих значения предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно допустимых концентраций (ОДК) тяжелых металлов для

донных отложений, для сравнительного анализа использованы значения ПДК и ОДК для почв [ГН..., 2006, 2009].

2.3. Общая характеристика исследованных водоемов

Озеро Школьное (54°44'52.7"N 20°28'08.7"E) расположено в конце улицы Красной, недалеко от школы № 20. Площадь пруда составляет 0,035 км² (рисунок 12). Максимальная длина – 0,252 км, максимальная ширина – 0,154 км. Водоем – эвтрофный, искусственного происхождения создавался для обеспечения Кенигсберга питьевой водой [Водоемы ..., 2002]. В северной части в водоем впадает канал из оз. Дивного, в южной части вытекает канал Питьевой. Среди грунтов преобладают песчано-галечные грунты и темный ил с растительными остатками [Червоткина, 2012; Винокурова, Червоткина, 2011; Гапаненко, Винокурова, 2015; Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018]. Прибрежно-водная растительность озера представлена *Typha angustifolia* и *Typha latifolia*, *Phragmites australis* и *Sparganium emersum*.

Следует отметить, что озеро постоянно подвергается антропогенным бытовым загрязнениям из стоков близлежащих домов, дачных участков, школы и производственных предприятий. Такие контаминации способствуют увеличению количества органического ила в озере и повышению уровня дна, приводящие к зарастанию озера.

Система прудов Карасевка (54°41'49.4"N 20°28'45.8"E) располагается между ул. Портовая, Нансена и Суворова (рисунок 12). Система прудов включает 4 водоема, разделенных насыпями. Площадь – 0,22 км². Общая длина системы прудов – 1,3 км, максимальная ширина составляет 0,17 км. Данная система создана искусственно в конце XX века для водоотвода р.Преголя и имеет с ней связь посредством шлюзов. Для донных осадков характерно преобладание песчано-галечного сильно заиленного грунта и черного ила с растительными остатками [Червоткина, 2011; Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018, Винокурова и др., 2024]. Вдоль берега системы произрастают типичные

представители прибрежно-водной растительности г. Калининграда: *Phragmites australis*, *Carex riparia*, *Typha angustifolia* и *Typha latifolia*.

На берегах системы прудов располагаются: жилые дома и садово-огородные участки (южный берег), территории порта и грузовая железная дорога (северный берег), топоческие очистные сооружения (восточный берег). Таким образом, территориально загруженные берега водоема становятся объектом значительного антропогенного воздействия.

Пруд Ботанического сада (54°44'15.6"N 20°31'11.8"E). Пруд располагается на территории Ботанического сада Балтийского федерального университета имени Иммануила Канта, который находится между улицами Лесной, Молодежной, Парковой аллеей и железнодорожной линией Калининград-Зеленоградск (рисунок 12). Площадь 0,05 км². В водоеме преобладают песчаные грунты и большое количество растительных остатков [Винокурова и др., 2016; Vinokurova et al., 2018]. Прибрежно-водная растительность пруда представлена *Typha angustifolia* и *Typha latifolia*, *Phragmites australis* и *Schoenoplectus lacustris*.

Пруд Нижний (54°42'50"N 20°30'56"E) – искусственный водоем, берега которого являются зеленой рекреационной зоной. Пруд расположен на территории Ленинградского района г. Калининграда и имеет сильно вытянутую продолговатую форму (рисунок 12). Длина составляет 1,2 км, ширина 55-90 м, площадь 9-10 га. Водоем образован путем строительства запруды для накопления запасов воды. В Нижний пруд по каскаду поступает вода из Верхнего пруда. Ил водоема черный и густой с неприятным запахом. Дно в основном каменистое, но в некоторых местах присутствует песок. Растительность прибрежной зоны пруда – *Phragmites australis*, *Typha angustifolia* и *Typha latifolia*.

На южном, западном и северном берегах в непосредственной близости водоема находятся автомобильные дороги. На восточном берегу располагаются жилые дома, офисные здания, Калининградский областной историко-художественный музей, телецентр и дом творчества.

В настоящее время наблюдается интенсивное зарастание водоема и процессы эвтрофикации, являющиеся результатом поступления в водоем органических и

неорганических загрязнителей с водой поверхностных стоков и Верхнего пруда [Губин, 1997; Государственный ..., 2019].

Озеро Пеньковое (54°39'42.6"N 20°29'02.1"E) находится на северо-восточном углу улицы Коммунистической и Окружной дороги г.Калининграда (рисунок 12). Площадь составляет 0,12 км². Максимальная длина – 0,572 км, максимальная ширина – 329 м. Водоем непроточный естественного происхождения. В составе грунтов водоема превалирует черный ил с органическими остатками, галечный и песчаный грунты [Червоткина, 2011]. Берег пологий и низкий, с густыми зарослями *Alnus glutinosa*, *Salix alba*, *Typha latifolia* и *Phragmites australis*.

Основное питание водоем получает за счет атмосферных осадков, приводящих к смыву «биогенных элементов», в первую очередь соединений азота и фосфора, с близлежащих дачных участков, мелиоративных каналов и автомобильных дорог [Винокурова, Червоткина, 2011; Государственный ..., 2019].

Пруд Чистый (54°42'59.4"N 20°37'19.0"E) расположен между двумя поселками: п. Большое Исаково (западный берег) и п. Заозерье (восточный берег) Калининградской области (рисунок 12). Площадь – 0,62 км², длина – 3,38 км, ширина – 0,66 км. Водоем искусственно создан в результате возведения запруды р. Гурьевки и имеет вытянутую форму с севера на юг. Таким образом, основное водное насыщение водоема происходит за счет вод реки и атмосферных осадков. Преобладает песчаный грунт с наилком и черный ил с растительными остатками. По берегам водоема располагаются луга, заросли кустарника (*Alnus glutinosa*, *Salix* и редкая лесная растительность; к северу от водоема – широколиственный лес.

В настоящее время, водоем подвергается значительному антропогенному воздействию, наибольший вклад в которое вносят хозяйственно-бытовые и поверхностные сточные воды, втекающие в него из автомобильной дороги, частных домов с прилегающими садово-огородными участками и отеля «Балтика»

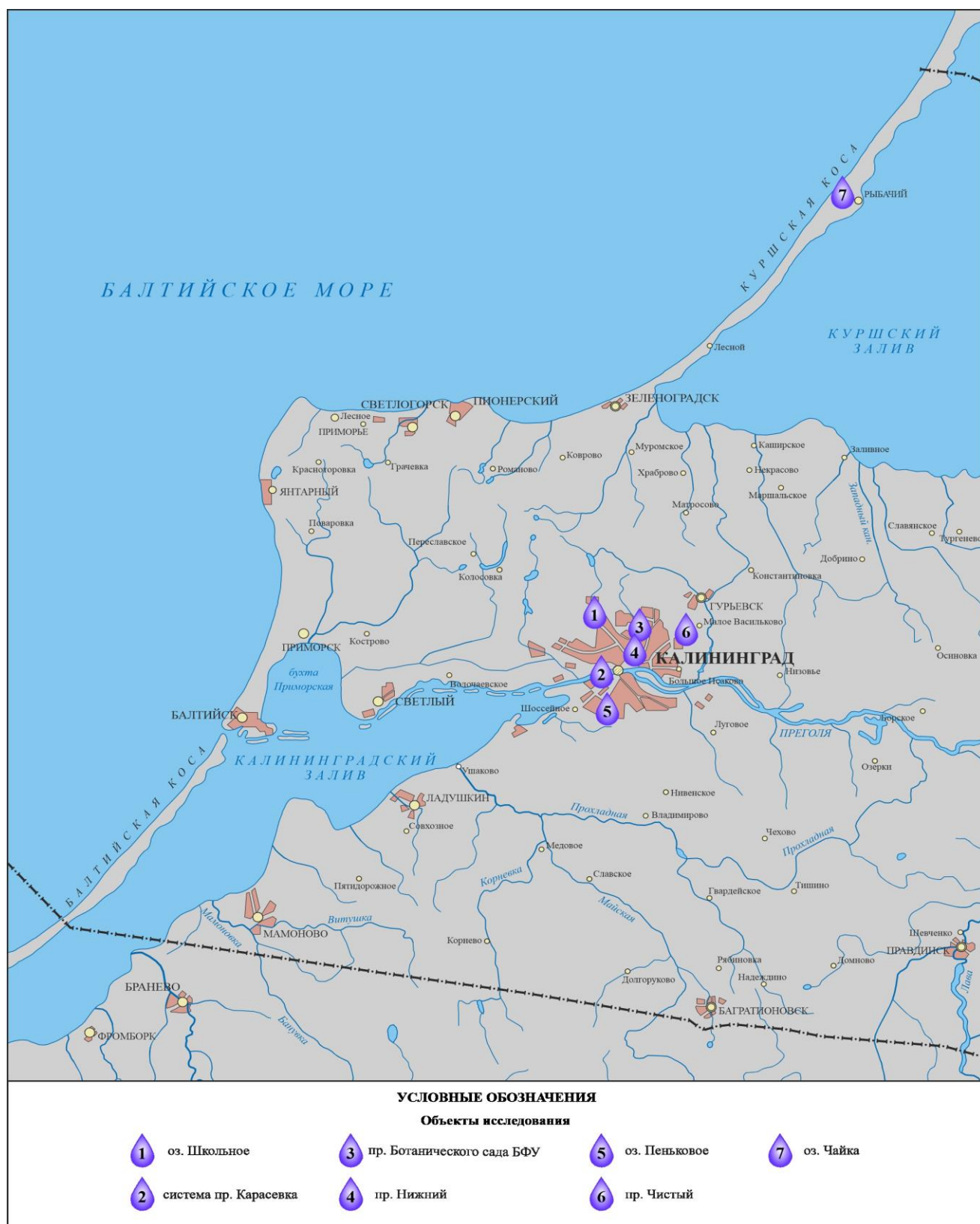


Рисунок 12 – Карта-схема расположения объектов исследования
(картографическая основа – Географический атлас
Калининградской области, 2002)

Озеро Чайка ($54^{\circ}44'21.0''N$ $20^{\circ}06'02.5''E$) является самым крупным пресноводным водоемом на территории национального парка «Куршская коса» и располагается в п. Рыбачий Зеленоградского района Калининградской области (рисунок 13).

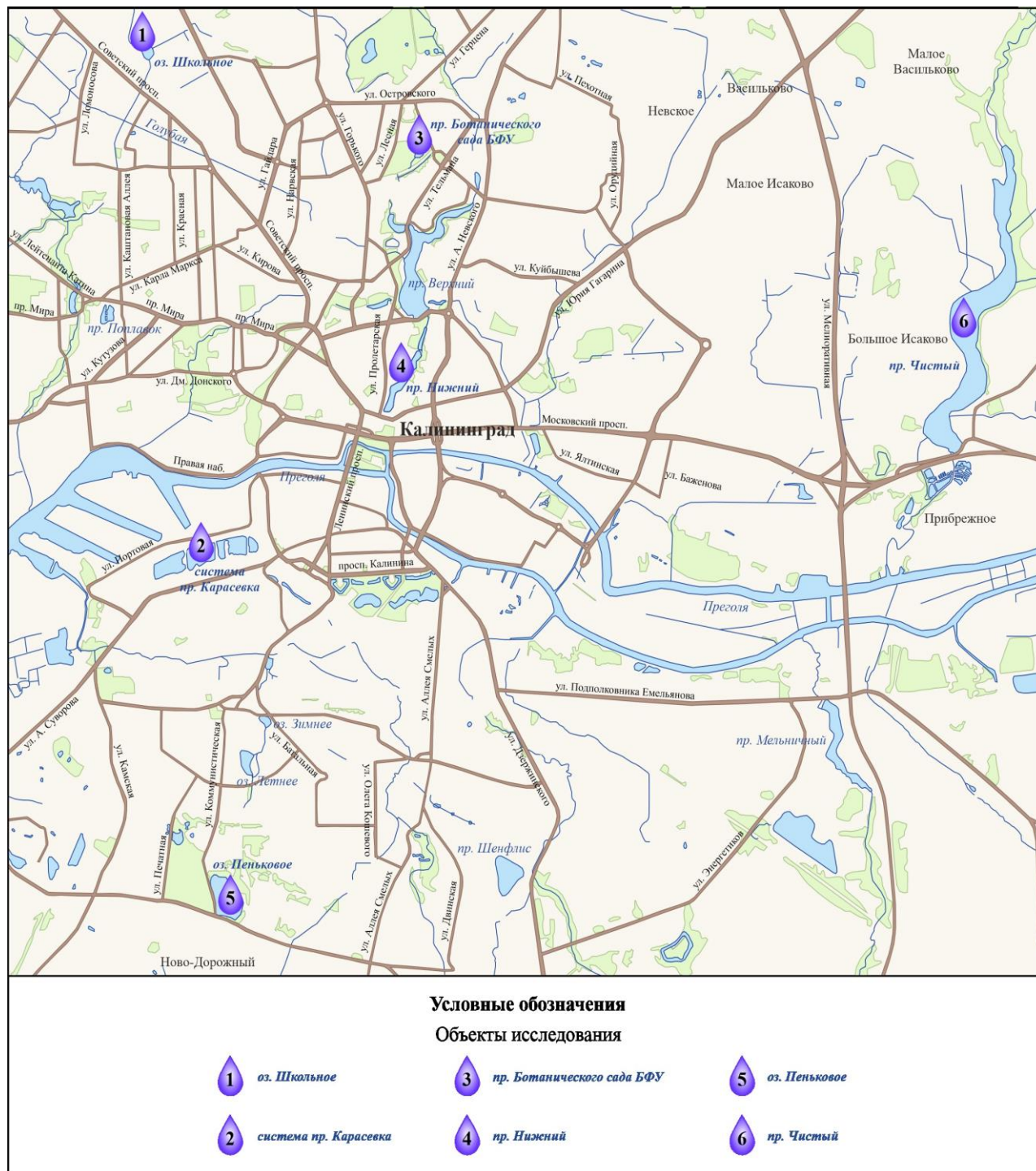


Рисунок 13 – Карта-схема расположения исследованных малых водоемов на территории г. Калининграда (картографическая основа – Географический атлас Калининградской области, 2002)

Площадь озера составляет 0,22 км², длина – около 1,4 км², максимальная ширина – около 0,4 км, средняя и максимальная глубина – 0,4 м и 1,5 м соответственно [Цыбалева, Кузьмин, 2007; Винокурова, Гапаненок, 2015]. В песчаном грунте прибрежной зоны произрастают растения: *Typha angustifolia*, *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris*. Известно, что данное озеро подвергается значительной антропогенной нагрузке, что приводит к постепенному обмелению водоема. Этому процессу способствует накопление органических веществ, тяжелых металлов и поверхностно-активных веществ, попадающих в водоем с прибрежной зоны [Калинина, Столь, 2015; Винокурова и др., 2016; Калинина, Винокурова, 2017, 2017 (1); Vinokurova et al., 2018].

Проведенная характеристика водоемов создает основу для последующего анализа закономерностей распределения хирономид в условиях различной антропогенной нагрузки и разработки биоиндикационных подходов к оценке состояния водных экосистем Калининградской области.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Ареал *Glyptotendipes glaucus* в странах Евразии и в Великобритании

Известно, что хирономиды в стадии имаго могут преодолевать большие расстояния и осваивать новые территории, благодаря особенностям внешней морфологии и поведенческим реакциям. В связи с этим, по данным литературных источников разработана карта распространения вида *G. glaucus* в странах Евразии и в Великобритании, которая включает в себя детально рассмотренные субъекты северо-западного федерального округа РФ, Саратовскую, Брянскую и Тверскую области, а также государства Европы (таблица 1, приложение Б) [Opaliński, 1971; Learner, Potter, 1974; Michailova, 1987, 1995, 1996; Michailova, Contreras-Lichtenberg, 1995; Michailova et al., 2001; Ilkova, 2004; Smiljkov, Slavevska-Stamenkovic, 2006; Михайлина, 2000; Скальская, Жгарева, 2007; Дурнова, 2008, 2010, 2011; 2012; Домбровский, 2009; Петрова, Жиров, 2011; Винокурова, Шмаров, 2013; Демина, 2013; Зеленцов, 2013; Комулайн и др., 2013; Стрельникова, 2013; Беянина, 2014; Демин, Полуконова, 2014; Дурнова и др., 2014; Морозова и др., 2014; Слуковский, 2014; Бажора, 2015; Барабашова, 2015; Безматерных, Щербина, 2015; Беяков и др., 2015; Винокурова, Гапаненок, 2015; Ивичева, Филоненко, 2015; Беяков, 2016; Винокурова и др., 2016; Жиров, Мыльников, 2016; Vinokurova et al., 2018; Беяков и др., 2019; Шибаева, 2019; Ткачева и др., 2021; Калинина и др., 2025].

Ареал *G. glaucus* в северо-западном федеральном округе РФ представлен на карте Ленинградской, Калининградской, Псковской, Вологодской и Новгородской областями, в том числе Республикой Карелия (таблица 1, приложение Б).

Исследованный вид зафиксирован в 49 водных объектах Ленинградской области, из которых 40 озер расположены в Приморском и городском ландшафте, ландшафте Лемболовской возвышенности, Шуваловском карьере, Охтинском

водохранилище, на южном берегу Выборгского залива и реки Усть-Ижора (таблица 1, приложение Б).

В Калининградской области *G. glaucus* изучен в 4 озерах, 4 прудах, в 1 системе прудов, в 1 заливе и в 1 водохранилище, в Республике Карелия в 3 озерах и 5 реках, в Псковской области в 2 озерах и 1 реке, Новгородской области в 2 озерах, в Вологодской области в 5 озерах. Саратовская (25 водных объектов), Брянская (9 водных объектов) и Тверская (1 озеро) области включены в карту ареала *G. glaucus* в качестве дополнения и расширения данных о распространении вида на территории РФ (таблица 1, приложение Б).

Достоверной информации о *G. glaucus* в иностранных источниках литературы крайне мало, поэтому на карте отмечено только 6 стран Европы: Болгария, Венгрия, Польша, Украина, Англия, Северная Македония (таблица 1, приложение Б) [Opaliński, 1971; Learner, Potter, 1974; Michailova, 1987, 1995, 1996; Michailova, Contreras-Lichtenberg, 1995; Michailova et al., 2001; Ilkova, 2004; Smiljkov, Slavevska-Stamenkovic, 2006; Петрова, Жиров, 2011].

Анализ опубликованных данных по *G. glaucus* на сайте GBIF (Глобальный информационный фонд по биоразнообразию) показал, что вид отмечен в Бельгии, Нидерландах и Швеции [GBIF..., 2025].

В связи с тем, что изучение ареалов растений и животных в настоящее время приобретает особое значение в силу повышающейся антропогенной нагрузки на биосферу планеты разработанную карту распространения можно считать начальным этапом в построении глобальной миграционной карты для *G. glaucus*, на примере которой проследить постепенный адаптационный путь вида в различных условиях обитания.

3.2. Оценка экологической значимости *Glyptotendipes glaucus* в природных таксоценозах хирономид

3.2.1. *Glyptotendipes glaucus*, как доминантный вид исследуемых таксоценозов хирономид

В ходе проведенных исследований природных таксоценозов хирономид из 7 малых водоемов Калининградской области в период 2012-2015 гг. идентифицировано 23 вида хирономид, относящихся к двум подсемействам. Подсемейство *Chironominae* представлено трибой *Chironomini* (8 родов, 18 видов) и трибой *Tanitarsini* (1 вид – *Cladotanytarsus mancus* (Walker)). Подсемейство *Orthoclaadiinae* включало 4 вида (таблица 3). По количеству видов род *Chironomus* (без учета таксонов группы *Chironomus* sp.) и род *Glyptotendipes* представлены равным количеством видов (по 4 вида).

В связи с тем, что во всех таксоценозах хирономид постоянно с высокой частотой идентифицирован вид *G. glaucus*, в качестве показателя, отражающего экологическую значимость, использован индекс доминирования Паляя-Ковнацки, который определил вклад данного вида в общую численность таксоценоза (таблица 3, приложение Г) [Шитиков и др., 2003; Количественные ..., 2005].

Несмотря на различия биотопов и преобладание тех или иных видов хирономид, анализ данных индекса доминирования Паляя-Ковнацки показал, что *G. glaucus* является доминантным и эврихорным во всех таксоценозах хирономид в период 2012-2015 гг., за исключением таксоценоза оз. Пеньковое 2013 г., в котором *G. glaucus* имеет статус субдоминанта (таблица 3, приложение Г). Преобладание фитофильного *G. glaucus* объясняется толерантностью вида к различным грунтам и благоприятным аэробным условиям в зарослях макрофитов водоемов.

Максимальное значение индекса доминирования для *G. glaucus* показал в оз. Школьное (2012 г.) и составил 62% (таблица 3, рисунок 14, приложение Г).

Таблица 3 – Значения индекса доминирования Паляя-Ковнацки, идентифицированных видов хирономид малых водоемов Калининградской области

Название водоема	Год	Идентифицированные виды, %																						
		1. п/сем.Chironominae																			2. п/сем.Orthocladinae			
		<i>Camptochironomus tentans</i>	<i>Chironomus agilis</i>	<i>Ch. annularius</i>	<i>Ch. muratensis</i>	<i>Ch. plumosus</i>	<i>Chironomus sp.</i>	<i>Endochironomus albipennis</i>	<i>E.impar</i>	<i>E. tendens</i>	<i>Glyptotendipes glaucus</i>	<i>G. gripekoventi</i>	<i>G. mancurianus</i>	<i>G. paripes</i>	<i>Parachironomus kuzini</i>	<i>P. pararostatus</i>	<i>Pentapedilum sordens</i>	<i>Polypedilum nubeculosum</i>	<i>Polypedilum sp.</i>	<i>Cladotanytarsus mancus</i>	<i>Cricotopus dizonias</i>	<i>Cricotopus (L.) sylvestris</i>	<i>Cricotopus (C.) tremulus</i>	<i>Orthocladinae sp.</i>
Школьное озеро	2012	0,08	-	-	-	4	0,5	0,16	-	-	62	-	-	0,33	0,33	0,08	-	-	-	-	-	-	-	-
	2013	2,14	-	-	-	-	19,52	4,64	-	-	37,5	-	-	11,90	-	2,5	-	-	-	-	2,38	-	-	-
	2014	-	-	-	-	-	10,34	4,38	6,74	-	39,89	-	-	31,46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2015	-	-	-	-	-	12,24	3,98	7,96	-	29,29	-	-	18,88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Карасевка система прудов	2012	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38,24	-	-	25,2	-	-	-	-	-	0,31	-	3,23	0,62	-
	2013	-	-	-	-	-	4,23	-	-	-	24,61	-	6,71	39,83	-	-	-	-	-	3,39	-	2,54	-	-
	2014	-	-	5,08	-	-	-	-	-	-	30,64	-	-	18,78	-	-	-	-	-	-	-	3,81	3,85	-
	2015	-	-	-	-	-	5,86	-	-	-	37,03	-	-	26,43	-	-	4,07	-	-	3,33	-	3,70	-	-
пруд Ботанического сада	2014	-	-	-	-	-	-	-	0,59	11,6	27,7	-	-	0,88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2015	0,7	-	-	-	-	-	0,37	1,18	11,6	20,9	1,12	-	1,53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Нижний пруд	2012	-	-	-	-	-	0,64	-	-	10,68	56,08	3,74	-	1,28	-	-	-	-	2,56	-	-	-	-	-
	2013	-	-	-	-	-	-	-	-	7,14	43,68	1,09	1,20	5,49	-	-	-	-	2,47	-	-	1,37	-	-
	2014	-	-	-	0,48	-	-	-	-	11,53	36,0	-	-	3,84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Пеньковское озеро	2012	23,31	0,23	-	-	0,08	-	-	-	1,61	11,27	2,79	3,49	0,31	-	-	0,93	-	-	-	-	-	-	0,08
	2013	0,17	-	-	-	4,65	-	1,74	-	11,63	7,68	1,82	6,02	3,11	-	-	1,33	-	-	-	-	-	-	-
	2014	4,86	0,36	-	-	0,12	-	-	-	1,70	21,89	1,94	-	1,94	-	-	0,61	-	-	-	-	-	-	0,24
Чистый пруд	2012	0,43	-	-	-	-	-	0,07	-	0,07	12,91	-	0,58	0,29	2,88	-	-	-	-	0,29	-	0,72	42,81	-
	2013	-	-	-	-	1,74	-	0,17	-	1,74	40,18	-	0,34	4,74	-	-	-	0,34	-	-	-	-	17,36	-
	2014	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37,12	-	-	4,95	-	-	-	0,50	-	0,50	-	0,74	28,96	-
озеро Чайка	2013	2,12	-	-	-	-	-	-	1,18	43,66	0,59	-	29,67	-	-	-	0,98	-	-	-	4,01	-	-	-
	2014	-	-	-	-	-	-	0,94	-	1,18	44,12	-	-	24,94	-	-	-	3,53	-	10,82	-	-	-	-

Индекс Паля-Ковнацки *G. glaucus* пр. Нижний и оз. Чайка в 2013 г. показал близкие значения (43,68% и 43,66% соответственно). Важно отметить, что в указанный период между данными водоемами существовало сходство и по видовому составу хирономид. Общими видами являются *E. tendens*, *G. gripekoveni* и *G. paripes* (таблица 3, рисунок 14, приложение Г).

В 2014 г. показатели индекса доминирования *G. glaucus* в водоемах городской черты Калининграда зафиксированы в диапазоне значений от 21,89% (оз. Пеньковое) до 39,89% (оз. Школьное). В оз. Чайка данный показатель значительно выше и составляет 44,12% (таблица 3, рисунок 14, приложение Г).

Исследования и расчетные данные для других 3-х таксоценозов хирономид 2015 г. показали следующие значения индекса: система пр. Карасевка – 37,03%, оз. Школьное – 29,29%, пр. Ботанического сада – 20,9% (таблица 3, рисунок 14, приложение Г).

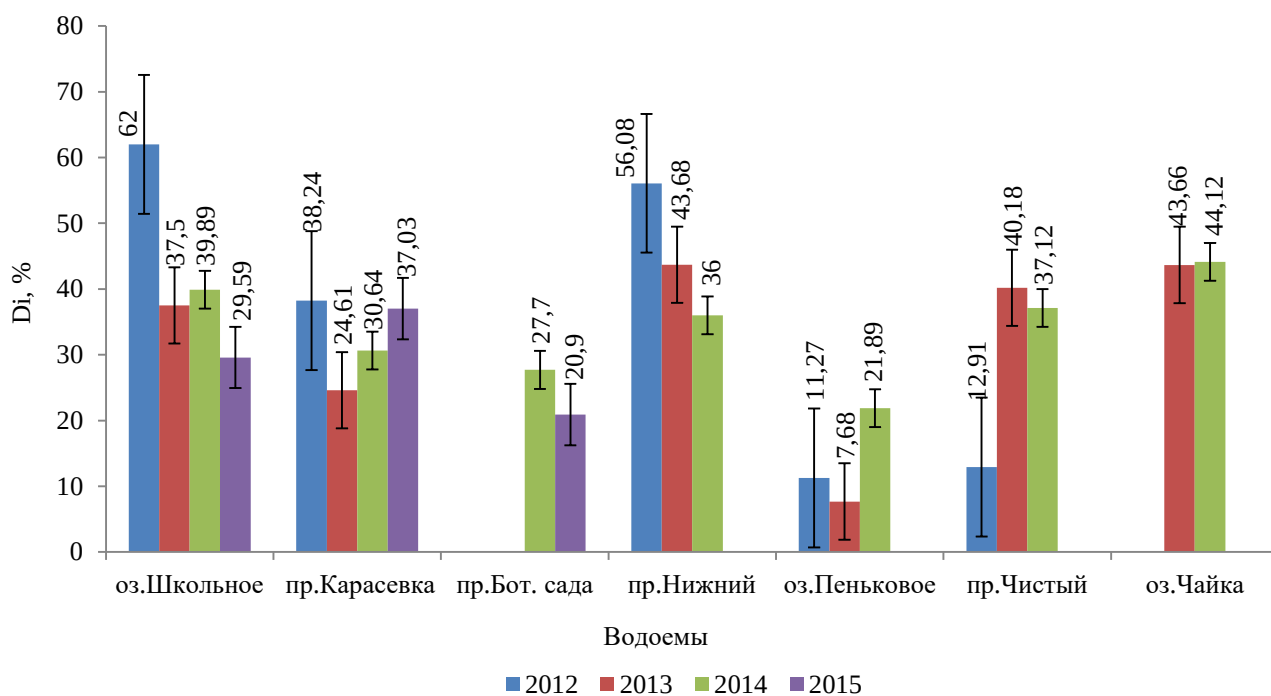


Рисунок 14 – Варьирование значений индекса доминирования Паля-Ковнацки *Glyptotendipes glaucus* в природных таксоценозах хирономид малых водоемов Калининградской области по годам (2012-2015 гг.)

Таким образом, использование индекса доминирования Папия-Ковнацки в оценке значимости популяций *G. glaucus* для формирования общей численности таксоценозов хирономид, указывает на образование в зависимости от изменений значений индекса, следующих трех комплексов водоемов, описанных далее.

Первый комплекс включает в себя водоемы – оз. Школьное, пр. Ботанического сада и пр. Нижний, в которых уровень доминирования *G. glaucus* снижается по годам исследования. Данные экосистемы располагаются в районах г. Калининграда с высокой антропогенной нагрузкой, отрицательно влияющей на таксоценозы хирономид. В состав второго комплекса входят оз. Пеньковое и пр. Чистый с увеличивающимся уровнем доминирования вида. Третий комплекс представлен двумя водоемами, системой пр. Карасевка и оз. Чайка, и характеризуется константным доминированием *G. glaucus* (рисунок 14, приложение Г). Данные по второму и третьему комплексу связаны со сравнительно высоким уровнем видового разнообразия таксоценозов хирономид и относительно благоприятным экологическим состоянием этих водных объектов.

3.2.2. Оценка влияния качественно-количественного содержания тяжелых металлов в донных отложениях водоемов Калининградской области на вариативность значений доминантного статуса *Glyptotendipes glaucus*

Известно, что в соответствии с ГОСТом тяжелые металлы по степени опасности подразделяются на три класса. Анализ донных отложений (ДО) семи исследованных водоемов Калининградской области обнаружил тяжелые металлы, принадлежащие ко всем классам опасности: Pb, Zn, Cd, Cr, Co, Ni, Cu, Fe и Mn (таблица 4) [Левшаков, 2011].

Металлы Pb, Zn и Cd относятся к I классу опасности веществ.

В ходе исследований для оз. Школьное (2014 г.) установлено максимальное валовое содержание Pb 25,3 мг/кг в ДО и не превышало ПДК (таблица 4).

Содержание Zn в грунтах превышало ПДК в 1,06-2,4 раза во всех водоемах за исключением оз. Чайка. Следует отметить, что в пр. Ботанического сада зафиксировано резкое уменьшение содержания Zn с 2014 г. по 2015 г. в 2,4 раза. В

то время как в системе пр. Карасевка и пр. Нижний валовое содержание Zn увеличилось и превышало ПДК в 1,06-1,6 раза соответственно (таблица 4). Причиной данного процесса может служить факт накопления Zn в больших количествах водорослями и водными макрофитами, которыми изобилуют данные водоемы [Шварева и др., 2006].

Таблица 4 – Содержание тяжелых металлов в донных отложениях водоемов Калининградской области

Название Водоема	Год	Элемент, мг/кг				
		I класс опасности			II класс опасности	
		Pb 32,0*	Zn 23,0*	Cd 2,0**	Cr 6,0*	Co 5,0*
Школьное озеро	2014	25,3 ± 2,7	55,2 ± 5,9	0,42 ± 0,04	20,3 ± 2,2	7,6 ± 0,8
	2015	10,5 ± 1,1	41,3 ± 4,4	0,15 ± 0,02	25,4 ± 2,7	15,3 ± 1,6
Карасевка система прудов	2014	3,1 ± 0,3	17,2 ± 1,8	0,11 ± 0,01	11,2 ± 1,2	7,4 ± 0,8
	2015	17,2 ± 1,8	24,4 ± 2,6	0,11 ± 0,01	8,3 ± 0,9	8,2 ± 0,9
пруд Ботанического сада	2014	10,1 ± 1,1	44,5 ± 4,7	0,33 ± 0,04	8,2 ± 0,9	12,4 ± 1,3
	2015	10,2 ± 1,1	18,7 ± 2	0,25 ± 0,03	10,4 ± 1,1	10,6 ± 1,1
Нижний пруд	2013	18,6 ± 2,0	20,3 ± 2,2	0,11 ± 0,01	11,3 ± 1,2	7,6 ± 0,8
	2014	13,2 ± 1,4	36,6 ± 3,9	0,11 ± 0,01	15,6 ± 1,7	8,5 ± 0,9
Пеньковское озеро	2013	20,1 ± 2,1	48,3 ± 5,1	0,11 ± 0,01	12,4 ± 1,3	7,2 ± 0,8
	2014	13,7 ± 1,5	60,1 ± 6,4	0,11 ± 0,01	18,6 ± 2,0	7,3 ± 0,8
Чистый пруд	2013	5,4 ± 0,6	38,4 ± 4,1	0,21 ± 0,02	10,7 ± 1,1	9,3 ± 1,0
	2014	8,3 ± 0,9	41,3 ± 4,4	0,43 ± 0,05	16,6 ± 1,8	8,3 ± 0,9
озеро Чайка	2013	9,2 ± 1,0	12,5 ± 1,3	0,11 ± 0,01	2,2 ± 0,2	3,3 ± 0,4
	2014	6,5 ± 0,7	10,3 ± 1,1	0,21 ± 0,02	1,4 ± 0,1	2,1 ± 0,2

Продолжение таблицы 4

Название Водоема	Год	Элемент, мг/кг			
		II класс опасности		III класс опасности	
		Ni 4,0*	Cu 3,0*	Fe 3800*	Mn 1500*
Школьное озеро	2014	10,7 ± 1,1	20,2 ± 2,1	12600 ± 1340,4	400 ± 42,6
	2015	14,1 ± 1,5	20,3 ± 2,2	16600 ± 1766	400 ± 42,6
Карасевка система прудов	2014	5,3 ± 0,6	7,3 ± 0,8	9300 ± 989,4	300 ± 31,9
	2015	3,4 ± 0,4	14,5 ± 1,5	6000 ± 638,3	200 ± 21,3
пруд Ботанического сада	2014	17,3 ± 1,8	14,6 ± 1,6	11800 ± 1255,3	300 ± 31,9
	2015	14,6 ± 1,6	9,6 ± 1,0	8700 ± 925,5	300 ± 31,9
Нижний пруд	2013	5,6 ± 0,6	9,3 ± 1,0	9500 ± 1010,6	200 ± 21,3
	2014	4,0 ± 0,4	16,1 ± 1,7	7000 ± 744,7	200 ± 21,3
Пеньковское озеро	2013	5,9 ± 0,6	10,5 ± 1,1	5200 ± 553,2	100 ± 10,6
	2014	9,1 ± 1,0	18,3 ± 1,9	6000 ± 638,3	200 ± 21,3
Чистый пруд	2013	6,3 ± 0,7	16,4 ± 1,7	10000 ± 1063,8	300 ± 31,9
	2014	4,0 ± 0,4	15,6 ± 1,7	6000 ± 638,3	300 ± 31,9
озеро Чайка	2013	3,2 ± 0,3	9,3 ± 1,0	2800 ± 297,9	100 ± 10,6
	2014	3,1 ± 0,3	9,3 ± 1,0	2200 ± 234	100 ± 10,6

Примечания:

* - Предельно допустимые концентрации (ПДК).

** - Ориентировочно допустимая концентрация (ОДК).

Текстом красного цвета выделены значения, превышающие ПДК.

Исследование валового содержания Cd в ДО водоемов Калининградской области показало, что в большинстве из них содержание Cd незначительно и не превышает 0,43 мг/кг, что значительно ниже ПДК (в 5-20 раз) (таблица 4).

Ко II классу опасности относятся Cr, Co, Ni и Cu.

Во всех водоемах, за исключением системы пр. Карасевка и оз. Чайка, прослеживается тенденция увеличения содержания Cr в ДО превышающего ПДК в 1,4-4,2 раза. Валовое содержание Co превышало ПДК во всех водоемах в 1,4-3,06 раза, кроме оз. Чайка. Наибольшее значение Co 3ПДК отмечено в 2015 г. для оз. Школьное (таблица 4).

Выявлены скачкообразные изменения содержания Ni в ДО водоемов, за исключением оз. Чайка, в котором значение Ni не превышало ПДК. Максимальное валовое содержание Ni отмечено для ДО пр. Ботанического сада и превышало ПДК в 4,3 раза в 2014 г. и в 3,7 раза в 2015 г. Содержание валовой формы Cu в ДО превышало ПДК от 2,4-6,8 раз, наибольшее количество зафиксировано в ДО оз. Школьное (таблица 4).

Превышение содержания валовых форм по Zn, Cr, Co, Ni и Cu в составе ДО в водоемах городской черты Калининграда объясняется тем, что их основным источником является разлагающееся органическое вещество. Известно, что большие количества данных металлов сорбируются из воды макрофитами в процессе вегетации, и затем депонируются в отмерших остатках [Пучков и др., 2013; Ван и др., 2020].

Среди соединений тяжелых металлов Fe и Mn являются одними из распространенных элементов в земной коре и относятся к веществам III класса опасности. Fe и Mn представляют собой важные питательные элементы для водных микро- и макрофитов, а также других представителей гидробионтов. Таким образом, значительное количество соединений Fe и Mn поступают в ДО в процессе разложения водных животных и растительных организмов [Агроэкология ..., 2000; Даценко, 2007; Янтурин, Аминева, 2013].

Исследование валового содержания Fe в ДО водоемов Калининградской области показало, что во всех водоемах, за исключением оз. Чайка, содержание Fe

превышает ПДК в 1,4-4,4 раза. Зафиксировано снижение количества Fe в ДО в пяти водоемах: системы пр. Карасевка, пр. Ботанического сада, пр. Нижний, пр. Чистый и оз. Чайка в течение периода исследования. При этом в ДО оз. Школьное и оз. Пеньковое содержание Fe увеличилось в 1,2-1,3 раза (таблица 4).

По содержанию Mn в ДО водоемов наблюдается общая закономерность константного распределения соединений Mn, не превышающая ПДК.

По результатам проведенных исследований можно сделать вывод об особой роли ДО в процессе накопления тяжелых металлов, которые представляют собой естественный слой межфазового перехода химических соединений на границе раздела «водная среда – донные отложения». Таким образом, тяжелые металлы встраиваются в систему аккумуляции, захватывающую водную среду, гидробионтов, донные осадки, микро- и макрофитов водоемов Калининградской области [Калинина, Столь, 2015; Винокурова и др., 2021].

В оз. Пеньковое наблюдалось превышение ПДК по Zn, Cr, Co, Ni, Cu и Fe в 2013-2014 гг., в то время как индекс доминирования Паля-Ковнацки для *G. glaucus* показывал наименьшие значения. В прудах (пр. Ботанического сада, система пр. Карасевка, пр. Чистый и пр. Нижний) и оз. Школьное обнаруживается превышение ПДК по тому же спектру тяжелых металлов, наряду с варьированием избыточного содержания Zn и Ni по годам. Изменение значений индекса доминирования Паля-Ковнацки для *G. glaucus* в данных водоемах соответствуют выявленной тенденции (таблица 4, рисунок 15).

Когерентный анализ данных индекса доминирования Паля-Ковнацки *G. glaucus* и концентраций тяжелых металлов, превышающих ПДК в семи водоемах, выявил отрицательную зависимость между логарифмами этих показателей для оз. Чайка. Следует отметить, что в оз. Чайка суммарное содержание металлов минимальное по сравнению с другими водоемами, превышение ПДК зафиксировано только по Cu и установлены минимальные значения по Zn, Cr, Co, Fe, Mn (таблица 4, рисунок 15).

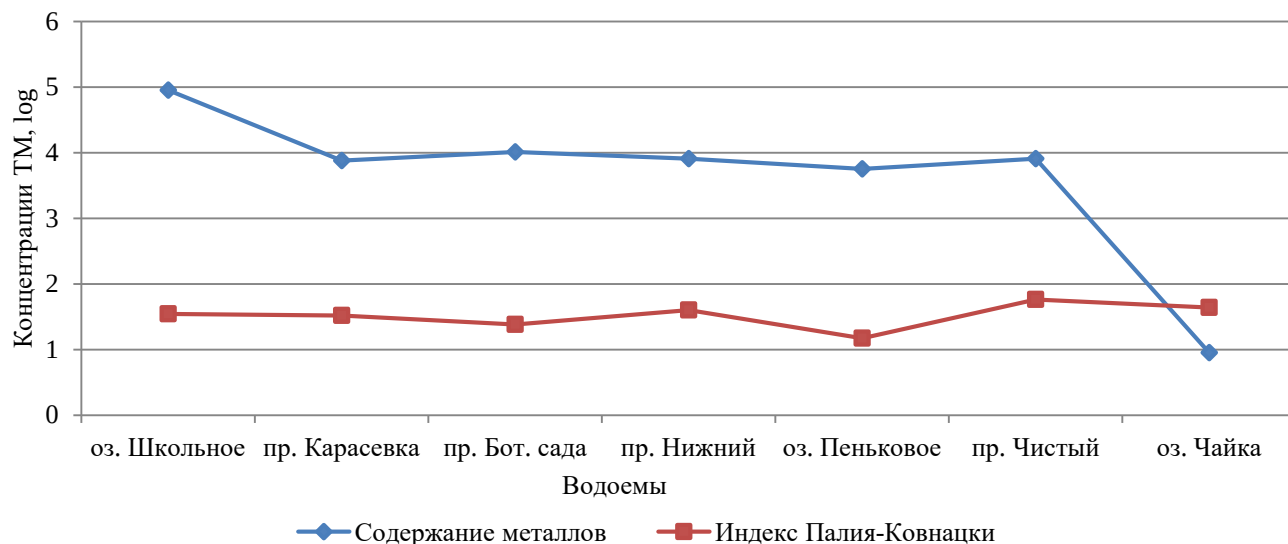


Рисунок 15 – Зависимость значений индекса доминирования Палия-Ковнацки *Glyptotendipes glaucus* от логарифма концентраций тяжелых металлов в донных отложениях водоемов Калининградской области

Совокупный анализ литературных данных и рассчитанных значений индекса доминирования Палия-Ковнацки позволяет утверждать, что *G. glaucus* является доминантным эврихорным видом с повышенной способностью к накоплению адаптивных инверсий в исследованных водоемах. Следовательно, величина данного индекса может служить индикатором негативного воздействия тяжелых металлов на гидробионты, в частности на *G. glaucus*. Вероятно, у других обнаруженных видов адаптивный потенциал ниже, что объясняет их уменьшающуюся долю в таксоценозах [Калинина, Винокурова, 2024].

3.3. Общая характеристика кариотипов *Glyptotendipes glaucus* природных популяций из водоемов Калининградской области

3.3.1. Особенности структурно-функциональной организации политемных хромосом *Glyptotendipes glaucus* из водоемов Калининградской области

3.3.1.1. Озеро Школьное

В результате исследования генома природной популяции *G. glaucus* оз. Школьное (таблица 2) выявлено 23 последовательности дисков и определены частоты их встречаемости (таблица 5).

Таблица 5 – Частота встречаемости последовательностей дисков политемных хромосом *Glyptotendipes glaucus* природных популяций озера Школьное

Месяц/год Последовательность	06/2012 n=50	11/2013 n=50	06/2014 n=59	07/2015 n=41	Средняя частота инверсий n=200
1	2	3	4	5	6
glaA1	0,880	0,640	0,746	0,756	0,756
glaA2	0,120	0,360	0,254	0,244	0,244
H _n	0,080	0,280	0,203	0,244	0,201
H _o	0,211	0,461	0,379	0,369	0,355
χ^2	0,081	0,071	0,082	0,042	
glaB1	0,600	0,480	0,560	0,390	0,508
glaB2	0,340	0,520	0,440	0,560	0,465
glaB3	0,040	-	-	0,050	0,022
glaB5	0,020	-	-	-	0,005
H _n	0,320	0,320	0,356	0,463	0,364
H _o	0,645	0,499	0,493	0,531	0,541
χ^2	0,163	0,064	0,038	0,009	
glaC1	0,980	0,940	0,949	0,927	0,949
glaC2	0,020	-	-	-	0,005
glaC4	-	0,060	0,051	0,073	0,046
H _n	0,020	0,060	0,051	0,073	0,051
H _o	0,039	0,113	0,097	0,135	0,096
χ^2	0,009	0,025	0,022	0,028	
glaD1	0,820	0,860	0,915	0,878	0,868
glaD2	0,160	0,140	0,051	0,073	0,106
glaD3	0,020	-	0,034	0,049	0,026
H _n	0,180	0,140	0,102	0,049	0,117
H _o	0,302	0,241	0,160	0,221	0,231
χ^2	0,049	0,042	0,021	0,134	

Окончание таблицы 5

1	2	3	4	5	6
glaE1	0,940	0,900	0,983	0,926	0,937
glaE6	0,060	0,060	0,017	0,050	0,047
glaE9	-	0,040	-	0,024	0,016
H _н	0,060	0,100	0,017	0,074	0,063
H _о	0,113	0,184	0,033	0,139	0,117
χ^2	0,025	0,038	0,008	0,031	
glaF1	0,940	0,940	0,966	0,951	0,949
glaF2	0,020	-	-	-	0,005
glaF3	-	-	0,017	-	0,004
glaF7	0,040	0,060	0,017	0,049	0,042
H _н	0,060	0,060	0,034	0,049	0,051
H _о	0,114	0,056	0,064	0,093	0,082
χ^2	0,026	0,0003	0,014	0,021	
glaG1	0,760	0,720	0,797	0,683	0,740
glaG4	0,240	0,200	0,186	0,293	0,230
glaG5	-	0,040	-	-	0,010
glaG8	-	0,040	0,017	0,024	0,020
H _н	0,020	0,220	0,169	0,195	0,151
H _о	0,365	0,440	0,328	0,447	0,395
χ^2	0,326	0,110	0,077	0,142	

Плечо А в кариотипах исследованной популяции представлено двумя последовательностями (glaA1 и glaA2) с преобладанием стандартной последовательности glaA1 во всех выборках (от 0,640 до 0,880) (таблица 5, рисунки 16, 17).

glaA1 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16

glaA2 1 10 9 8 7 6 5 4 3 2 11 12 13 14 15 16

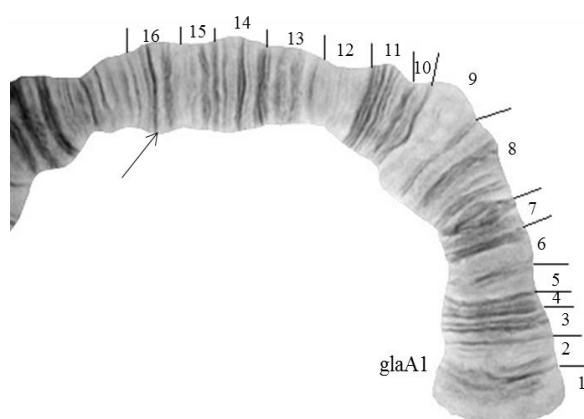


Рисунок 16 – Стандартная последовательность glaA1 (гомозиготное сочетание glaA1.1). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера (выполнен автором)

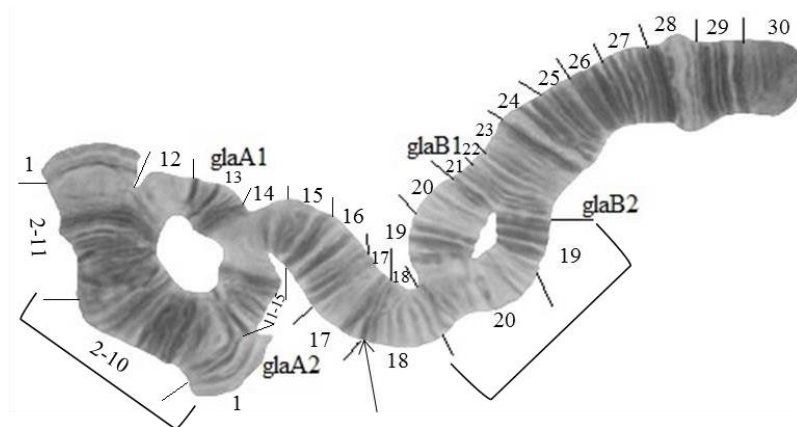


Рисунок 17 – Гетерозиготные последовательности glaA2 и glaB2 в сочетании со стандартными последовательностями (glaA1.2 и glaB1.2). Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо В представлено последовательностями: glaB1, glaB2, glaB3, glaB5 (рисунки 17, 18).

glaB1 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

glaB2 17 18 20 19 21 22 23 24 26 27 28 29 20

glaB3 17 18 20 19 21 28 27 26 25 24 23 22 29 30

glaB5 17 18 20 19n-e 22f-a21a-d19a-d 22g-k 23 24 25 26 27 28 29 30

В летних выборках 2012 г. и 2014 г. зафиксировано преобладание стандартной последовательности glaB1, в то время как в выборках зимней (2013 г.) и летней генерациях (2015 г.) превалировала инвертированная последовательность glaB2 с частотой 0,520 и 0,560 соответственно (таблица 5). Гетерозиготная последовательность glaB3 идентифицирована только в сочетании с инверсией glaB2, образуя комплекс glaB2.3. В летней выборке 2012 г. наблюдалась последовательность glaB5, которая отличается от последовательности glaB2 инверсией 20-19a-d, и ранее была зафиксирована в оз. Пеньковое (рисунок 18) [Шартон и др., 2010].

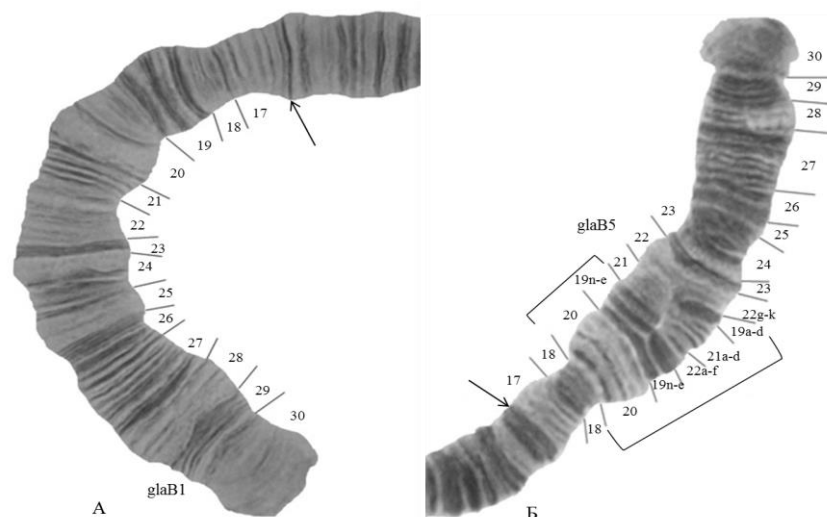


Рисунок 18 – А– стандартная последовательность *glaB1* (гомозиготное сочетание *glaB1.1*); Б – гетерозиготная последовательность *glaB5* в сочетании с гетерозиготной последовательностью *glaB2* (*glaB2.5*). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо С представлено тремя последовательностями:

glaC1 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 12 13 14 15 16

glaC2 1 2 3 4 5 6 7 8 9a-c 13e-a 12 11 10 9j-d 13fg 14 15

glaC4 1 2 4b-a 3 4c-e 5 6 7 8 9 10 12 13 14 15 16

Стандартная геномная комбинация последовательность *glaC1* преобладала в течение всего периода исследования популяции (рисунок 19). У двух особей зафиксирована последовательность *glaC2* (0,020) (таблица 5). Инверсионная последовательность *glaC4*, новая для *G. glaucus*, отмечена с низкой частотой в популяциях 2013-2014 гг. и представляет собой переворот небольшого участка хромосомы (рисунок 19).

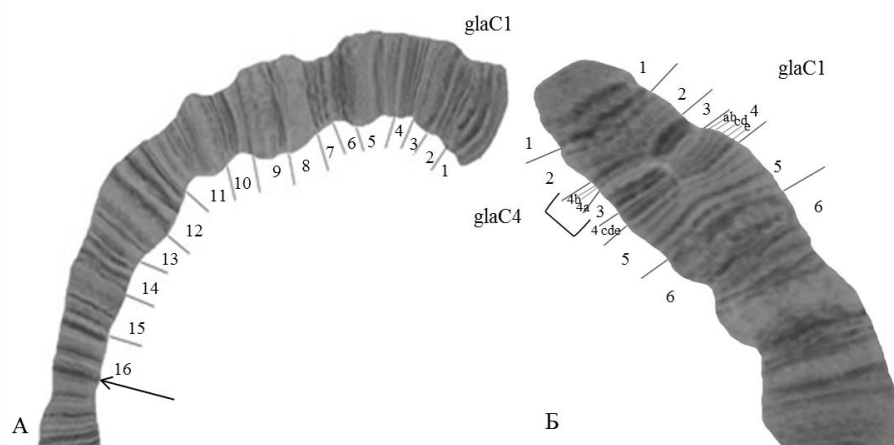


Рисунок 19 – А– стандартная последовательность glaC1 (glaC1.1); Б – гетерозиготная последовательность glaC4 в сочетании со стандартной последовательностью (glaC1.4). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо D исследованной популяции представлено тремя последовательностями (glaD1; glaD2; glaD3) с преобладающей во всех выборках стандартной последовательностью glaD1 (от 0,820 до 0,915) (таблица 5, рисунок 20). Последовательность glaD2 (от 0,051 до 0,160) зафиксирована в течение всего периода исследования водоема (рисунок 21).

glaD1 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

glaD2 17 18 19 20 21 22 23 29d-a 28 27 26 25 24 29e-g 30

glaD3 17-27 28 29ab 30dcba29g fedc 30e-i

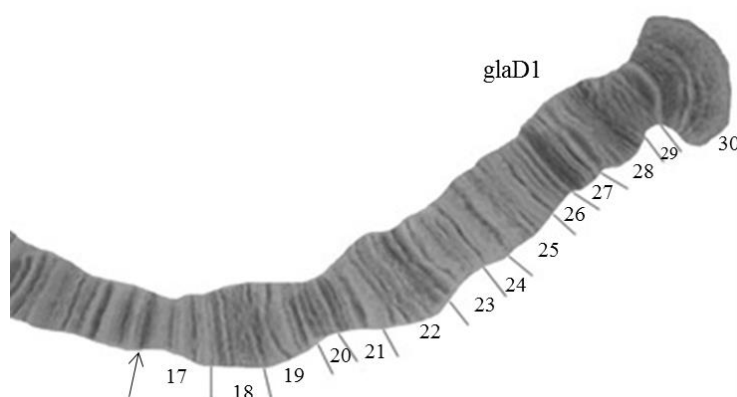


Рисунок 20 –Стандартная последовательность glaD1 (glaD1.1). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом (выполнен автором)

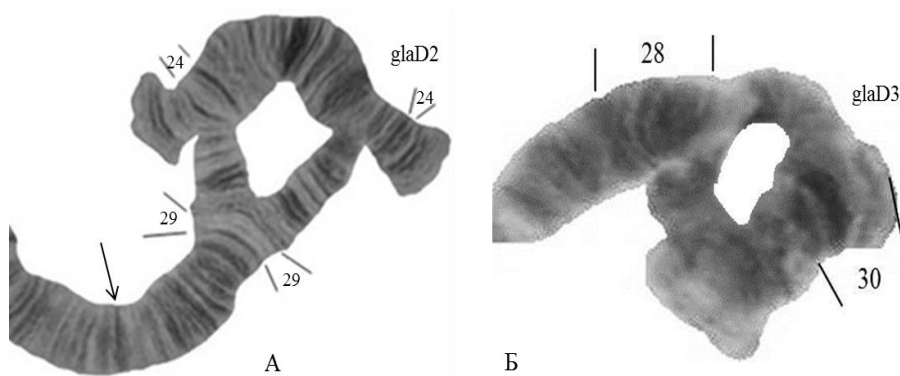


Рисунок 21 – А – гетерозиготная последовательность glaD2 в сочетании со стандартной последовательностью (glaD1.2); Б – гетерозиготная последовательность glaD3 в сочетании со стандартной последовательностью (glaD1.3). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера (выполнен автором)

Плечо Е представлено тремя последовательностями: glaE1, glaE6, glaE9 с преобладающей стандартной последовательностью glaE1 (средняя частота 0,937) (таблица 5, рисунок 22).

glaE1 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14

glaE9 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11abcd12a-f11ef 12 13 14

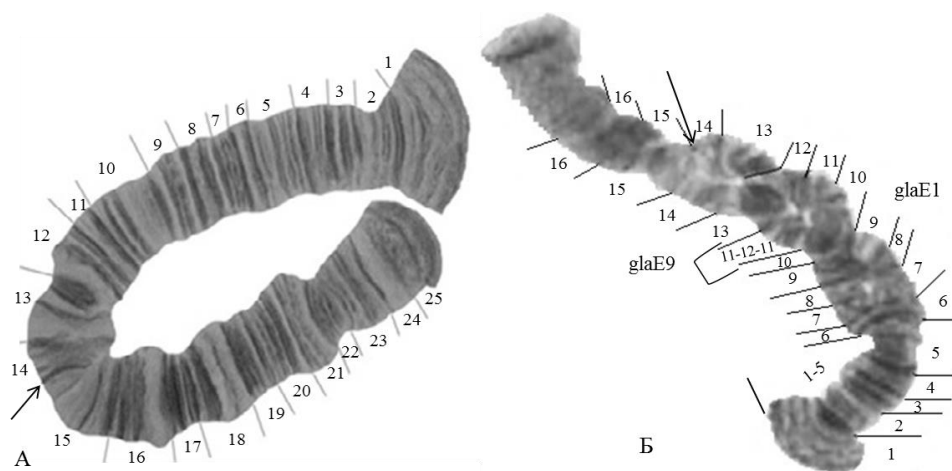


Рисунок 22 – А – стандартные последовательности glaE1 и glaF1 (гомозиготные сочетания glaE1.1 и glaF1.1); Б – гетерозиготная последовательности glaE9 в сочетании со стандартной последовательностью (glaE1.9). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Последовательность *glaE6* (0,047) представляет собой парацентрическую инверсию, затрагивающую оба плеча хромосомы III EF (таблица 5; рисунок 23). Новая последовательность *glaE9* наблюдалась с небольшой частотой (0,016) в гетерозиготном состоянии (*glaE1.9*) в выборках 2013 г. и 2015 г. (таблица 5, рисунок 22).

Плечо F представлено стандартной последовательностью *glaF1* (от 0,940 до 0,966) (таблица 5, рисунок 22). Последовательности *glaF2* и *glaF3* в гетерозиготных сочетаниях обнаружены в единичных случаях (с частотами 0,020 и 0,017 соответственно) (таблица 5, рисунок 23). Последовательность *glaF7* представляет собой перицентрическую инверсию, которая затрагивая плечо E хромосомы III и центромеру, образует «инверсионный» комплекс *glaE6+glaF7* (рисунок 23).

glaF1 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25

glaF2 15a-h 18 17 16 15n-i 19 20 21 22 23 24 25

glaF3 15a-h 23 22 21 20 19 18 17 16 15n-i 24 25

glaE6 + glaF7 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 15i-a K 14 13 12 11 15j-o 16 17

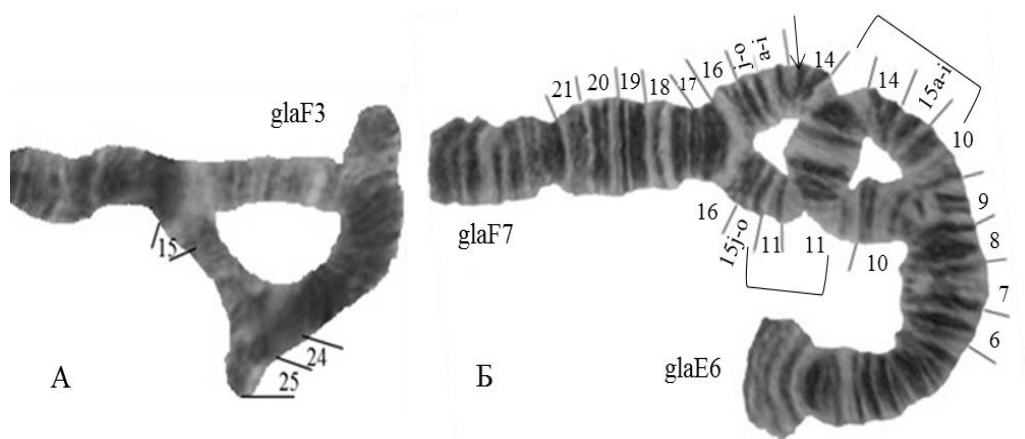


Рисунок 23 – А – гетерозиготная последовательность *glaF3* в сочетании со стандартной последовательностью (*glaF1.3*); Б – гетерозиготные последовательности *glaE6* и *glaF7* в сочетании со стандартными последовательностями (*glaE1.6* и *glaF1.7*). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо G представлено четырьмя последовательностями: стандартной glaG1 (от 0,683 до 0,797), инвертированными последовательностями glaG4 (от 0,186 до 0,293) (таблица 5, рисунок 24), glaG5 (0,040) и glaG8 в гетерозиготном состоянии glaG1.8 – делеция участка 7abcde, являющейся новой для *G. glaucus* (таблица 5, рисунок 25).

glaG1 1 2 3 4 5 6 7 8

glaG4 1 2 3 7 6 5 4 8

glaG5 делеция диска d (отдел 7)

glaG8 1 2 3 4 5 6 7jihgf 8

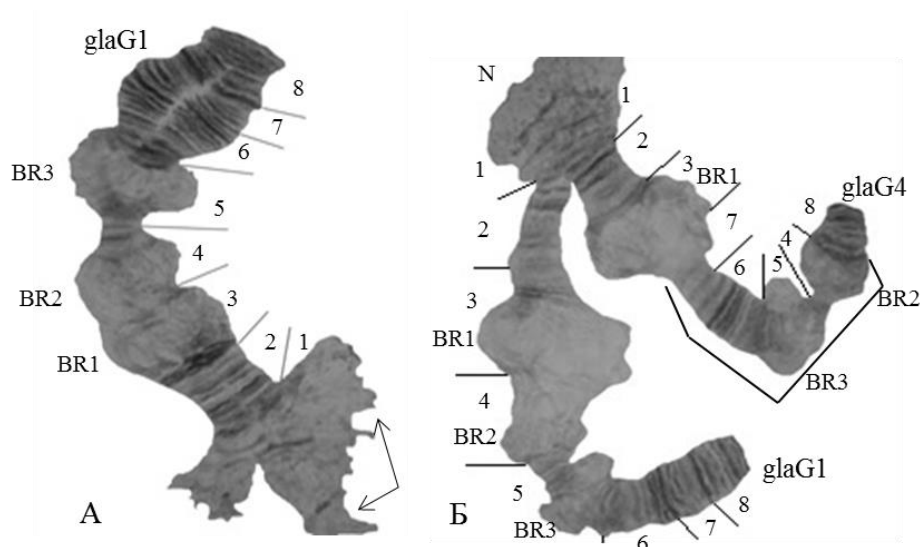


Рисунок 24 – А – стандартная последовательность glaG1 (гомозиготное сочетание glaG1.1); Б – гетерозиготная последовательность glaG4 в сочетании со стандартной последовательностью (glaG1.4). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча. BR – кольцо Бальбиани, N – ядрышковый организатор (выполнен автором)

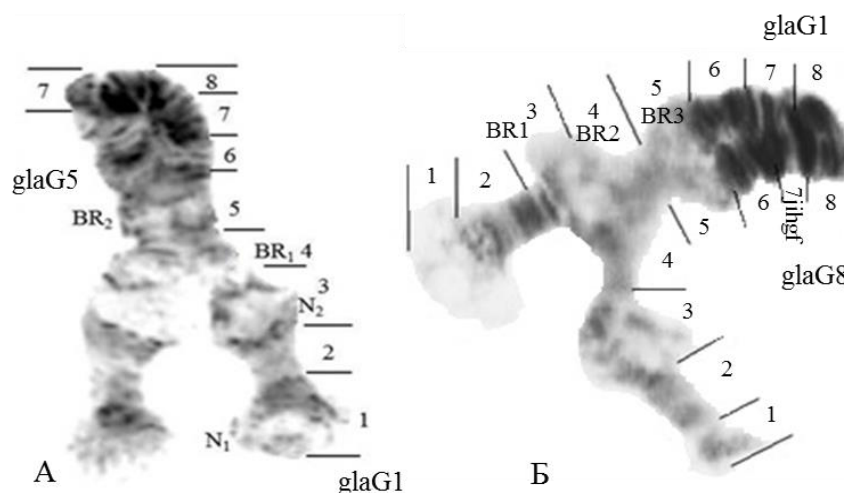


Рисунок 25 – А – гетерозиготная последовательность glaG5 в сочетании со стандартной последовательностью (glaG1.5); Б – гетерозиготная последовательность glaG8 в сочетании со стандартной последовательностью (glaG1.8). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. BR – кольцо Бальбиани, N – ядрышковый организатор (выполнен автором)

Выявленные 23 последовательности дисков сформировали 48 геномных комбинаций (таблица 6).

Из 200 личинок *G. glaucus* оз. Школьное 51 личинка имела стандартный кариотип. В популяции преобладают геномные комбинации, содержащие генотипические сочетания glaB1.2 (8%) и glaB2.2 (6,5%) в сочетании со стандартными последовательностями в остальных плечах. Доминирующими явились сочетания glaA1.2 – glaB1.2 и glaA1.2 – стандартный кариотип (таблица 6).

Таблица 6 – Типы геномных комбинаций в популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Школьное

Месяц/год	06/2012	11/2013	06/2014	07/2015	Всего
Геномные комбинации					
1	2	3	4	5	6
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G11	16	6	20	9	51
A11 B15 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	-	-	1
A11 B23 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	-	1	2
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G11	4	5	2	2	13

Окончание таблицы 6

1	2	3	4	5	6
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G11	4	1	7	4	16
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G44	-	-	-	1	1
A11 B23 C11 D11 E11 F11 G44	1	-	-	-	1
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G14	3	2	1	1	7
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	1	-	2
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G18	-	1	-	-	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G11	-	6	7	1	14
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	-	1	2	3
A12 B22 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	-	2	3
A11 B12 C11 D13 E11 F11 G11	1	-	-	-	1
A12 B11 C11 D13 E11 F11 G11	-	-	1	-	1
A12 B11 C11 D13 E11 F11 G44	-	-	-	1	1
A11 B11 C11 D13 E11 F11 G11	-	-	1	-	1
A11 B11 C11 D13 E11 F11 G44	-	-	-	1	1
A11 B12 C11 D11 E19 F11 G11	-	1	-	-	1
A11 B22 C11 D11 E19 F11 G11	-	1	-	1	2
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	1	3	5
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G15	-	2	-	-	2
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G18	-	-	1	-	1
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G14	2	1	2	-	5
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G18	-	1	-	-	1
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G18	-	-	-	1	1
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G11	1	2	-	-	3
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G14	-	-	2	-	2
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	-	1	-	1
A11 B22 C12 D11 E11 F12 G11	1	-	-	-	1
A11 B12 C14 D11 E11 F11 G11	-	1	1	1	3
A11 B12 C14 D11 E11 F11 G44	-	-	-	1	1
A11 B11 C14 D11 E11 F11 G11	-	2	2	1	5
A11 B11 C11 D11 E11 F13 G11	-	-	1	-	1
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G11	2	3	1	3	9
A12 B11 C11 D12 E11 F11 G11	-	2	-	-	2
A22 B11 C11 D12 E11 F11 G11	-	1	1	-	2
A12 B11 C11 D11 E16 F17 G11	-	1	-	-	1
A11 B11 C11 D11 E16 F17 G14	1	1	-	-	2
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G14	3	-	-	-	3
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G14	1	2	2	-	5
A22 B12 C11 D11 E11 F11 G44	1	1	-	-	2
A11 B11 C11 D11 E16 F17 G11	1	-	-	-	1
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G11	2	2	-	-	4
A11 B12 C11 D11 E16 F17 G11	1	1	1	2	5
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G11	2	2	2	1	7
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G14	-	-	-	1	1
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G44	-	-	-	1	1
Всего 48	n=50	n=50	n=59	n=41	n=200

Примечание: полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями.

В результате исследований оз. Школьное выявлены общие показатели полиморфизма популяции *G. glaucus* для данного водоема (таблица 7).

Следует отметить преобладание инвертированной последовательности glaB2 в популяции в течение всего периода исследования, как в гомо- так и в гетерозиготных состояниях. Данная последовательность, вероятно, имеет тенденцию закрепления в популяциях *G. glaucus* Калининградской области. Это подтверждается еще и тем, что на фоне инвертированной последовательности glaB2 формируется гетерозиготное сочетание glaB2.3 – один гомолог несет инверсию glaB2, другой – инверсию glaB3 (таблицы 6, 7).

Таблица 7 – Показатели инверсионного полиморфизма в популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Школьное

Показатели полиморфизма / Месяц/год	06/2012	11/2013	06/2014	07/2015	Общие/ средние показатели
1	2	3	4	5	6
Количество исследованных особей (абсолютное число)	50	50	59	41	200
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	16	6	20	9	51
Число гетерозиготных инверсий на особь	0,84	1,18	0,92	1,22	1,04
Число гомозиготных инверсий на особь	0,24	0,3	0,17	0,32	0,26
Число инверсионных последовательностей	11	10	10	11	11
Число геномных комбинаций	21	26	22	22	23
Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0,52	0,38	0,45	0,50	0,48
Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа, %	18,24	32,55	18,32	27,02	24,03

Число гетерозиготных инверсий на особь *G. glaucus* оз. Школьное варьировало в разные периоды исследований от 0,84 до 1,18, составляя в среднем 1,04, что не превышает значений уровня естественного полиморфизма *G. glaucus* для ранее исследованных природных популяций г. Калининграда, Саратовской и

Брянской областей (1,25; 1,25 и 1,90 соответственно) (таблица 7) [Belyanina, Durnova, 1998; Шартон и др., 2010; Белянина, 2014]. Число гомозиготных инверсий в среднем составляет 0,26 и представлено в популяции инвертированным сочетаниями glaA2.2, glaB2.2 и glaG4.4 (таблицы 6, 7).

Число инверсионных последовательностей в популяции составляет 10-11 в различных выборках, общее число последовательностей за весь период изучения – 11. Число геномных комбинаций во всех выборках составило 23 (таблица 7). Число инверсионных последовательностей на число генотипических сочетаний в популяции *G. glaucus* оз. Школьное варьирует от 0,38 до 0,52, составляя в среднем 0,48(таблица 7).

Индекс вариабельности инверсионного полиморфизма кариотипа, впервые предложенный и выраженный в процентном соотношении, в среднем составил 24,03%, что указывает на начальный этап изменчивости генетической структуры исследованной популяции *G. glaucus* (таблица 7).

3.3.1.2. Система прудов Карасевка

Кариофонд популяции *G. glaucus* системы пр. Карасевка (таблица 2) представлен 24 последовательностями дисков хромосом, которые сформировали 47 геномных комбинаций (таблицы 8, 9).

Таблица 8 – Частота встречаемости последовательностей дисков политенных хромосом *Glyptotendipes glaucus* природных популяций системы прудов Карасевка

Месяц/год Последова- тельность	06/2012 n=26	07/2013 n=24	09/2014 n=32	07/2015 n=30	Средняя частота инверсий n=112
1	2	3	4	5	6
glaA1	0,615	0,875	0,656	0,800	0,736
glaA2	0,308	0,125	0,344	0,133	0,228
glaA3	0,077	-	-	0,067	0,036
H _n	0,346	0,125	0,250	0,200	0,230
H _o	0,521	0,219	0,451	0,338	0,382
χ^2	0,059	0,040	0,089	0,056	
glaB1	0,692	0,292	0,344	0,700	0,507
glaB2	0,308	0,667	0,625	0,267	0,467
glaB3	-	-	-	0,033	0,008

Окончание таблицы 8

1	2	3	4	5	6
glaB6	-	0,041	0,031	-	00,018
H _H	0,115	0,708	0,375	0,233	0,358
H _o	0,426	0,468	0,490	0,219	0,401
χ^2	0,227	0,123	0,027	0,001	
glaC1	0,924	1,0	1,0	0,900	0,956
glaC2	0,038	-	-	0,067	0,026
glaC3	0,038	-	-	-	0,010
glaC4	-	-	-	0,033	0,008
H _H	0,077	0	0	0,100	0,044
H _o	0,143			0,184	0,082
χ^2	0,030			0,038	
glaD1	0,962	0,875	0,750	0,767	0,840
glaD2	-	0,083	0,157	0,167	0,102
glaD3	0,038	0,042	0,031	0,066	0,044
glaD5	-	-	0,031	-	0,007
glaD8	-	-	0,031	-	0,007
H _H	0,038	0,125	0,281	0,200	0,161
H _o	0,073	0,226	0,410	0,380	0,272
χ^2	0,017	0,045	0,041	0,085	
glaE1	1,0	1,0	0,969	1,0	0,993
glaE6	-	-	0,031	-	0,007
H _H	0	0	0,031	0	0,007
H _o			0,060		0,015
χ^2			0,014		
glaF1	0,962	1,0	0,813	0,867	0,911
glaF3	0,038	-	0,156	0,133	0,082
glaF7	-	-	0,031	-	0,007
H _H	0,038	0	0,188	0,133	0,089
H _o	0,073		0,314	0,231	0,155
χ^2	0,017		0,051	0,042	
glaG1	0,615	0,625	0,594	0,567	0,600
glaG4	0,385	0,333	0,375	0,433	0,382
glaG5	-	0,042	0,031	-	0,018
H _H	0,346	0,250	0,313	0,400	0,327
H _o	0,474	0,496	0,506	0,491	0,492
χ^2	0,036	0,122	0,074	0,017	

В плече А преобладала стандартная последовательность glaA1 (0,736) (таблица 8). С невысокой частотой зафиксирована последовательность glaA2 (0,228). У двух особей в выборках 2012 и 2015 гг. обнаружена последовательность glaA3 с частотами встречаемости 0,077 и 0,067 соответственно (таблица 8, рисунок 26).

glaA3 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 13 12 14 15 16

Плечо В представлено последовательностями glaB1, glaB2, glaB3 и glaB6. Последовательности glaB1 и glaB2, как и в популяции оз. Школьное, зафиксированы с незначительными различиями в частотах (0,507 и 0,467 соответственно) (таблица 8, рисунки 17, 18). В выборках 2013 и 2014 гг. года гетерозиготные последовательности glaB3 и glaB6 образованы на фоне последовательности glaB2 (glaB2.3 и glaB2.6) (таблица 8, рисунок 26).

glaB6 17 18 20 19 21 22 27 26 25 24 23 28 29 30

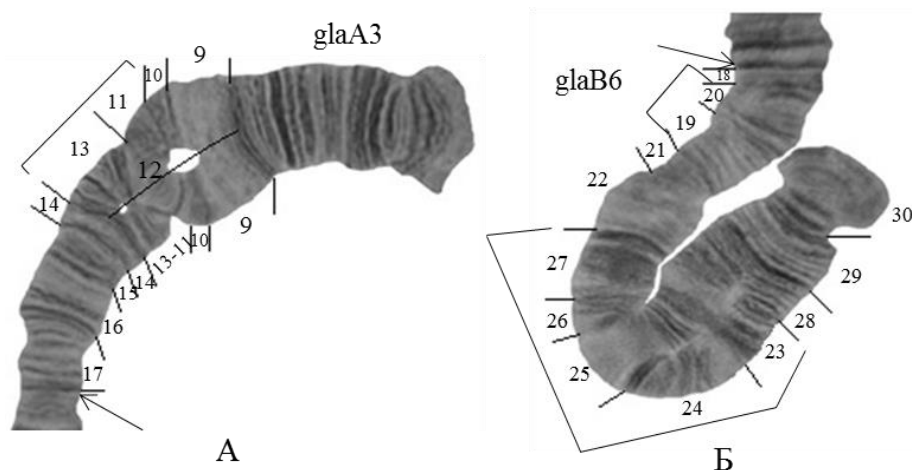


Рисунок 26 – А– гетерозиготная последовательность glaA3 в сочетании со стандартной последовательностью (glaA1.3); Б – гетерозиготная последовательность glaB6 в сочетании с гетерозиготной последовательностью glaB2 (glaB2.6). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

В плече С преобладала стандартная последовательность glaC1 (0,956) (таблица 8, рисунок 19). Инверсионная последовательность glaC2 зафиксирована с невысокой средней частотой 0,026 в выборках 2012 и 2014 гг. (таблица 8). В единичных случаях отмечены гетерозиготные последовательности glaC3 и glaC4, новые для вида, (с частотами 0,038 и 0,033 соответственно) (таблица 8, рисунки 19, 27).

glaC3 1 11 10 9 8 7 6 5 4 3 2 12 13 14 15 16

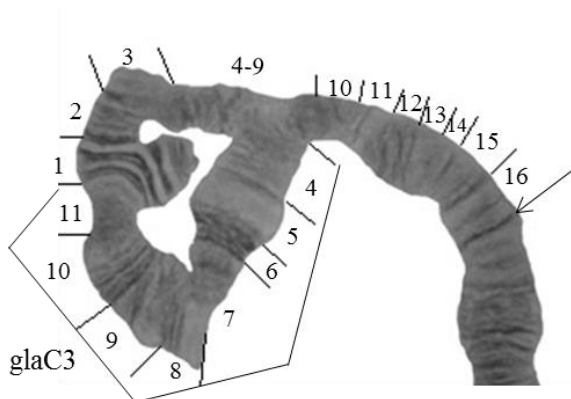


Рисунок 27 – Гетерозиготная последовательность glaC3 в сочетании со стандартной последовательностью (glaC1.3). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо D демонстрирует максимальный уровень полиморфизма, представленный последовательностями glaD1, glaD2, glaD3, glaD5, glaD8. Как и в популяции оз. Школьное, преобладает стандартная последовательность glaD1 (0,840) (таблица 8, рисунок 20). Последовательности glaD2 (0,102) и glaD3 (0,044) зафиксированы в гетерозиготном сочетании glaD1.2 и glaD1.3 (таблица 8, рисунок 21).

В выборке 2014 года у одной особи плечо D представлено последовательностью glaD5 (0,031), впервые описанной в 2010 году Шартон и соавторами (таблица 8, [Шартон и др., 2010]. В единичном случае зафиксирована новая для вида гетерозиготная последовательность glaD8, представляющая собой инверсию небольшого участка плеча в сочетании со стандартной последовательностью glaD1 (таблица 8, рисунок 28).

glaD5 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29a-f 30g-a 29h 30i-l

glaD8 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28c-a 28d-l 29 30

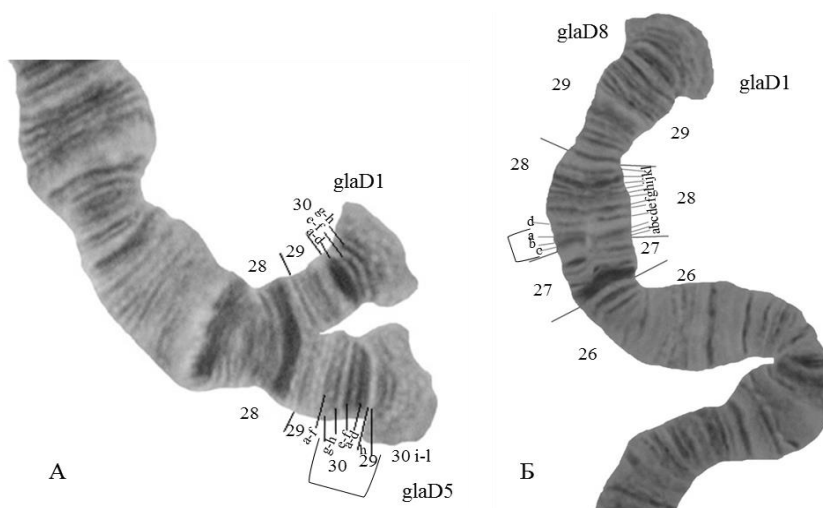


Рисунок 28 – А – гетерозиготная последовательность glaD5 в сочетании со стандартной последовательностью (glaD1.5); Б – гетерозиготная последовательность glaD5 в сочетании со стандартной последовательностью (glaD1.5); Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо Е представлено двумя последовательностями: превалирующей стандартной glaE1 (0,993) и инвертированной glaE6 (0,031) (таблица 8, рисунки 22, 23).

В плече F преобладала стандартная последовательность glaF1 во всех выборках (средняя частота 0,911). С невысокой частотой отмечена последовательность glaF3 (0,082) и у одной особи в выборке 2014 г. обнаружена последовательность glaF7, наблюдавшаяся в гетерозиготном состоянии с инвертированной последовательностью glaE6 (таблица 8, рисунки 22,23).

Плечо G представлено с более высокой частотой стандартной последовательностью glaG1 (от 0,567 до 0,625), распространенной инвертированной последовательностью glaG4 (от 0,333 до 0,433) и glaG5 по одной особи в выборках 2013 и 2014 гг. (таблица 8, рисунки 24, 25).

Таблица 9 – Типы геномных комбинаций в популяции *Glyptotendipes glaucus* системы прудов Карасевка

Месяц/год Геномные комбинации	06/2012	07/2013	09/2014	07/2015	Всего
1	2	3	4	5	6
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G11	7	5	2	7	21
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G11	2	-	1	2	5
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G11	2	5	3	1	11
A11 B12 C11 D11 E11 F13 G14	-	-	-	1	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	4	2	1	7
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G15	-	1	-	-	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	-	-	1
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G14	2	-	2	-	4
A11 B23 C11 D11 E11 F11 G14	-	-	-	1	1
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G11	-	2	-	-	2
A11 B12 C11 D13 E11 F11 G11	-	1	-	-	1
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G14	-	-	-	1	1
A11 B12 C11 D18E11 F11 G15	-	-	1	-	1
A11 B26 C11 D11 E11 F11 G11	-	1	-	-	1
A11 B26 C11 D15 E11 F11 G14	-	-	1	-	1
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G14	2	1	1	2	6
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	-	1	-	1
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G11	1	1	-	1	3
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G11	-	-	1	-	1
A12 B11 C11 D12 E11 F11 G11	-	-	1	-	1
A12 B11 C11 D12 E11 F11 G14	-	-	-	1	1
A12 B11 C11 D11 E11 F13 G11	-	-	2	-	2
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G14	3	-	-	-	3
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	-	1	-	1
A22 B11 C11 D13 E11 F11 G14	1	-	-	-	1
A13 B11 C12 D11 E11 F11 G11	1	-	-	-	1
A13 B11 C12 D11 E11 F11 G14	-	-	-	1	1
A12 B22 C11 D12 E11 F11 G11	-	-	1	-	1
A22 B22 C11 D11 E11 F11 G11	-	-	2	-	2
A22 B22 C11 D12 E11 F11 G11	-	-	1	-	1
A12 B22 C11 D13 E11 F11 G11	-	-	1	-	1
A12 B22 C11 D11 E11 F11 G14	-	-	-	1	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G14	1	-	2	1	4
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G44	-	2	-	-	2
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G44	1	-	-	-	1
A11 B12 C11 D11 E11 F13 G11	-	-	3	1	4
A11 B22 C11 D11 E11 F13 G11	1	-	-	-	1
A13 B11 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	-	1	2
A12 B11 C13 D11 E11 F11 G11	1	-	-	-	1
A11 B11 C12 D11 E11 F13 G14	-	-	-	1	1
A11 B11 C14 D11 E11 F11 G11	-	-	-	1	1
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G11	-	-	1	1	2
A11 B11 C11 D13 E11 F11 G11	-	-	-	1	1
A11 B11 C11 D13 E11 F11 G14	-	-	-	1	1
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G14	-	-	1	1	2

Окончание таблицы 9

1	2	3	4	5	6
A11 B11 C11 D12 E16 F17 G11	-	-	1	-	1
A11 B11 C11 D11 E11 F13 G11	-	-	-	1	1
Всего 47	n=26	n=24	n=32	n=30	n=112

Примечание: полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями.

Как и в популяции оз. Школьное, в популяции *G. glaucus* системы пр. Карасевка отмечен высокий процент особей со стандартным кариотипом. Преобладающими (9,8%) являлись геномные комбинации, содержащие гетерозиготную инверсию glaB1.2 при стандартной конфигурации остальных хромосомных плеч. Наибольшую частоту встречаемости демонстрировали инверсионные комплексы, образованные последовательностями glaB2 и glaG4. (таблицы 8, 9).

Выявленные общие показатели инверсионного полиморфизма популяции *G. glaucus* системы пр. Карасевка представлены в таблице 10.

Таблица 10 – Показатели инверсионного полиморфизма в популяции *Glyptotendipes glaucus* системы прудов Карасевка

Месяц/год	06/2012	07/2013	09/2014	07/2015	Общие/ средние показатели
Показатели полиморфизма					
1	2	3	4	5	6
Количество исследованных особей (абсолютное число)	26	24	32	30	112
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	7	5	2	7	21
Число гетерозиготных инверсий на особь	0,96	1,21	1,47	1,3	1,24
Число гомозиготных инверсий на особь	0,23	0,13	0,44	0,1	0,23
Число инверсионных последовательностей	8	7	12	10	9
Число геномных комбинаций	14	11	22	22	17
Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0,57	0,64	0,55	0,45	0,53
Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа, %	21,32	22,92	36,56	24,97	26,44

Из исследованных 112 особей *G. glaucus* системы пр. Карасевка 21 особь имела стандартный кариотип вследствие преобладания последовательностей glaB2 и glaG4, как в гомо-так и в гетерозиготных сочетаниях. Среднее число гетерозиготных инверсий на особь – 1,24 – не превысило уровня естественного полиморфизма *G. glaucus* [Belyanina, Durnova, 1998; Шартон и др., 2010; Беянина, 2014]. Высокое число гомо- и гетерозиготных инверсий на особь (1,47) обусловлено наличием генетического сочетания glaB2.2 у 16 особей, что определяет средний уровень инверсионного полиморфизма кариотипа (26,44%) (таблицы 9, 10).

3.3.1.3. Пруд Ботанического сада БФУ им. И.Канта

В результате исследования кариофонда популяции *G. glaucus* пр. Ботанического сада (таблица 2) зарегистрировано 13 последовательностей дисков, сформировавших 27 геномных комбинаций и определены частоты их встречаемости (таблицы 11, 12).

Таблица 11 – Частота встречаемости последовательностей дисков политенных хромосом *Glyptotendipes glaucus* природных популяций пруда Ботанического сада

Месяц/год Последова- тельность	06/2014 n=28	07/2015 n=17	Средняя частота инверсий n=45
1	2	3	4
glaA1	0,214	0,412	0,313
glaA2	0,786	0,588	0,687
H _n	0,107	0,412	0,259
H _o	0,336	0,484	0,410
χ^2	0,156	0,011	
glaB1	0,357	0,118	0,238
glaB2	0,643	0,706	0,674
glaB3	-	0,176	0,088
H _n	0,357	0,882	0,619
H _o	0,460	0,456	0,458
χ^2	0,023	0,398	
glaC1	1,0	1,0	1,0
H _n	0	0	0
H _o			
χ^2			
glaD1	0,571	0,823	0,697
glaD2	0,429	0,177	0,303

Окончание таблицы 11

1	2	3	4
H _n	0,393	0,177	0,285
H _o	0,490	0,291	0,390
χ^2	0,019	0,044	
glaE1	0,821	0,882	0,852
glaE4	0,179	0,118	0,148
H _n	0,179	0,118	0,148
H _o	0,294	0,208	0,251
χ^2	0,045	0,389	
glaF1	1,0	1,0	1,0
H _n	0	0	0
H _o			
χ^2			
glaG1	0,571	0,706	0,639
glaG4	0,429	0,294	0,361
H _n	0,357	0,235	0,296
H _o	0,490	0,208	0,349
χ^2	0,036	0,004	

Плечо А представлено двумя последовательностями: glaA1 и glaA2. В отличие от выше описанных популяций, популяция данного водоема отличается высокой общей частотой инвертированной последовательности glaA2 (0,687) по сравнению со стандартной glaA1 (0,313) вследствие присутствия большого процента особей с гомозиготой A2.2 в кариотипе (таблицы 11, 12, рисунок 17).

Плечо В показало почти трехкратное преобладание инвертированной последовательности glaB2 (0,674) над стандартным значением glaB1 (0,238). Последовательность glaB3 зафиксирована с невысокой частотой (0,176) в выборке 2015 года (таблица 11, рисунки 17, 18).

Плечо С мономорфно и представлено стандартной последовательностью glaC1 (таблица 11, рисунок 19).

Плечо D представлено преобладающей в обеих выборках стандартной последовательностью glaD1 (от 0,571 до 0,823) и инвертированной последовательностью glaD2 (общая частота 0,303) (таблица 11, рисунки 20, 21).

Плечо Е представлено двумя последовательностями: стандартной glaE1 и инвертированной glaE4, которая впервые описана для Калининградской области в 2010 году и отмечалась ранее в популяциях пр. Чистый и оз. Пеньковое. Средняя

частота последовательности glaE4 в пр. Ботанического сада невысока и составила 0,148 (таблица 11, рисунок 29).

glaE4 1 2 3 4 5 6 7 8 9 12b-a 11 10 12c-f 13 14

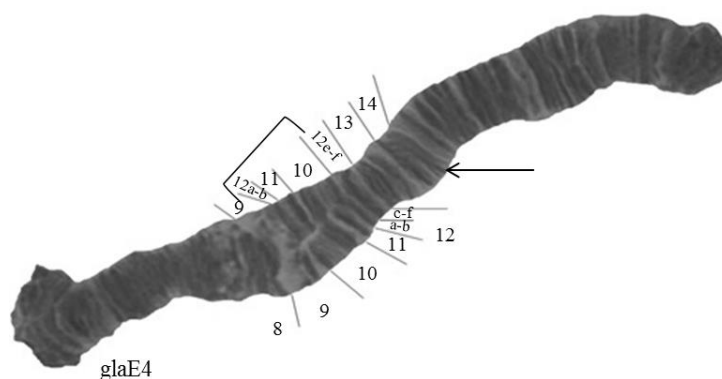


Рисунок 29 – Гетерозиготная последовательность glaE4 в сочетании со стандартной последовательностью (glaE1.4). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо F представлено стандартной последовательностью glaF1 (таблица 11, рисунок 22).

Плечо G характеризуется наличием двух последовательностей: преобладающей стандартной glaG1 (0,639) и инвертированной glaG4 (0,361) (таблица 11, рисунок 24).

В отличие от вышеописанных популяций, в популяции *G. glaucus* пр. Ботанического сада преобладали геномные комбинации, несущие инвертированную последовательность glaA2 в гомо- и гетерозиготном состояниях и лишь в единичных случаях зафиксированы кариотипы, имеющие стандартное генотипическое сочетание glaA1.1. Генотипы со стандартной последовательностью glaB1 демонстрировали сниженную частоту встречаемости (таблица 12).

В результате исследования популяции *G. glaucus* пр. Ботанического сада получены данные основных показателей инверсионного полиморфизма (таблица 13).

Таблица 12 – Типы геномных комбинаций в популяции *Glyptotendipes glaucus* пруда Ботанического сада

Геномные комбинации \ Месяц/год	06/2014	07/2015	Всего
1	2	3	4
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G11	1	2	3
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G11	2	-	2
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G11	-	5	5
A12 B22 C11 D11 E11 F11 G14	1	-	1
A22 B22 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	1
A22 B12 C11 D11 E11 F11 G11	4	1	5
A22 B22 C11 D12 E11 F11 G11	1	-	1
A22 B12 C11 D12 E14 F11 G14	1	-	1
A22 B11 C11 D22 E11 F11 G11	1	-	1
A22 B11 C11 D11 E14 F11 G11	2	-	2
A12 B11 C11 D12 E11 F11 G14	1	-	1
A12 B11 C11 D12 E11 F11 G44	1	-	1
A22 B22 C11 D12 E11 F11 G14	2	-	2
A22 B12 C11 D12 E11 F11 G14	1	1	2
A12 B12 C11 D12 E14 F11 G11	-	1	1
A22 B12 C11 D12 E14 F11 G11	1	-	1
A22 B22 C11 D12 E14 F11 G11	1	-	1
A12 B12 C11 D12 E11 F11 G14	-	1	1
A22 B12 C11 D11 E11 F11 G14	2	1	3
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	1
A11 B22 C11 D12 E11 F11 G14	1	-	1
A11 B12 C11 D11 E14 F11 G11	-	1	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G44	1	1	2
A11 B13 C11 D11 E11 F11 G11	-	2	2
A11 B13 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	1
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G11	1	-	1
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G14	1	-	1
Всего 27	n= 28	n=17	n=45

Примечание: полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями.

В популяции *G. glaucus* пр. Ботанического сада зарегистрировано три особи со стандартным кариотипом (6,6%). Среднее число гетерозиготных инверсий – 1,61 – превысило известный уровень естественного полиморфизма от 0,61 (Брянская область) до 1,25 (Саратовская и Калининградская области) (таблицы 12, 13) [Belyanina, Durnova, 1998; Шартон и др., 2010; Белянина, 2014].

Уровень инверсионного полиморфизма характеризуется высокими значениями вследствие преобладания инверсионных частот в плечах D, E и G (таблицы 10, 11).

Таблица 13 – Показатели инверсионного полиморфизма в популяции *Glyptotendipes glaucus* пруда Ботанического сада

Показатели полиморфизма \ Месяц/год	06/2014	07/2015	Общие/средние показатели по водоемам
1	2	3	4
Количество исследованных особей (абсолютное число)	28	17	45
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	1	2	3
Число гетерозиготных инверсий на особь	1,39	1,82	1,61
Число гомозиготных инверсий на особь	1,07	0,24	0,66
Число инверсионных последовательностей	5	6	6
Число геномных комбинаций	21	11	16
Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0,24	0,54	0,38
Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа, %	58,24	41,67	49,96

Показатель числа гомо- и гетерозиготных инверсий на особь (2,27) достоверно превышает значения, зарегистрированные для популяций оз. Школьное и системы пр. Карасевка, и определяется преобладанием инвертированных последовательностей glaA2 и glaB2 над стандартными последовательностями (таблицы 12, 13). Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций составило 0,38 (таблица 13).

Значение индекса инверсионного полиморфизма кариотипа (49,96%) указывает на значительную лабильность генома популяции пр. Ботанического сада (таблица 13).

3.3.1.4. Пруд Нижний

В популяции *G. glaucus* пр. Нижний идентифицированные 18 последовательностей дисков хромосом сформировали 29 геномных комбинаций из них две последовательности являются новыми для вида: glaD6 и glaG7 (таблицы 14, 15).

В плече А зарегистрировано три последовательности, общие для популяций пр. Нижний и системы пр. Карасевка: glaA1 (0,722), glaA2 (0,247) и glaA3 (0,031) (таблицы 11, 14). Средние частоты встречаемости данных последовательностей в обоих водоемах были статистически сходными.

Таблица 14 – Частота встречаемости последовательностей дисков политенных хромосом *Glyptotendipes glaucus* природных популяций пруда Нижний

Месяц/год Последова- тельность	06/2012 n=41	06/2013 n=37	09/2014 n=22	Средняя частота инверсий n=100
1	2	3	4	5
glaA1	0,780	0,703	0,682	0,722
glaA2	0,171	0,297	0,273	0,247
glaA3	0,049	-	0,045	0,031
H _n	0,195	0,243	0,318	0,252
H _o	0,358	0,417	0,456	0,410
χ^2	0,074	0,072	0,042	
glaB1	0,171	0,297	0,228	0,232
glaB2	0,829	0,703	0,682	0,738
glaB3	-	-	0,045	0,015
glaB5	-	-	0,045	0,015
H _n	0,486	0,432	0,772	0,563
H _o	0,283	0,417	0,478	0,392
χ^2	0,145	0,0005	0,182	
glaC1	1,0	1,0	0,909	0,970
glaC2	-	-	0,091	0,030
H _n	0	0	0,091	0,030
H _o			0,165	0,055
χ^2			0,033	
glaD1	0,927	0,865	0,818	0,870
glaD2	0,073	0,081	0,137	0,097
glaD6	-	0,054	0,045	0,033
H _n	0,049	0,135	0,182	0,122
H _o	0,135	0,242	0,310	0,229
χ^2	0,055	0,047	0,053	
glaE1	1,0	1,0	1,0	1,0
H _n	0	0	0	0
H _o				
χ^2				
glaF1	1,0	1,0	1,0	1,0
H _n	0	0	0	0
H _o				
χ^2				
glaG1	0,854	0,730	0,773	0,786
glaG4	0,098	0,216	0,227	0,180
glaG5	0,024	-	-	0,008
glaG7	0,024	0,054	-	0,026
H _n	0,122	0,189	0,227	0,179
H _o	0,257	0,418	0,351	0,342
χ^2	0,071	0,125	0,044	

Плецо В представлено четырьмя последовательностями: glaB1, glaB2, glaB3 и glaB5. Как и в популяции пр. Ботанического сада, преобладающей оказалась инвертированная последовательность glaB2 (общая частота 0,738) (таблица 14,

рисунок 17). В выборке 2014 года отмечены с невысокой частотой две гетерозиготные последовательности: glaB3, зафиксированная во всех ранее описанных популяциях («инверсионный» комплекс glaB2.3) и glaB5 в сочетании с последовательностью glaB2 – glaB2.5 (оз. Школьное, выборка 2012 года) (таблица 14, рисунок 18).

Плечо С представлено стандартной последовательностью glaC1, за исключением выборки 2014 года, где зарегистрирована гетерозиготная последовательность glaC2 (0,091) у двух особей (таблица 14).

В плече D идентифицировано три последовательности: glaD1, glaD2, glaD6 с преобладанием стандартной последовательности glaD1 (от 0,818 до 0,927). Последовательность glaD2 наблюдалась с небольшой частотой (от 0,073 до 0,137) в гетерозиготном сочетании glaD1.2. (таблица 14, рисунки 20, 21). Новая для вида гетерозиготная последовательность glaD6 (общая частота 0,033), отличающаяся от стандартной glaD1 микроинверсиями участков 23bacdefg24, локализована у трех особей в период исследования в выборках 2013 и 2014 гг. (таблица 14, рисунок 30) [Калинина, Винокурова, 2017, 2017 (1)].

glaD6 17 18 19 20 21 22 23b-a23c-g 24 25 26 27 28 29 30

Оба плеча EF хромосомы III популяции *G. glaucus* пр. Нижний мономорфны со стандартными последовательностями дисков (glaE1, glaF1) (таблица 14, рисунок 22).

Плечо G представлено стандартной последовательностью glaG1 с более высокой частотой (от 0,730 до 0,854) и распространенной инвертированной последовательностью glaG4 (от 0,098 до 0,227) (таблица 14, рисунок 24). В исследованном водоеме (выборка 2012 г.) с невысокой частотой зафиксирована последовательность glaG5 (0,024), отмеченная ранее в популяциях *G. glaucus* оз. Школьное и системы пр. Карасевка (таблица 14, рисунок 25). Последовательность glaG7 зарегистрирована впервые только в пр. Нижний у отдельных особей в сочетании с последовательностью glaG4 (glaG4.7), представляющей собой дубликацию отделов 4 и 6 хромосомы (таблица 14, рисунок 30).

glaG7 1 2 3 4 6 7 6 5 4 8

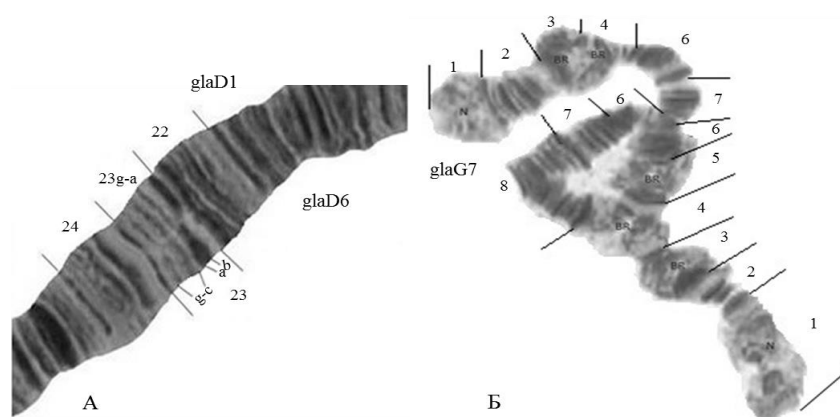


Рисунок 30 – А – гетерозиготная последовательность glaD6 в сочетании со стандартной последовательностью (glaD1.6); Б – гетерозиготная последовательность glaG7 в сочетании с гетерозиготной последовательностью glaG4 (glaG4.7). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. BR – кольцо Бальбиани, N – ядрышковый организатор (выполнен автором)

В кариофонде популяции *G. glaucus* пр. Нижний наиболее часто идентифицированы геномные комбинации, несущие последовательность glaB2 в сочетании со стандартными последовательностями в остальных плечах (29% и 16%). Всего 8% особей имели стандартный кариотип. Геномная комбинация **A12 B12 C11 D11E11 F11 G11** демонстрирует высокую встречаемость не только в популяциях исследуемого вида пр.Нижний, но и в популяциях оз.Школьное и пр.Ботанического сада (таблица 15).

Таблица 15 – Типы геномных комбинаций в популяции *Glyptotendipes glaucus* пруда Нижний

Месяц/год	06/2012	06/2013	09/2014	Всего
Геномные комбинации				
1	2	3	4	5
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G11	3	3	2	8
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G11	-	1	-	1
A13 B11 C11 D11 E11 F11 G11	2	-	-	2
A13 B11 C12 D11 E11 F11 G11	-	-	1	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G11	2	2	4	8
A12 B12 C11 D12 E11 F11 G11	1	-	-	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G14	1	1	2	4

Окончание таблицы 15

1	2	3	4	5
A12 B22 C11 D11 E11 F11 G11	1	1	-	2
A12 B22 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	-	1
A22 B11 C11 D12 E11 F11 G11	1	2	-	3
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G47	1	2	-	3
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	-	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G11	11	12	6	29
A11 B23 C11 D11 E11 F11 G11	-	-	1	1
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G11	-	-	1	1
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G14	-	-	2	2
A11 B12 C11 D22 E11 F11 G11	1	-	-	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G14	1	-	-	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G15	1	-	-	1
A11 B25 C11 D11 E11 F11 G14	-	-	1	1
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G11	13	3	-	16
A11 B12 C11 D16 E11 F11 G11	-	1	-	1
A11 B22 C11 D16 E11 F11 G11	-	1	-	1
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G14	1	4	-	5
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G44	1	-	-	1
A11 B11 C12 D11 E11 F11 G11	-	-	1	1
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G11	-	1	-	1
A11 B11 C11 D16 E11 F11 G11	-	-	1	1
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	-	1
Всего 29	n=41	n=37	n=22	n=100

Примечание: полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями.

В результате исследования популяции *G. glaucus* пр. Нижний получены данные основных показателей инверсионного полиморфизма (таблица 16).

Как и в вышеописанных популяциях, для популяции *G. glaucus* пр. Нижний установлен высокий уровень инверсионного полиморфизма (1,36), что обусловлено доминированием гетерозиготного сочетания glaB1.2 (таблицы 15, 16).

Таблица 16 – Показатели инверсионного полиморфизма в популяции *Glyptotendipes glaucus* пруда Нижний

Месяц/год	06/2012	06/2013	09/2014	Общие/ средние показатели по водоемам
Показатели полиморфизма				
1	2	3	4	5
Количество исследованных особей (абсолютное число)	41	37	22	100
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	3	3	2	8
Число гетерозиготных инверсий на особь	0,80	1,03	1,41	1,08

Продолжение таблицы 16

Число гомозиготных инверсий на особь	0,46	0,38	0	0,28
Число инверсионных последовательностей	7	6	9	7
Число геномных комбинаций	15	16	11	14
Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0,46	0,38	0,82	0,50
Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа, %	22,12	25,11	29,39	25,54

Значение индекса инверсионного полиморфизма кариотипа (25,54%) пр. Нижний находится в пределах данных значений для оз. Школьное и системы пр. Карасевка (таблица 16).

3.3.1.5. Озеро Пеньковое

В популяции *G. glaucus* оз. Пеньковое (таблица 2) установлено 15 последовательностей дисков, сформировавших 24 геномных комбинаций (таблица 17, 18). Две из лоцированных последовательностей glaD7 и glaG6 являются новыми для вида.

Таблица 17 – Частота встречаемости последовательностей дисков политенных хромосом *Glyptotendipes glaucus* природных популяций озера Пеньковое

Месяц/год Последова- тельность	06/2012 n=3	07/2013 n=26	07/2014 n=31	Средняя частота инверсий n=60
1	2	3	4	5
glaA1	1,0	0,846	0,710	0,852
glaA2	-	0,154	0,290	0,148
H _n	0	0,115	0,323	0,146
H _o		0,260	0,412	0,224
χ^2		0,081	0,019	
glaB1	1,0	0,231	0,097	0,443
glaB2	-	0,769	0,903	0,557
H _n	0	0,462	0,677	0,380
H _o		0,355	0,175	0,176
χ^2		0,032	1,440	
glaC1	1,0	1,0	1,0	1,0
H _n	0	0	0	0
H _o				
χ^2				

Окончание таблицы 17

1	2	3	4	5
glaD1	1,0	0,924	0,871	0,932
glaD2	-	0,038	0,097	0,045
glaD7	-	0,038	0,032	0,023
H _n	0	0,076	0,097	0,058
H _o		0,143	0,230	0,124
χ^2		0,031	0,077	
glaE1	1,0	0,962	0,968	0,977
glaE4	-	0,038	0,032	0,023
H _n	0	0,038	0,032	0,023
H _o		0,073	0,062	0,045
χ^2		0,017	0,014	
glaF1	1,0	0,924	1,0	0,975
glaF6	-	0,076	-	0,025
H _n	0	0,076	0	0,025
H _o		0,142		0,047
χ^2		0,031		
glaG1	1,0	0,577	0,516	0,698
glaG4	-	0,346	0,452	0,266
glaG6	-	0,077	0,032	0,036
H _n	0	0,385	0,419	0,268
H _o		0,540	0,528	0,356
χ^2		0,044	0,023	

Плечо А представлено двумя последовательностями glaA1 и glaA2 с преобладанием стандартной последовательности glaA1 (средняя частота 0,852) (таблица 17, рисунок 16, 17).

В плече В идентифицировано две последовательности – glaB1 и glaB2 с преобладанием инвертированной последовательности glaB2 (0,443), как и в вышеописанных популяциях пр. Ботанического сада и пр. Нижний (таблица 17, рисунок 17, 18).

Плечо С демонстрировало стабильность кариотипа с преобладанием стандартной последовательности glaC1 (таблица 17, рисунок 19).

Плечо D в популяции *G. glaucus* оз. Пеньковое представлено тремя последовательностями: glaD1, glaD2 и glaD7. Во всех выборках преобладала стандартная последовательность glaD1 (с частотой от 0,871 до 1,0) (таблица 17, рисунок 20, 21). Новая для вида последовательность, наблюдаемая в гетерозиготном состоянии – glaD7 зафиксирована с низкой частотой в выборках 2013 и 2014 гг. и представляет собой небольшую инверсию участка 23abedcfg24 хромосомы (таблица 17, 18, рисунок 31) [Калинина, Винокурова, 2017, 2017 (1)].

glaD7 17 18 19 20 21 22 23ab 23e-c 23fg 24 25 26 27 28 29 30

Плечо Е представлено двумя последовательностями: превалирующей стандартной glaE1 (0,977) и инвертированной glaE4 (0,023) (таблица 17, рисунок 22, 29).

В плече F доминировала стандартная последовательность glaF1. Исключение составила выборка 2013 года, в которой у двух особей зарегистрирована перичентрическая инверсия, обозначенная как glaF6, затрагивающая незначительный участок хромосомы (таблица 17, рисунок 31) [Шартон и др., 2010].

glaF6 15 16 17 18 19d-a 21b-a 20 19e-f 21c-d 22 23 24 25

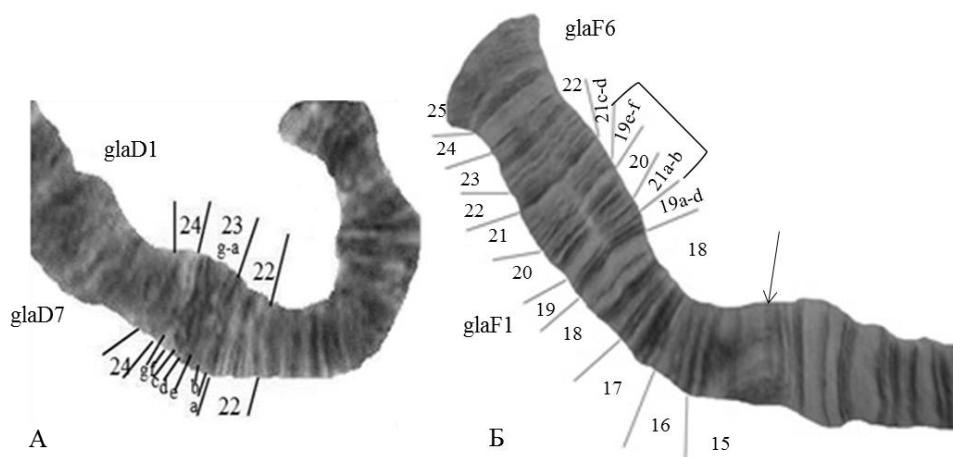


Рисунок 31 – А – гетерозиготная последовательность glaD7 в сочетании со стандартной последовательностью (glaD1.7); Б – гетерозиготная последовательность glaF6 в сочетании со стандартной последовательностью (glaF1.6). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. Стрелкой указана центромера, квадратными скобками обозначен инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо G представлено стандартной последовательностью glaG1 (0,698), инвертированными последовательностями glaG4 (0,266) и glaG6 (0,036) – дупликация участка хромосомы (таблица 17, рисунок 24, 32).

glaG6 дупликация отдела 5-7d

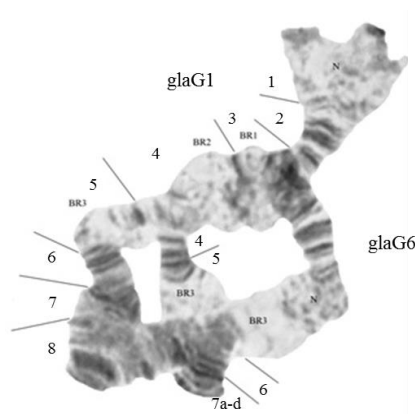


Рисунок 32 – Гетерозиготная последовательность glaG6 в сочетании со стандартной последовательностью (glaG1.6). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. BR – кольцо Бальбиани, N – ядрышковый организатор (выполнен автором)

В выборке оз. Пеньковое 10% особей *G. glaucus* характеризовались стандартным кариотипом. В кариофонде данной популяции наиболее часто лоцированы геномные комбинации, содержащие гетерозиготу glaB1.2 (16,6%) и гомозиготу glaB2.2 (11,6%) в сочетании со стандартными последовательностями в остальных плечах. Комбинации, включающие последовательность glaB2 в сочетании с glaG4, демонстрировали наибольшую частоту встречаемости (таблицы 17, 18, рисунки 17, 24).

Таблица 18 – Типы геномных комбинаций в популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Пеньковое

Месяц/год Геномные комбинации	06/2012	07/2013	07/2014	Всего
1	2	3	4	5
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G11	3	3	-	6
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G11	-	4	6	10
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G11	-	1	2	3
A11 B12 C11 D22 E11 F11 G11	-	-	1	1
A11 B12 C11 D17 E11 F11 G14	-	-	1	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	2	3
A11 B12 C11 D11 E11 F16 G14	-	1	-	1
A11 B16 C11 D11 E11 F16 G16	-	1	-	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	2	4	6
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G11	-	4	3	7
A11 B22 C11 D11 E14 F11 G11	-	1	-	1

Окончание таблицы 18

1	2	3	4	5
A11 B12 C11 D11 E14 F11 G14	-	-	1	1
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	2	3
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G16	-	1	-	1
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G11	-	-	1	1
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	1	2
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	-	1	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G11	-	-	2	2
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	2	1	3
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G16	-	-	1	1
A22 B22 C11 D11 E11 F11 G11	-	1	-	1
A12 B22 C11 D11 E11 F11 G14	-	-	2	2
A11 B11 C11 D17 E11 F11 G11	-	1	-	1
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	-	1
Всего 24	n=3	n=26	n=31	n=60

Примечание: полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями.

В результате исследований оз. Пеньковое выявлены общие показатели полиморфизма популяции *G. glaucus* (таблица 19).

Таблица 19 – Показатели инверсионного полиморфизма в популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Пеньковое

Месяц/год	06/2012	07/2013	07/2014	Общие/ Средние показатели по водоемам
Показатели полиморфизма				
1	2	3	4	5
Количество исследованных особей	3	26	31	60
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	3	3	0	6
Число гетерозиготных инверсий на особь	0	1,15	1,52	0,89
Число гомозиготных инверсий на особь	0	0,38	0,29	0,22
Число инверсионных последовательностей	0	8	7	5
Число геномных комбинаций	0	16	16	11
Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0	0,5	0,44	0,45
Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа, %	0	28,11	35,61	21,24

Число гетерозиготных инверсий на особь – 0,89 – не превысило уровня естественного инверсионного полиморфизма в сравнении с природными популяциями Саратовской и Брянской областей (0,61-1,25) и фоном естественного инверсионного полиморфизма для водоемов г. Калининграда (0,55-0,93) [Belyanina, Durnova, 1998; Шартон и др., 2010; Белянина, 2014]. Наличие генетического сочетания *glaB1.2* у значительной доли особей (45,8%) обуславливает высокий уровень инверсионного полиморфизма. (таблицы 18, 19).

Данная популяция характеризовалась меньшим числом инверсионных последовательностей (5) и геномных сочетаний (11) относительно вышеописанных популяций. Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций составило 0,45. Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа составил 21,24% и указывает на средний уровень изменчивости популяции *G. glaucus* оз. Пеньковое (таблица 19).

3.3.1.6. Пруд Чистый

В результате исследования генома популяции *G. glaucus* пр. Чистый (таблица 2) выявлено 16 последовательностей дисков, которые сформировали 25 геномных комбинаций, и определены частоты встречаемости хромосомных последовательностей *G. glaucus* водоема (таблицы 20, 21).

Таблица 20 – Частота встречаемости последовательностей дисков политенных хромосом *Glyptotendipes glaucus* природных популяций пруда Чистый

Месяц/год Последова- тельность	06/2012 n=27	07/2013 n=38	06/2014 n=48	Средняя частота инверсий n=113
1	2	3	4	5
<i>glaA1</i>	0,926	0,737	0,792	0,818
<i>glaA2</i>	0,074	0,263	0,208	0,182
H_n	0,074	0,263	0,167	0,168
H_o	0,137	0,388	0,329	0,284
χ^2	0,029	0,040	0,079	
<i>glaB1</i>	0,593	0,526	0,500	0,540
<i>glaB2</i>	0,370	0,474	0,479	0,441
<i>glaB3</i>	0,037	-	0,021	0,019
H_n	0,333	0,368	0,416	0,372
H_o	0,510	0,499	0,518	0,509
χ^2	0,061	0,034	0,020	

Окончание таблицы 20

1	2	3	4	5
glaC1	1,0	0,947	0,937	0,961
glaC2	-	0,053	0,021	0,025
glaC3	-	-	0,042	0,014
H _н	0	0,053	0,063	0,038
H _о		0,100	0,118	0,072
χ^2		0,022	0,025	
glaD1	0,926	1,0	0,896	0,941
glaD2	0,074	-	0,104	0,059
H _н	0,074	0	0,104	0,059
H _о	0,137		0,186	0,107
χ^2	0,029		0,036	
glaE1	1,0	0,974	0,937	0,970
glaE7	-	0,026	-	0,009
glaE9	-	-	0,063	0,021
H _н	0	0,026	0,063	0,029
H _о		0,051	0,118	0,056
χ^2		0,012	0,025	
glaF1	1,0	1,0	1,0	1,0
H _н	0	0	0	0
H _о				
χ^2				
glaG1	0,852	0,789	0,771	0,804
glaG4	0,148	0,211	0,229	0,196
H _н	0,148	0,132	0,229	0,169
H _о	0,252	0,332	0,353	0,312
χ^2	0,043	0,120	0,043	

В плече А преобладала стандартная последовательность glaA1 (0,818). С невысокой частотой зафиксирована последовательность glaA2 (0,182) (таблица 20, рисунки 16, 17).

Плечо В характеризировалось сходной встречаемостью стандартной последовательности glaB1 (0,539) и инвертированной glaB2 (0,441). Последовательность glaB3 отмечена с невысокой частотой (0,019) в выборках 2012 и 2014 гг. в сочетании с последовательностью glaB2 (таблица 20, рисунки 17, 18).

В плече С зафиксировано три последовательности: glaC1, glaC2, glaC3 с превалированием стандартной последовательности glaC1 (от 0,947 до 1,0). Последовательность glaC2 наблюдалась с небольшой частотой в гетерозиготном сочетании glaC1.2 в июле 2013 г. (0,053) и июне 2014 г. (0,021). Инверсионная

последовательность glaC3 идентифицирована у двух особей в выборке 2014 г. (таблица 20, рисунки 19, 27).

Плечо D популяции *G. glaucus* пр. Чистый представлено двумя последовательностями: преобладающей, как и во всех вышеописанных водоемах, стандартной последовательностью glaD1 и инверсионной последовательностью glaD2, зафиксированной с невысокой общей частотой (0,059) (таблица 20, рисунки 20, 21).

В плече E преобладала стандартная последовательность glaE1 (от 0,937 до 1,0). В выборке 2013 года у одной особи обнаружена последовательность glaE7 (в гетерозиготном сочетании glaE1.7), описанная для данной популяции в 2010 году Шартон и соавторами (таблица 20, рисунок 33) [Шартон и др., 2010]. В выборке 2014 года у трех особей зафиксирована новая для вида последовательность glaE9, локализованная и в популяции *G. glaucus* оз. Школьное (2013 и 2015 гг.) (таблица 20, рисунок 22).

glaE7 1a-j1k-l 2a-f 2g 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14

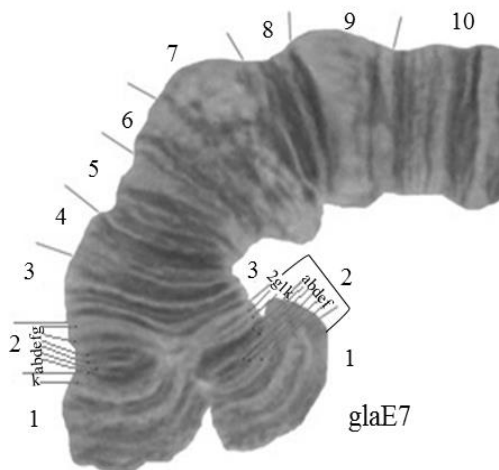


Рисунок 33 – Гетерозиготная последовательность glaE7 в сочетании со стандартной последовательностью (glaE1.7). Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом, квадратными скобками инвертированный участок плеча (выполнен автором)

Плечо F мономорфно и представлено стандартной последовательностью glaF1 (таблица 20, рисунок 22).

Плечо G, аналогично другим популяциям, представлено преобладающей стандартной последовательностью glaG1 (0,804) и инвертированной glaG4 (0,196) (таблица 20, рисунок 24).

В популяции *G. glaucus* пр. Чистый преобладает стандартная геномная комбинация (28,3%). Кариотипы с гетерозиготными генетическими сочетаниями A11 **B12** C11 D11 E11 F11 G11 и A**12** B11 C11 D11 E11 F11 G11 составляют значительную долю кариофонда (16,8% и 12,4% соответственно), являясь наиболее распространенными вариантами (таблица 21).

Таблица 21 – Типы геномных комбинаций в популяции *Glyptotendipes glaucus* пруда Чистый

Геномные комбинации \ Месяц/год	06/2012	07/2013	06/2014	Всего
1	2	3	4	5
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G11	13	8	11	32
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G11	6	7	6	19
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G14	1	1	4	6
A11 B23 C11 D11 E11 F11 G14	1	-	1	2
A11 B12 C13 D11 E11 F11 G11	-	-	1	1
A11 B12 C13 D11 E11 F11 G14	-	-	1	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G44	-	2	-	2
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G11	-	3	2	5
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G14	2	-	2	4
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G11	2	6	6	14
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G11	-	-	1	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G11	-	2	2	4
A22 B12 C11 D11 E11 F11 G11	-	-	1	1
A12 B22 C11 D11 E11 F11 G11	-	1	-	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	-	1
A11 B11 C12 D11 E11 F11 G11	-	2	-	2
A11 B11 C12 D11 E11 F11 G14	-	-	1	1
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G11	1	-	1	2
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G11	1	-	3	4
A11 B11 C11 D12 E11 F11 G14	-	-	1	1
A11 B12 C11 D11 E17 F11 G11	-	1	-	1
A11 B12 C11 D11 E19 F11 G11	-	-	1	1
A11 B11 C11 D11 E19 F11 G11	-	-	2	2
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G14	-	3	1	4
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	-	1
Всего 25	n=27	n=38	n=48	n=113

Примечание: полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями.

Общие показатели инверсионного полиморфизма популяции *G. glaucus* пр. Чистый представлены в таблице 22.

Таблица 22 – Показатели инверсионного полиморфизма в популяции *Glyptotendipes glaucus* пруда Чистый

Показатели полиморфизма \ Месяц/год	06/2012	07/2013	06/2014	Общие/ средние показатели по водоемам
1	2	3	4	5
Количество исследованных особей	27	38	48	113
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	13	8	11	32
Число гетерозиготных инверсий на особь	0,63	0,84	1,04	0,84
Число гомозиготных инверсий на особь	0,07	0,18	0,13	0,13
Число инверсионных последовательностей	5	5	8	6
Число геномных комбинаций	8	13	19	13
Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0,63	0,38	0,42	0,46
Индекс инверсионного полиморфизма генома, %	11,16	17,19	20,01	16,12

Популяция *G. glaucus* пр. Чистый, как и другие исследованные популяции, характеризовалась невысоким процентом особей со стандартным кариотипом. Уровень инверсионного полиморфизма не превысил известный уровень естественного полиморфизма от 0,61 (Брянская область) до 1,25 (Саратовская и Калининградская области) (таблица 22) [Belyanina, Durnova, 1998; Шартон и др., 2010; Беянина, 2014].

Показатель числа гомо- и гетерозиготных инверсий в данной популяции был ниже, чем в других исследованных популяциях, вследствие преобладания гетерозиготного сочетания glaB1.2. Число инверсионных последовательностей в популяции *G. glaucus* пр. Чистый составляет 5-8 в различных выборках, общее число последовательностей за весь период исследования – 6 (таблицы 21, 22).

Число инверсионных последовательностей на число генотипических сочетаний в данной популяции варьирует от 0,38 до 0,63, составляя в среднем 0,46 (таблица 22).

Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа в среднем составляет 16,12%, что указывает на начальный этап комбинирования генетической структуры исследованной популяции *G. glaucus* (таблица 22).

3.3.1.7. Озеро Чайка национального парка «Куршская коса»

В результате исследования кариотипа популяции *G. glaucus* оз. Чайка национального парка «Куршская коса» идентифицировано 22 последовательности дисков, сформировавших 38 геномных комбинаций (таблицы 23, 24). Частоты встречаемости лоцированных последовательностей дисков *G. glaucus* представлены в таблице 23.

Таблица 23 – Частота встречаемости последовательностей дисков политемных хромосом *Glyptotendipes glaucus* природных популяций озера Чайка

Месяц/год Последовательность	06/2013 n=51	08/2014 n=61	Средняя частота инверсий n=112
1	2	3	4
glaA1	0,765	0,688	0,726
glaA2	0,157	0,246	0,202
glaA3	0,078	0,066	0,072
H _n	0,137	0,246	0,191
H _o	0,382	0,460	0,421
χ^2	0,157	0,099	
glaB1	0,588	0,623	0,606
glaB2	0,314	0,377	0,345
glaB3	0,020	-	0,010
glaB4	0,020	-	0,010
glaB6	0,058	-	0,029
H _n	0,373	0,328	0,350
H _o	0,551	0,470	0,510
χ^2	0,058	0,043	
glaC1	0,961	0,951	0,956
glaC2	-	0,033	0,017
glaC3	0,039	0,016	0,027
H _n	0,039	0,049	0,044
H _o	0,075	0,093	0,084
χ^2	0,017	0,021	

Окончание таблицы 23

1	2	3	4
glaD1	0,805	0,902	0,854
glaD2	0,058	0,016	0,037
glaD3	0,058	0,033	0,045
glaD5	0,039	-	0,020
glaD6	0,020	0,016	0,018
glaD7	0,020	0,033	0,026
H _n	0,196	0,098	0,147
H _o	0,341	0,091	0,216
χ^2	0,062	0,0005	
glaE1	1,0	1,0	1,0
H _n	0	0	0
H _o			
χ^2			
glaF1	1,0	1,0	1,0
H _n	0	0	0
H _o			
χ^2			
gla G1	0,588	0,672	0,630
gla G4	0,333	0,295	0,314
gla G5	0,079	0,033	0,056
H _n	0,416	0,279	0,347
H _o	0,536	0,460	0,498
χ^2	0,027	0,071	

Плечо А представлено последовательностями: glaA1, glaA2 и glaA3 с преобладанием стандартной последовательности glaA1 (средняя частота 0,726) (таблица 23, рисунки 16, 17). В 2014 году гетерозиготная последовательность glaA3 зафиксирована только в пр. Нижний у одной особи с незначительной частотой (таблица 23, рисунок 26).

В плече В популяции *G. glaucus* (оз. Чайка, 2013 г.) зарегистрирован максимальный среди всех исследованных выборок этого года уровень полиморфизма и представлен пятью последовательностями: glaB1, glaB2, glaB3, glaB4 и glaB6. Аналогично популяции пр. Чистый, доминирующей являлась инвертированная последовательность glaB1 (общая частота 0,606) (таблица 23, рисунок 18). В выборке 2013 года с низкими частотами встречаемости обнаружены последовательности glaB4 (в гетерозиготном состоянии в сочетании со стандартной последовательностью glaB1–glaB1.4), ранее идентифицированная в оз. Пеньковое [Шартон и др., 2010], glaB6 (в гетерозиготном состоянии в

сочетании с последовательностью glaB2 – glaB2.6), ранее описанная исключительно для системы пр. Карасевка (таблица 23, рисунок 26).

Плечо C представлено тремя последовательностями (glaC1, glaC2, glaC3) с преобладающей стандартной последовательностью glaC1 (средняя частота 0,956) (таблица 23). Гетерозиготная последовательность glaC2 (0,033) зарегистрирована только в выборке 2014 года, а glaC3 (средняя частота 0,027) зафиксирована в течение всего периода исследования водоема (таблица 23, рисунки 19, 27).

Плечо D *G. glaucus* оз. Чайка демонстрировало максимальный уровень полиморфизма среди всех исследованных хромосомных плеч личинок хирономид и представлено шестью хромосомными последовательностями (glaD1, glaD2, glaD3, glaD5, glaD6, glaD7). В оз. Чайка, аналогично другим исследованным водоемам г. Калининграда, установлено преобладание стандартной последовательности glaD1 (средняя частота 0,853) (таблица 23, рисунок 20). Гетерозиготные последовательности glaD2 и glaD3 зафиксированы с невысокой частотой (0,037 и 0,045 соответственно) (таблица 23, рисунок 21). У двух особей плечо D представлено последовательностью glaD5 (0,039) в выборке 2013 года, которая ранее выявлена исключительно в системе пр. Карасевка (выборка 2014 года) (таблица 23, рисунок 28). Локализованы хромосомные последовательности glaD6 и glaD7, отмеченные ранее в пр. Нижний и оз. Пеньковское соответственно (таблица 23, рисунки 30, 31) [Калинина, Винокурова, 2017, 2017 (1); Винокурова, Калинина, 2019].

Плечи EF мономорфны и представлены стандартными последовательностями дисков glaE1 и glaF1. Данная абсолютная мономорфность III хромосомы зафиксирована ранее для популяции *G. glaucus* пр. Нижний (выборки 2013 и 2014 гг.) (таблица 23, рисунок 22). Между плечами F и G (IV) обнаружен эктопический контакт типа T–T, как пример эктопических контактов разных типов в политенных хромосомах хирономид, который можно рассматривать в качестве одного из механизмов редукции хромосом в эволюции кариотипа (таблица 23, рисунок 34) [Стегний, 1993, 2006; Калинина, Винокурова, 2017, 2017(1)].

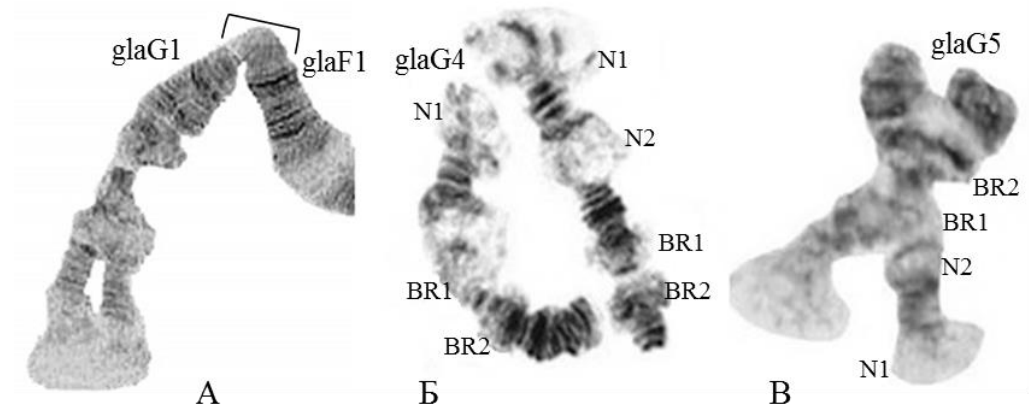


Рисунок 34 – А – эктопическая конъюгация плеч G и F (отмечена квадратной скобкой) типа Т–Т, Б – гетерозиготная инверсия G1.4 (асинапсис гомологов); В – гетерозиготная инверсия G1.5. Арабскими цифрами и латинскими буквами обозначены участки хромосом. BR – кольцо Бальбиани, N – ядрышковый организатор (выполнен автором)

Плечо G представлено последовательностями: glaG1, glaG4, glaG5. Следует отметить, что набор последовательностей, асинапсис гомологов в отделах 6-8 и структура гетерозиготной инверсии G1.5 хромосомы оз. Чайка совпадают с ранее описанными для водоемов Саратовской области Дурновой с соавторами (таблица 23, рисунок 34) [Дурнова и др., 2014]. Несмотря на то, что частота последовательности glaG4 невысока (0,314), данная последовательность идентифицирована в большинстве водоемов и закрепляется в популяциях *G. glaucus* Калининградской области. Последовательность glaG5 зарегистрирована в гетерозиготном состоянии у шести особей со средней частотой 0,056 за весь период исследования (таблица 23, рисунок 34).

В кариофонде популяции *G. glaucus* оз. Чайка преобладает стандартная геномная комбинация (30,3%). Инвертированная последовательность glaB2 в гетерозиготном сочетании glaB1.2. и последовательность glaG4 в гетерозиготном сочетании glaG1.4. включены в 31,8% и 34,2% геномных комбинаций соответственно (таблица 24).

Таблица 24 – Типы геномных комбинаций в популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Чайка

Геномные комбинации \ Месяц/год	06/2013	08/2014	Всего
1	2	3	4
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G11	14	20	34
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G14	5	4	9
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	1
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G15	-	1	1
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G11	1	1	2
A11 B12 C11 D12 E11 F11 G14	1	-	1
A11 B12 C11 D13 E11 F11 G11	2	1	3
A11 B12 C11 D11 E11 F11 G11	3	2	5
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G11	1	1	2
A11 B13 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	1
A11 B14 C11 D11 E11 F11 G11	1	-	1
A11 B26 C11 D11 E11 F11 G11	2	-	2
A11 B26 C11 D11 E11 F11 G14	1	-	1
A11 B12 C13 D11 E11 F11 G14	2	1	3
A11 B22 C11 D11 E11 F11 G14	1	-	1
A11 B11 C12 D11 E11 F11 G11	-	1	1
A11 B11 C12 D11 E11 F11 G14	-	1	1
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G14	-	4	4
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	1
A11 B11 C11 D11 E11 F11 G15	1	1	2
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G11	-	1	1
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G11	2	1	3
A22 B11 C11 D11 E11 F11 G14	3	1	4
A13 B11 C11 D11 E11 F11 G11	1	3	4
A13 B11 C11 D12 E11 F11 G15	1	-	1
A13 B11 C11 D11 E11 F11 G14	1	1	2
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G14	2	1	3
A12 B11 C11 D11 E11 F11 G44	-	1	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G11	-	5	5
A22 B22 C11 D11 E11 F11 G11	-	1	1
A12 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	1
A22 B12 C11 D11 E11 F11 G14	-	1	1
A12 B11 C11 D13 E11 F11 G11	1	1	2
A12 B11 C11 D16 E11 F11 G11	-	1	1
A13 B11 C11 D16 E11 F11 G14	1	-	1
A11 B12 C11 D17 E11 F11 G11	-	2	2
A11 B11 C11 D17 E11 F11 G11	1	-	1
A11 B11 C11 D15 E11 F11 G15	2	-	2
Всего 38	n=51	n=61	n=112

Примечание: полужирным шрифтом выделены особи с различными геномными комбинациями.

Общие показатели инверсионного полиморфизма популяции *G. glaucus* оз. Чайка представлены в таблице 25.

Таблица 25 – Показатели инверсионного полиморфизма в популяции *Glyptotendipes glaucus* озера Чайка

Показатели полиморфизма / Месяц/год	06/2013	08/2014	Общие/средние показатели по водоемам
1	2	3	4
Количество исследованных особей (абсолютное число)	51	61	112
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	14	20	34
Число гетерозиготных инверсий на особь	1,16	1	1,08
Число гомозиготных инверсий на особь	0,14	0,15	0,15
Число инверсионных последовательностей	14	11	13
Число геномных комбинаций	24	28	26
Отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0,58	0,39	0,50
Индекс инверсионного полиморфизма, %	22,66	19,94	21,3

В популяции *G. glaucus* оз. Чайка, как и в вышеописанных популяциях, наблюдается высокий уровень гомо- и гетерозиготных инверсий на особь (1,23), что обусловлено преобладанием гетерозиготных сочетаний glaB1.2 и glaG1.4 над стандартными гомозиготами glaB1.1 и glaG1.1 (таблицы 24, 25).

Следует отметить, что значение индекса инверсионного полиморфизма кариотипа *G. glaucus* (21,3%) оз. Чайка находится в пределах данных показателей для системы пр. Карасевка и указывает на средний уровень геномной изменчивости (таблица 25).

3.4. Сравнительный анализ данных инверсионного полиморфизма природных популяций *Glyptotendipes glaucus*

В качестве одного из основных показателей инверсионного хромосомного полиморфизма популяций хирономид используют число гетерозиготных инверсий на особь (уровень естественного инверсионного полиморфизма) – общее число обнаруженных гетерозиготных последовательностей во всех плечах

хромосом на число особей в выборке (таблица 26) [Винокурова и др., 2016, 2019; Столь и др., 2016; Калинина, Винокурова, 2017; Vinokurova et al., 2018].

Таблица 26 – Средние показатели инверсионного полиморфизма популяций *Glyptotendipes glaucus* малых водоемов Калининградской области (2012 – 2015 гг.)

Водоемы Показатели полиморфизма	Озеро Школь ное	Система прудов Карасев ка	Пруд Ботаничес кого сада	Пруд Нижний	Озеро Пенько вое	Пруд Чистый	Озеро Чайка
1	2	3	4	5	6	7	8
Количество исследованных особей (абсолютное число)	200	112	45	100	60	113	112
Количество особей со стандартным кариотипом (абсолютное число)	51	21	3	8	6	32	34
Процент особей со стандартным кариотипом, %	25,5	18,75	6,66	8	10	28,31	30,35
Число гетерозиготных инверсий на особь	1,04	1,24	1,61	1,08	0,89	0,84	1,08
Число гомозиготных инверсий на особь	0,26	0,23	0,66	0,28	0,22	0,13	0,15
Число гомо- и гетерозиготных инверсий на особь	1,3	1,47	2,27	1,36	1,11	0,97	1,23
Число инверсионных последовательнос тей	11	9	6	7	5	6	13
Число геномных комбинаций	23	17	16	14	11	13	26
Отношение числа инверсионных последовательнос тей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК)	0,48	0,53	0,38	0,50	0,45	0,46	0,50
Индекс инверсионного полиморфизма кариотипа, %	24,03	26,44	49,96	25,54	21,24	16,12	21,3

Известны данные об уровне естественного инверсионного полиморфизма *G. glaucus* для популяций Саратовской, Брянской и Калининградской областей (таблица 27) [Belyanina, Durnova, 1998; Беянина, 2014; Шартон и др., 2010].

Таблица 27 – Сравнительные данные по инверсионному полиморфизму *Glyptotendipes glaucus* трех областей РФ

Область, год, авторы исследований	Саратовская область		Брянская область	Калининградская область	
	1998 (Беянина, Дурнова)	2011 (Беянина)	2011 (Беянина)	2007 (Шартон)	2019 (Калинина)
Число гетерозиготных инверсий на особь	0,70 – 1,25	0,96 – 1,90	0,61 – 1,07	0,69 – 1,25	0,84 – 1,61

В популяциях *G. glaucus* водоемов Калининградской области показатель естественного полиморфизма не превысил известного уровня для популяций Саратовской и Брянской областей и варьировал от 0,84 (пруд Чистый) до 1,61 (пруд Ботанического сада), составляя в среднем 1,11 (таблицы 26, 27).

Зафиксированы высокие показатели числа гомо- и гетерозиготных инверсий на особь в популяциях *G. glaucus* Калининградской области – от 0,97 (пр. Чистый) до 2,27 (пр. Ботанического сада), составляя в среднем 1,38. Число гомо- и гетерозиготных инверсий на особь в пр. Ботанического сада превышало до 2-х раз этот показатель для других исследованных малых водоемов, как и значение уровня инверсионного полиморфизма (таблица 26). Высокие значения данных показателей, как и значительно меньший процент особей со стандартным кариотипом (от 6,66 до 30,35%), обусловлены преобладанием во всех популяциях *G. glaucus* водоемов г. Калининграда и оз. Чайка инвертированной последовательности glaB2 в гомо- и гетерозиготных генотипических комбинациях (glaB1.2, glaB2.2) над стандартной последовательностью glaB1. Комбинация A11 B12 C11 D11 E11 F11 G11 демонстрирует наибольшую частоту встречаемости в геномах популяций *G. glaucus*. Относительно низкая частота glaB1 является результатом внутривидовой дивергенции с закреплением

гомозиготной инверсии glaB2 при образовании инверсионных комплексов с последовательностями glaB3, glaB5 и glaB6 (рисунки 17, 18, 26). Исследования подтверждают, что инверсионная последовательность glaB2 «включается» в геномные комбинации большинства кариотипов исследованных особей и составляет около 54% [Калинина и др., 2025].

Важно подчеркнуть, что последовательность glaB2 является универсализированной частью генома не только для калининградских популяций *G. glaucus*, но и для популяций Брянской и Саратовской областей. Последовательность glaB2 ранее также идентифицирована в зоне чернобыльских выбросов Брянской области, и в антропогенно загрязненных водоемах г. Саратова [Belyanina, Durnova, 1998; Дурнова, 2010; Белянина, 2014; Дурнова и др., 2014]., что позволяет считать последовательность glaB2 одним из показателей экологического неблагополучия водной среды [Калинина, Винокурова, 2013].

В популяциях *G. glaucus* водоемов г. Калининграда и оз. Чайка установлена эврихорность не только последовательности glaB2, но и последовательностей glaA2, glaB3, glaD2, glaG4 в хромосомах I (AB), II (CD) и IV (G), которая демонстрирует вариативность и динамичность данной части генома, обнаруженной в более ранних исследованиях [Шартон и др., 2010]. Следует отметить, что инверсионные последовательности glaG4 и glaA2 имеют высокую частоту в кариотипах особей: 28% и 23% соответственно. Указанные последовательности стабильно обнаруживаются в кариотипах личинок природных популяций *G. glaucus* Саратовской и Брянской областей [Дурнова, 2010; Белянина, 2014; Дурнова и др., 2014].

Исследования Дурновой и Беляниной (2006) утверждают, что такой хромосомной дифференциации способствует заселение популяциями одного вида разных водных макрофитов или других субстратов. Хириноиды перифитона, наряду с образованием новых последовательностей генов, также быстро закрепляют «проверенные» адаптивные генетические последовательности, так как по экологическим условиям прибрежная зона относится к неоднородной

экологической нише [Дурнова, Беянина, 2006; Дурнова, 2010; Беянина, 2014; Дурнова и др., 2014].

В целом, за период исследования (2012 – 2015 гг.) популяций *G. glaucus* выявлено и картировано 8 новых для вида последовательностей дисков хромосом: glaC4, glaD6, glaD7, glaD8, glaE9, glaG6, glaG7, glaG8. Следует отметить, что последовательности glaC4, glaD6, glaD7 и glaE9 детектированы неоднократно в нескольких водоемах, что свидетельствует о постепенном закреплении данных последовательностей в популяциях исследуемого вида в водоемах региона. Необходимо подчеркнуть факт пролонгированного закрепления последовательностей glaB5, glaB6 и glaE6+glaF7 в генофонде *G. glaucus*, в связи с тем, что данные последовательности дисков были зафиксированы в нем 2010 г. и продолжают присутствовать (приложение Д) [Калинина, Винокурова, 2024].

Вариации кариотипа в калининградских популяциях *G. glaucus*, выражающиеся в полиморфности разных плеч хромосом (AB, CD или G в зависимости от экологических условий водоема), являются признаком микроэволюционных процессов. Данные изменения, вероятно спровоцированные ионами тяжелых металлов, ведут к закреплению новых инверсионных последовательностей в геноме. Таким образом, доминантный статус и специфика хромосомного полиморфизма в популяциях *G. glaucus* служат одним из критериев экологического неблагополучия водной среды.

Для выявления взаимосвязи между показателями уровня естественного хромосомного полиморфизма *G. glaucus* и качественно-количественным содержанием тяжелых металлов, возможно, влияющих на структуру и функцию хромосом, проведен химический анализ ДО водоемов. В качестве исходных концентраций, оказывающих влияние, приняты константные превышения ПДК для Zn, Cr, Co, Ni, Cu, Fe (таблица 28).

Таблица 28 – Предельно-допустимые концентрации тяжелых металлов в донных отложениях водоемов Калининградской области и средние значения основных показателей уровня естественного хромосомного полиморфизма природных популяций *Glyptotendipes glaucus*

Название водоема	Год	Элемент, мг/кг				
		I класс опасности	II класс опасности			
		Zn 23,0*	Cr 6,0*	Co 5,0*	Ni 4,0*	Cu 3,0*
Школьное озеро	2014	55,2 ± 5,9	20,3 ± 2,2	7,6 ± 0,8	10,7 ± 1,1	20,2 ± 2,1
	2015	41,3 ± 4,4	25,4 ± 2,7	15,3 ± 1,6	14,1 ± 1,5	20,3 ± 2,2
Карасевка система прудов	2014	17,2 ± 1,8	11,2 ± 1,2	7,4 ± 0,8	5,3 ± 0,6	7,3 ± 0,8
	2015	24,4 ± 2,6	8,3 ± 0,9	8,2 ± 0,9	3,4 ± 0,4	14,5 ± 1,5
пруд Ботанического сада	2014	44,5 ± 4,7	8,2 ± 0,9	12,4 ± 1,3	17,3 ± 1,8	14,6 ± 1,6
	2015	18,7 ± 2	10,4 ± 1,1	10,6 ± 1,1	14,6 ± 1,6	9,6 ± 1,0
Нижний пруд	2013	20,3 ± 2,2	11,3 ± 1,2	7,6 ± 0,8	5,6 ± 0,6	9,3 ± 1,0
	2014	36,6 ± 3,9	15,6 ± 1,7	8,5 ± 0,9	4,0 ± 0,4	16,1 ± 1,7
Пеньковское озеро	2013	48,3 ± 5,1	12,4 ± 1,3	7,2 ± 0,8	5,9 ± 0,6	10,5 ± 1,1
	2014	60,1 ± 6,4	18,6 ± 2,0	7,3 ± 0,8	9,1 ± 1,0	18,3 ± 1,9
Чистый пруд	2013	38,4 ± 4,1	10,7 ± 1,1	9,3 ± 1,0	6,3 ± 0,7	16,4 ± 1,7
	2014	41,3 ± 4,4	16,6 ± 1,8	8,3 ± 0,9	4,0 ± 0,4	15,6 ± 1,7
озеро Чайка	2013	12,5 ± 1,3	2,2 ± 0,2	3,3 ± 0,4	3,2 ± 0,3	9,3 ± 1,0
	2014	10,3 ± 1,1	1,4 ± 0,1	2,1 ± 0,2	3,1 ± 0,3	9,3 ± 1,0

Продолжение таблицы 28

Название водоема	Год	Элемент, мг/кг	Суммарный уровень содержания металлов, превышающих ПДК, мг/кг	Среднее число гетерозиготных инверсий на особь	Среднее значение ЧИП/ ЧГК
		III класс опасности			
		Fe 3800*			
Школьное озеро	2014	12600 ± 1340,4	12714,0 ± 1352,6	0,92	0,45
	2015	16600 ± 1766	16716,4 ± 1778,3	1,22	0,50
Карасевка система прудов	2014	9300 ± 989,4	9331,2 ± 992,7	1,47	0,55
	2015	6000 ± 638,3	6058,8 ± 644,6	1,30	0,45
пруд Ботанического сада	2014	11800 ± 1255,3	11897,0 ± 1265,6	1,39	0,24
	2015	8700 ± 925,5	8745,2 ± 930,3	1,82	0,54
Нижний пруд	2013	9500 ± 1010,6	9533,8 ± 1014,2	1,03	0,38
	2014	7000 ± 744,7	7076,8 ± 752,9	1,41	0,82
Пеньковское озеро	2013	5200 ± 553,2	5284,3 ± 562,2	1,15	0,50
	2014	6000 ± 638,3	6113,4 ± 650,4	1,52	0,44
Чистый пруд	2013	10000 ± 1063,8	10081,1 ± 1072,5	0,84	0,38
	2014	6000 ± 638,3	6081,8 ± 647	1,04	0,42
озеро Чайка	2013	2800 ± 297,9	9,3 ± 1,0	1,16	0,58
	2014	2200 ± 234	9,3 ± 1,0	1,0	0,39

Примечания:

* - Предельно допустимые концентрации (ПДК).

Текстом красного цвета выделены значения, превышающие ПДК.

На рисунке 35 А представлен график, распределяющий водоемы по степени их загрязненности металлами, на рисунке Б – график, показывающий полученные значения уровня инверсионного полиморфизма за период исследования.

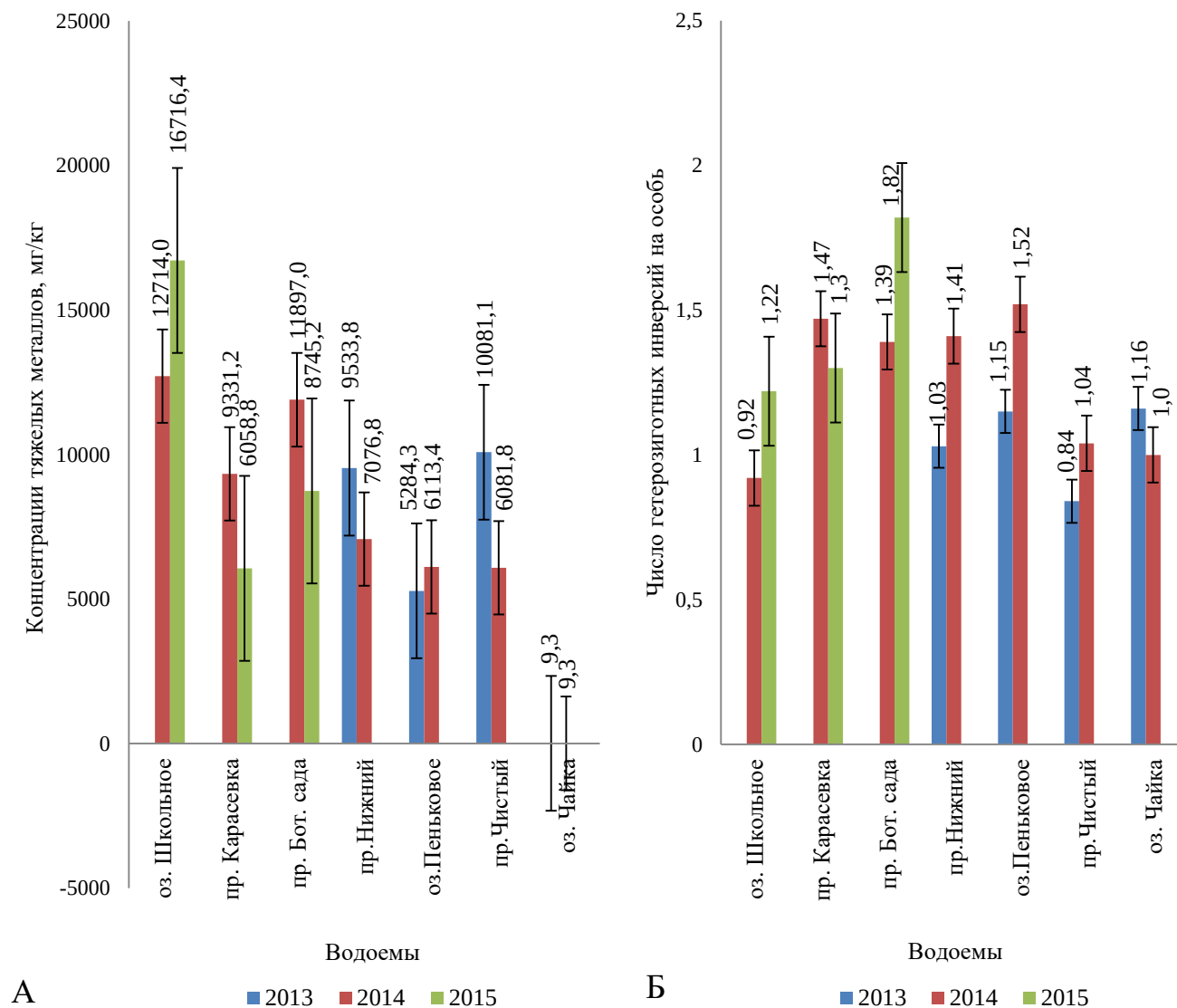


Рисунок 35 – Концентрации металлов, превышающих ПДК в донных отложениях (А), и число гетерозиготных инверсий на особь в природных популяциях *Glyptotendipes glaucus* (Б) водоемов Калининградской области 2013-2015 гг.

Из рисунка 35 следует, что прямая зависимость среднего числа гетерозиготных инверсий на особь от концентрации металлов прослеживается только в трех из семи водоемов: оз. Школьное и оз. Пеньковое – число гетерозиготных инверсий на особь увеличивается в связи с возрастанием

концентраций металлов; системе пр. Карасевка – число гетерозиготных инверсий на особь уменьшается вместе со снижением концентрации металлов. В прудах Ботанического сада, Нижнем и Чистом данный показатель зафиксирован в обратно пропорциональной зависимости (таблица 28, рисунок 35).

Показатель отношения числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций (ЧИП/ЧГК) использован в качестве дополнительного критерия, который показывает уровень адаптивных возможностей генома популяции. В изменяющихся условиях популяция хирономид использует все инверсионные последовательности для формирования максимально возможного числа генотипических сочетаний. Таким образом, величина показателя ЧИП/ЧГК отражает пластичность популяции и чем меньше этот показатель, тем выше пластичность и наоборот [Винокурова и др., 2008; Шартон и др., 2010]. В популяциях *G. glaucus* Калининградской области показатель ЧИП/ЧГК варьировал от 0,38 (пр. Ботанического сада) до 0,53 (система пр. Карасевка) (таблица 26).

При сопоставлении данных химического анализа ДО в водоемах Калининградской области и показателей ЧИП/ЧГК установлена обратно пропорциональная зависимость. Зафиксировано увеличение показателя ЧИП/ЧГК при уменьшении общего уровня содержания металлов в ДО, превышающих ПДК, в трех водоемах: пр. Ботанического сада, пр. Нижний и пр. Чистый по годам (таблица 28, рисунок 36).

В целом, данная изменчивость и нестабильность двух показателей инверсионного полиморфизма, возможно, связана с дифференцированной ответной реакцией природных популяций *G. glaucus* на воздействие определенных металлов (Zn, Cr, Cu), которые участвуют в процессах стабилизации белковых структур, в том числе и в хромосомах [Белоногова, Беянина, 2003; Винокурова и др., 2008; Голованова, 2008; Полуконова, 2015; Винокурова, Калинина, 2019].

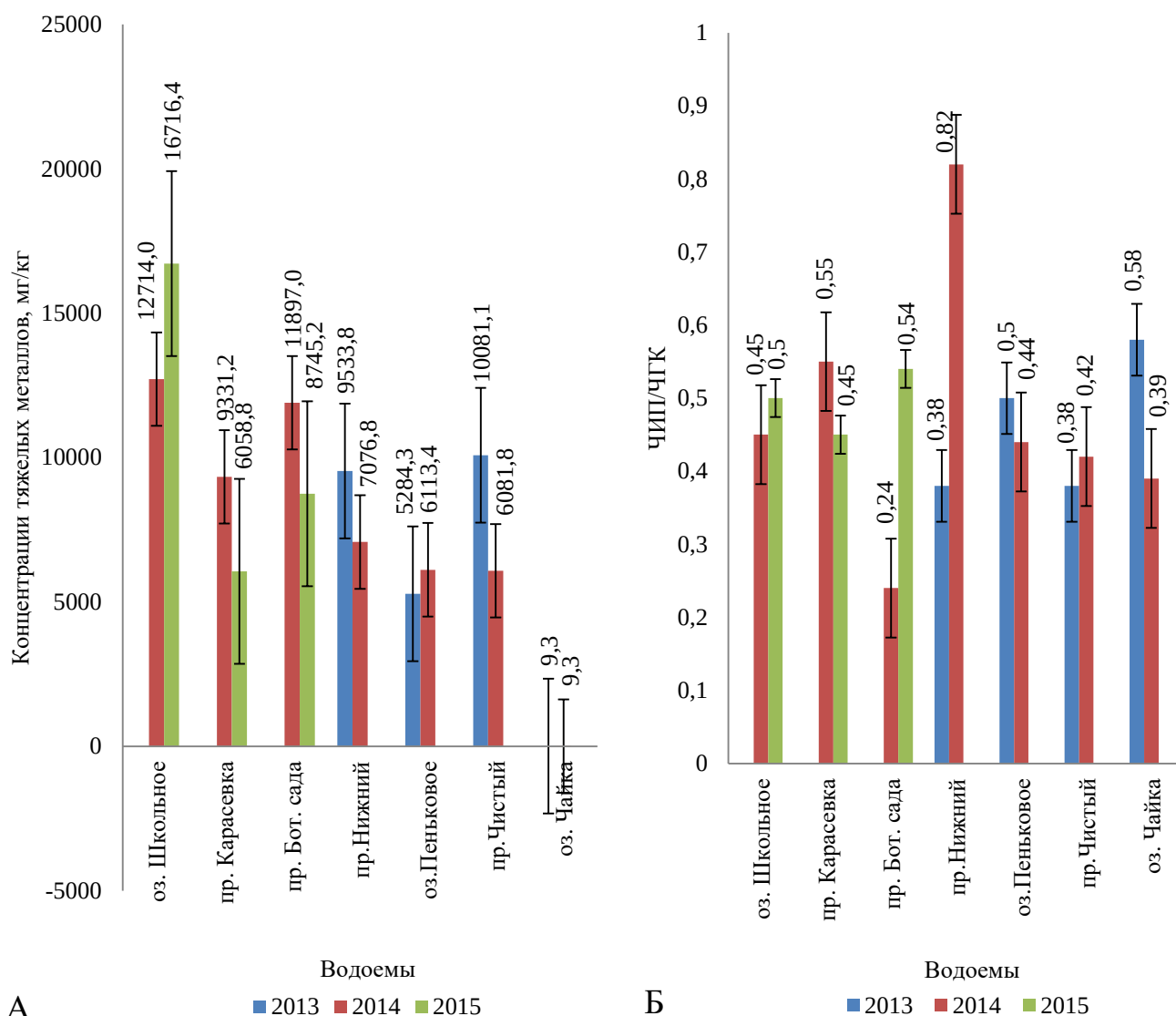


Рисунок 36 – Концентрации металлов, превышающих ПДК в донных отложениях (А), и отношение числа инверсионных последовательностей к числу геномных комбинаций в природных популяциях *Glyptotendipes glaucus* (Б) водоемов Калининградской области 2013-2015 гг.

Так, в пр. Ботанического сада наблюдается увеличение числа гетерозиготных инверсий на особь и ЧИП/ЧГК при превышении ПДК по Cr и Cu, в пр. Нижний – при превышении ПДК по Zn, Cr и Cu, а в пр. Чистый – по Zn и Cr (таблица 28, рисунки 35, 36).

Следует отметить, что в популяции *G. glaucus* оз. Чайка зафиксировано превышение по Cu в ДО в 2013 и 2014 гг. в 3 раза, среднее число гетерозиготных

инверсий и показатель ЧИП/ЧГК уменьшились с 1,16 до 1,0 и с 0,58 до 0,39 соответственно (таблица 28, рисунки 35, 36).

Известно, что соединения Zn, Cu и Cr в той или иной мере участвуют в процессах стабилизации белковых структур, в том числе и в хромосомах. Соединения Zn входят в состав «цинковых пальцев» – фрагментов белков, содержащих около 20 кодируемых аминокислотных остатков. Функция данных структур до конца не определена, но, возможно, «цинковые пальцы» являются регуляторами транскрипции, а также участвуют и в неспецифических взаимодействиях, стабилизирующих ДНК-белковый комплекс [Сингер, Берг, 1998].

Cu – ультрамикроэлемент, входящий в элементарный химический состав клетки. Ионы Cu находятся в клетке в виде комплексных соединений с биологически активными веществами: нуклеиновыми кислотами, аминокислотами, биогенными аминами, гормонами, или входят в состав белков и активных центров ферментов [Николаев, 1984; Химическая ..., 1990; Корольков, Скоробогатов, 2005]. Таким образом, ионы Cu регулируют многие окислительно-восстановительные процессы клетки, влияя при этом на углеводный и белковый обмен. Установлено, что ДНК, липиды и нуклеиновые кислоты в большей степени подвергаются разрушительному эффекту. Так, антиоксидантный фермент супероксиддисмутаза, содержащий медь и цинк, является основой биомеханизма, выполняющего защитные функции этих структур [Николаев, 1984; Волыхина, 2009]. Соединения Cr, в свою очередь, регулируют синтез и участвуют в поддержании конформации ДНК и РНК, образуя ковалентные связи между пуриновыми и пиримидиновыми основаниями [Микроэлементозы ..., 1991; Barceloux, 1999; Jeejeebhoy, 1999].

Из вышеуказанного следует, что соединения Zn, Cu и Cr, которые относятся к ТМ, могут идиопатически и в разной степени оказывать мутагенное воздействие на генетический аппарат клеток, приводящее к его трансформации.

Известно, что общими источниками поступления для соединений Zn, Cu и Cr в природные воды, а, следовательно, и в ДО, являются не только промышленные

выбросы, отходы, сточные воды и атмосферные осадки, но и удобрения, пестициды, содержащие данные металлы, а также процесс сжигания твердых и жидких видов топлива [Богдановский, 1994; Влияние ..., 2014, Столь, Калинина, 2016]. В настоящее время пр. Ботанического сада, пр. Нижний и пр. Чистый располагаются в подобных зонах повышенной антропогенной нагрузки.

Из чего следует, что превышение ПДК по Cr и Cu в ДО пр. Ботанического сада можно объяснить введением в почвы Ботанического сада удобрений и пестицидов с примесью данных металлов. Далее происходит естественная эрозия почвы, а затем миграция в водоем металлов посредством вымывания остатков удобрений и ядохимикатов из плодородного слоя почвы. Превышение ПДК по Zn, Cr и Cu в ДО пр. Нижний, по Zn и Cr в ДО пр. Чистый указывает на высокую степень загрязненности, в связи с тем, что водоемы являются рекреационными зонами. В настоящее время данные водоемы подвергаются интенсивной застройке и подвержены поступлению сточных вод, а также располагаются рядом с дорожными развязками, что приводит к большой степени самоосаждения загрязняющих веществ из воздуха на поверхность водоемов, которые в итоге куммулируются в ДО.

Исследования оз. Чайка показали превышение содержания только по Cu в ДО водоема. Установлено, что в составе взвесей Cu переносятся дальше от источника загрязнения, чем, цинк и хром [Филенко, Михеева, 2007]. Таким образом, можно предположить, что высокое содержание Cu в ДО оз. Чайка обусловлено расположением водоема рядом с главной автотрассой национального парка «Куршская коса».

Известно, что ТМ дифференцированно накапливаются в гидробионтах.

Интенсивная антропогенная нагрузка приводит к наибольшим концентрациям металлов в ДО в силу их высокой аккумулярующей способности [Богдановский, 1994; Влияние ..., 2014; Винокурова и др., 2021]. Основная масса тяжелых металлов поступает в организм личинок хирономид через пищу (бактерии, детрит) и из среды обитания через покровы тела. Результатом является кумуляция тяжелых металлов в концентрациях, значительно превышающих даже

ПДК водной среды, что приводит к мутагенезу хромосом половых клеток, который реализуется в последующих поколениях через отбор и закрепление в генофонде популяций [Клишко и др., 2005; Дурнова и др., 2017].

Предложенный в работе индекс variability инверсионного полиморфизма кариотипа демонстрирует переходную степень изменчивости генетической структуры исследованных популяций (16%-49%) и указывает на способность генома к модификации и, следовательно, на расширение адаптивных возможностей популяций *G. glaucus* (страница 47 работы).

Можно предположить, что геном *G. glaucus* в условиях пр. Ботанического сада, пр. Нижний, пр. Чистый и оз. Чайка находится на стадии «поиска» адаптивного диапазона. Показателем этого процесса являются новые инверсии и эктопические контакты, зафиксированные в период исследования. В то время, как показатели числа гетерозиготных инверсий на особь и ЧИП/ЧГК для популяций *G. glaucus* оз. Школьное, системы пр. Карасевка и оз. Пеньковое указывают на устойчивость генома данных популяций, в процессе приспособления личинок исследованного вида к среде обитания.

Для установления корреляции между кариотипическими показателями природных популяций *G. glaucus* с тяжелыми металлами, превышающими ПДК в ДО водоемов Калининградской области, проведен корреляционный анализ Спирмена (таблица 29). На основании полученных данных корреляционного анализа по Спирмену можно сделать вывод о том, что показатель количественного содержания Zn отрицательно умеренно коррелирует с последовательностями группы «glaD3 и другие». Показатель количественного содержания Zn отрицательно умеренно коррелирует с последовательностью glaE1. Показатель количественного содержания Zn положительно умеренно коррелирует с последовательностями группы «glaE3 и другие».

Таблица 29 – Корреляция интегральных кариотипических показателей природных популяций *Glyptotendipes glaucus* и тяжелых металлов, превышающих ПДК в донных отложениях водоемов Калининградской области

Последовательность	Элемент, мг/кг						Суммарный уровень содержания металлов, превышающих ПДК, мг/кг	Среднее число гетерозиготных инверсий на особь	Среднее значение ЧИП/ЧГК
	Zn	Cr	Co	Ni	Cu	Fe			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
glaA1	-0,21	0,27	-0,21	-0,43*	-0,21	-0,17	-0,18	-0,04	0,43
glaA2	0,30	-0,17	0,23	0,58**	0,21	0,32	0,34	-0,01	-0,51*
glaA3 и другие	-0,40	-0,39	-0,24	-0,68**	-0,10	-0,60**	-0,65**	0,03	0,28
glaB1	-0,36	-0,48*	-0,28	-0,42	-0,19	-0,19	-0,22	-0,72**	-0,31
glaB2	0,36	0,41	0,22	0,47*	0,13	0,22	0,26	0,60**	0,15
glaB3 и другие	-0,31	0,19	0,26	-0,29	-0,12	-0,12	-0,15	0,54*	0,82**
glaC1	0,03	-0,24	-0,10	0,58**	-0,35	0,33	0,32	0,18	-0,26
glaC2	-0,27	-0,21	0,06	-0,57**	0,09	-0,41	-0,42	-0,08	0,08
glaC3 и другие	0,09	0,31	-0,13	-0,26	0,22	-0,11	-0,11	-0,36	0,09
glaD1	-0,21	0,06	-0,34	-0,07	-0,06	-0,09	-0,07	-0,46*	-0,13
glaD2	0,40	0,16	0,50*	0,21	0,21	0,14	0,17	0,50*	0,07
glaD3 и другие	-0,61**	-0,27	-0,41	-0,44*	-0,45*	-0,21	-0,28	0,05	0,35
glaE1	-0,54*	-0,20	-0,48*	-0,56**	-0,26	-0,32	-0,38	0,03	0,28
glaE3 и другие	0,54*	0,20	0,48*	0,56**	0,26	0,32	0,38	-0,03	-0,28
glaF1	-0,10	-0,14	0,02	-0,02	-0,04	-0,18	-0,16	0,14	-0,21
glaF3 и другие	0,10	0,14	-0,02	0,02	0,04	0,18	0,16	-0,14	0,21
glaG1	-0,16	0,26	-0,01	-0,36	0,12	-0,08	-0,04	-0,30	0,24
glaG3 и другие	0,16	-0,26	0,01	0,36	-0,12	0,08	0,04	0,30	-0,24

Примечания:

* - статистическая значимость на уровне $p \leq 0,05$.

** - статистическая значимость на уровне $p \leq 0,01$.

Показатель количественного содержания Cr отрицательно умеренно коррелирует с последовательностью glaB1: чем больше значение Cr, тем меньше значение glaB1.

Показатель количественного содержания Co положительно умеренно коррелирует с последовательностью glaD2 и последовательностями группы «glaE3 и другие». Показатель Co отрицательно умеренно коррелирует с последовательностью glaE1.

Корреляционный анализ по Ni показывает обширное влияние данного металла на лабильную часть генома исследованного вида *G. glaucus* в плечах хромосом A, B, C, D и E. Показатель количественного содержания Ni

отрицательно умеренно коррелирует с последовательностями glaA1, glaC2, glaE1 и последовательностями групп «glaA3 и другие», «glaD3 и другие»: чем больше значение показателя Ni, тем меньше значения указанных последовательностей. Показатель Ni положительно умеренно коррелирует с последовательностями glaA2, glaB2, glaC1 и последовательностями группы «glaE3 и другие»: чем больше значение показателя Ni, тем больше значение последовательностей glaA2, glaB2, glaC1 и последовательностей группы «glaE3 и другие».

Показатель количественного содержания Cu отрицательно умеренно коррелирует с последовательностями группы «glaD3 и другие». Показатель Fe отрицательно умеренно коррелирует с последовательностями группы «glaA3 и другие».

Общий уровень содержания металлов, превышающих ПДК отрицательно умеренно коррелирует с показателем последовательностей группы «glaA3 и другие».

Корреляционный анализ данных интегральных показателей естественного хромосомного полиморфизма *G. glaucus* показывает следующие закономерности. Показатель среднего числа гетерозиготных инверсий на особь отрицательно сильно коррелирует с последовательностями glaB1 и glaD1: чем больше значение показателя среднего числа гетерозиготных инверсий на особь, тем меньше значение последовательностей glaB1 и glaD1. Показатель среднего числа гетерозиготных инверсий на особь положительно умеренно коррелирует с последовательностями glaB2, glaD2 и последовательностями группы «glaB3 и другие»: чем больше значение показателя среднего числа гетерозиготных инверсий на особь, тем больше значение показателей glaB2, glaD2 и «glaB3 и другие».

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что показатель среднего значения ЧИП/ЧГК отрицательно умеренно коррелирует с последовательностью glaA2 и положительно сильно коррелирует с последовательностями группы «glaB3 и другие».

Возможно, таким образом, природные популяции *G. glaucus* создают цитогенетические комплексы систем регулирования ответных реакций к содержанию ТМ в донных отложениях для стабильного функционирования организма. Сравнительный и корреляционный анализ указывают на прямую зависимость показателей хромосомного инверсионного полиморфизма *G. glaucus* Калининградской, Саратовской, Брянской областей от уровня загрязнения водоемов различными типами поллютантов: ионами тяжелых металлов (Калининградская обл.), долгоживущими радионуклидами (Брянская обл.), нитратами и ионами аммиачного азота (Саратовская обл.). Данное предположение не противоречит механизмам адаптаций и процессам микроэволюции организмов вследствие давления отбора [Дурнова, 2010; Шартон и др., 2010; Беянина, 2014; Дурнова и др., 2014].

Исследования показали, что для водоемов Калининградской области вид *G. glaucus* является наиболее распространенным, в связи с этим, кариотипы личинок данного вида можно использовать как цитогенетическую модель для экологического мониторинга качества водной среды, при этом через анализ хромосомного инверсионного полиморфизма оценивать внутривидовые адаптивные процессы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование подтверждает, что кариотипы личинок вида *G. glaucus* могут быть использованы как цитогенетическая модель для экологического мониторинга качества водной среды. Анализ хромосомного инверсионного полиморфизма позволяет оценивать внутривидовые адаптивные процессы.

На основании полученных данных сформулированы следующие **выводы**:

1. Выявлен широкий ареал фитофильного вида *G. glaucus* в странах Евразии, Великобритании, Северо-западных и Центральных регионах России. В таксоценозах хирономид водоемов Калининградской области *G. glaucus* – преимущественно доминантный и эврихорный вид. Преобладание фитофильного *G. glaucus* связано с толерантностью к разным грунтам и благоприятным аэробным условиям в зарослях макрофитов водоемов.

2. Установлена отрицательная логарифмическая зависимость индекса доминирования Паля-Ковнацки *G. glaucus* и показателей концентраций тяжелых металлов для оз. Чайка. Суммарное содержание тяжелых металлов (Zn, Cr, Co, Fe, Mn, Cu) в данном водоеме было минимальным, превышение ПДК отмечено только по Cu, а также установлены минимальные значения по Zn, Cr, Co, Fe, Mn по сравнению с водоемами городской черты.

3. Выявлено и картировано 8 новых инверсионных последовательностей дисков хромосом *G. glaucus*. Четыре последовательности (glaC4, glaD6, glaD7 и glaE9) детектированы неоднократно, что указывает на постепенное закрепление данных последовательностей в геномах популяций Калининградской области.

4. Уровень естественного хромосомного полиморфизма популяции *G. glaucus* водоемов Калининградской области соответствовал известному уровню европейских популяций.

5. Вариативность индексов исследованных геномных показателей, в том числе, новые виды инверсий и эктопических контактов коррелирует с концентрациями Zn, Cr и Cu, демонстрируя среднюю степень изменчивости

генетической структуры популяций (16% - 49%) и потенциальную способность модифицирования генома в расширении адаптивных возможностей исследованных популяций *G. glaucus*.

Рекомендации

Глубокое изучение и сравнительный анализ популяционных характеристик *G. glaucus* новых водоемов Калининградской области. Поиск наиболее чувствительных показателей инверсионного и неинверсионного хромосомного полиморфизма *G. glaucus* для биомониторинга континентальных водоемов. Создание актуального кадастра хромосомных инверсий. Исследование влияния тяжелых металлов на геном *G. glaucus* в условиях эксперимента.

Перспективы дальнейшей разработки темы

Получение и использование массива данных эколого-популяционных показателей и геномной вариабельности *G. glaucus* для оценки воздействия ряда токсикантов на вид в водоемах Калининградской области. Изучение качественно-количественных показателей хромосомного полиморфизма для оценки особенностей микроэволюционных процессов популяций *G. glaucus* Калининградской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроэкология: учеб. для вузов / В. А. Черников [и др.]. – М.: Колос, 2000. – 534 с.
2. Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. – М.: Мир, 1984. – 232 с.
3. Айманова, К. Г. Цитологическая идентификация видов хирономид из водоемов бывшего Семипалатинского испытательного полигона / К. Г. Айманова, И. И. Кикнадзе, Е. Н. Андреева, А. Т. Сейсебаев // Сибирский экологический журнал. – 2000. – № 4. – С. 503-509.
4. Алексеевнина, М. С. Морфометрические параметры предимагинальных стадий хирономид (Diptera, Chironomidae) из дельты Волги / М. С. Алексеевнина // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. – 2009. – Вып. 10 (36). – С. 39-42.
5. Алтухов, Ю. П. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю. П. Алтухова. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
6. Арамова, О. Ю. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) как экспресс – модель оценки экологического состояния водоемов / О. Ю. Арамова, Н. В. Винокурова, Е. А. Калинина // Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов. V Балтийский морской форум: мат-лы Всероссийская научная конференция (Калининград, 23–24 мая 2017 г.). – Калининград: Калининградский государственный технический университет, 2017. – С. 163-167.
7. Бажора, А. И. Влияние экологических факторов на структуру сообщества зообентоса Михайловского пруда / А. И. Бажора // География: развитие науки и образования: Коллективная монография по материалам Международной научно-практической конференции LXVIII Герценовские чтения, посвященной 70-летию создания ЮНЕСКО, Санкт-Петербург, 22–25 апреля 2015 года. – Санкт-Петербург: Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, 2015. – С. 160-163.
8. Байкал: природа и люди: энциклопедический справочник. – Улан-Удэ: ЭКОС, Изд-во БНЦ СО РАН, 2009. – 608 с.

9. Балужкина, Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах / Е.В. Балужкина. – Л.: Наука, 1987. – 185 с.
10. Барбашова, М. А. Макробентос Ладожского озера и его изменения под влиянием факторов среды: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Барбашова Марина Александровна. – СПб, 2015. – 165 с.
11. Безматерных, Д. М. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби: монография. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2008. – 186 с.
12. Безматерных, В. В. Размерно-массовая характеристика личинок старших возрастов хирономид (Diptera, Chironomidae) озера Виштынецкое / В. В. Безматерных, Г. Х. Щербина // Биология внутренних вод. – 2015. – № 3. – С. 91-96. – doi: 10.7868/S0320965215030031.
13. Белецкая, Е. Я. Генетика и эволюция [Электронный ресурс]: словарь-справочник / Е.Я. Белецкая. - 2-е изд., стер. - М.: ФЛИНТА, 2014. – 108 с. – Режим доступа: <http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=272511>.
14. Белоногова, Ю. В. Динамика морфофункциональных характеристик политенных хромосом личинок хирономид (*Chironomus plumosus* (L.)) под влиянием ионов кадмия / Ю. В. Белоногова, С. И. Беянина // Новые данные по хирономидологии. – Борок, 2003. – С. 19-22.
15. Беяков, В. П. Влияние популяций крупных двустворчатых моллюсков на состав, структуру и функциональные характеристики литорального зообентоса оз. Красного / В. П. Беяков, А. И. Бажора, А. В. Семенов // География: развитие науки и образования : Коллективная монография по материалам Всероссийской с международным участием научно-практической конференции LXXII Герценовские чтения, посвященной 150-летию со дня рождения В.Л. Комарова, 135-летию со дня рождения П. В. Гуревича, 90-летию со дня рождения В. С. Жекулина, Санкт-Петербург, 18–21 апреля 2019 года. Том 1. – Санкт-Петербург: Центр научно-информационных технологий «Астерион», Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, 2019. – С. 354-358.

16. Беляков, В. П. Зообентос озер Ленинградской области и Санкт-Петербурга: влияние природных и антропогенных факторов / В. П. Беляков, А. И. Бажора // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – Т. 18, № 2. – С. 297-302.
17. Беляков, В. П. Мониторинг экологического состояния городских водоемов Санкт-Петербурга по показателям зообентоса / В. П. Беляков, А. И. Бажора, И. В. Сотников // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17, № 6. – С. 51-56.
18. Белянина, С. И. Сравнительный хромосомный анализ популяций фитофильной хирономиды *Glyptotendipes glaucus* (Mg.) из водоемов, затронутых чернобыльским выбросом / С. И. Белянина // Генетика. – 2014. – Т. 50. № 9. – С. 1025-1032.
19. Белянина, С. И. Цитотаксономическое исследование некоторых видов рода *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae) / С. И. Белянина // Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. – Саратов, 1969. – С. 49-52.
20. Благой, Ю. П. Взаимодействие ДНК с биологически активными веществами (ионами металлов, красителями, лекарствами) / Ю. П. Благой // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 10. – С. 18-25.
21. Богдановский, Г. А. Химическая экология: учеб. пособие / Г. А. Богдановский. – М.: Изд-во МГУ, 1994. – 237 с.
22. Будников, А. Г. Тяжелые металлы в экологическом мониторинге водных систем / А. Г. Будников // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 5. С. 23-29.
23. Ван, Е. Ю. Определение подвижных форм меди, цинка и никеля в донных отложениях пресноводных водоемов Калининградской области / Е. Ю. Ван, А. А. Кляшторная, Д. В. Ясногор, Н. В. Винокурова, Е. А. Калинина, Э. Э. Столь / Индикация состояния окружающей среды: сб. статей. – Москва: Информационно-издательский дом «Филинь», 2020. – С. 138-143.

24. Ващейкин, А. С. О содержании тяжелых металлов в почвогрунтах урбанизированных экосистем Калининграда / А. С. Ващейкин, П. В. Садовников, М. В. Куркина, В. П. Дедков // Вестник БФУ им. И. Канта. – 2014. – Вып. 1. – С. 86-92.

25. Верихов, Б. В. Гигиеническая оценка химического воздействия на состояние костно-мышечной системы у детей в промышленных городах Пермской области. автореф. дис. ... канд. мед. наук: 14.00.07 / Верихов Борис Витальевич. – Пермь, 2007. – 27 с.

26. Ветров, В. А. Беспозвоночные как индикаторы загрязнения фоновых пресноводных экосистем тяжелыми металлами / В. А. Ветров, В. В. Чугай // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 1988. – № 11. – С. 61-75.

27. Винокурова, Н. В. Влияние сульфата железа и хлорида меди на структуру политенных хромосом личинок некоторых видов комаров-звонцов / Н. В. Винокурова, А. Ю. Шартон, М. В. Данилова // Вестн. РГУ им. И. Канта. Сер. Естест. науки. – 2008. Вып. 7. – С. 49-54.

28. Винокурова, Н. В. Загрязнение грунтов прибрежной зоны малых водоемов Калининградской области тяжелыми металлами и мышьяком / Н. В. Винокурова, Е. Ю. Ван, Е. А. Калинина, А. А. Кляшторная, Э. Э. Столь // Теоретические и прикладные вопросы комплексной безопасности: Материалы IV Международной научно-практической конференции, Санкт-Петербург, 30 марта 2021 года. Том 1. – Москва: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение дополнительного профессионального образования «Институт развития дополнительного профессионального образования», 2021. – С. 111-115.

29. Винокурова, Н. В. Кариотип и инверсионный полиморфизм природных популяций *Glyptotendipes glaucus* (Meigen), 1818 (Diptera, Chironomidae) малых водоемов г. Калининграда / Н. В. Винокурова, Е. А. Калинина, Э. Э. Столь // Экологическая генетика. – 2016. – Т. 14. – № 4. – С. 41-51. DOI: 10.17816/ecogen14441-51

30. Винокурова, Н. В. Некоторые популяционные характеристики таксоценоза хирономид системы прудов «Карасевка» г. Калининграда / Н. В. Винокурова, Е. А. Калинина, Э. Э. Столь // Инновационное развитие современной науки: новые подходы и актуальные исследования: сборник материалов Международной научно-практической конференции (Москва, 31 января 2024 г.) – Москва: Автономная некоммерческая организация дополнительного профессионального образования «Центр развития образования и науки», 2024. – С. 65-69.

31. Винокурова, Н. В. Новые данные по фауне хирономид (Diptera: Chironomidae) водоемов Калининградской области / Н. В. Винокурова, Т. А. Червоткина // Вестник БФУ им. И.Канта. – 2011. – Вып. 7. – С. 103-112.

32. Винокурова, Н. В. Новые сведения по фауне комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae) Калининградской области / Н. В. Винокурова, Е. А. Калинина // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2015. – № 12-1. С. 44-47.

33. Винокурова, Н. В. Оценка влияния половой дифференциации, сезона генерации и тяжелых металлов на параметры хромосомного инверсионного полиморфизма *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera: Chironomidae) / Н. В. Винокурова, В. А. Шмаров // АНС СибАК. – 2013. – С. 38-50.

34. Винокурова, Н. В. Первое описание сообщества хирономид озера Чайка национального парка «Куршская коса» / Н. В. Винокурова, Е. А. Гапаненко // Сборник научных трудов «SWorld». – 2015. – Т. 22. № 1. – С. 15-19.

35. Винокурова, Н. В. Разнообразие хромосомного инверсионного полиморфизма *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) и содержание металлов в грунте озера Чайка (Калининградская область) / Н. В. Винокурова, Е. А. Калинина // XII Съезд Гидробиологического общества при РАН (Петрозаводск, 16–20 сентября 2019 г.). – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. – С. 86-87.

36. Винокурова, Н. В. Тяжелые металлы в донных отложениях некоторых водоемов Калининградской области / Н. В. Винокурова, Е. А. Калинина,

Э. Э. Столь, М. В. Куркина, А. С. Ващейкин, П. В. Садовников // Вода: химия и экология. – 2016. – № 12. – С. 87-93.

37. Винокурова, Н. В. Характеристики сообществ хирономид водоемов Калининграда / Н. В. Винокурова, А. С. Васильев, Е. А. Калинина, Э. Э. Столь, Н. О. Углицких // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Естественные науки. – 2013. – № 7. – С. 63-69.

38. Винокурова, Н. В. Хромосомный инверсионный полиморфизм *Camptochironomus tentans* F. из водоемов Калининградской области / Н. В. Винокурова, Э. Э. Столь, Е. А. Калинина // European Conference on Innovations in Technical and Natural Sciences 11th International scientific conference, Vienna, 02 июня 2016 года. – Vienna: «East West» Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH, 2016. – С. 9-13.

39. Винокурова, Н. В. Хромосомный инверсионный полиморфизм комара-звонца *Chironomus tentans* (Fabricius), 1805 (Diptera, Chironomidae) из водоемов г. Калининграда, Россия / Н. В. Винокурова, Э. Э. Столь, Е. А. Калинина // Современная наука: Актуальные проблемы теории и практики. Серия: естественные и технические науки. – 2019. – № 7. – С. 13-19.

40. Влияние физико-химических факторов на содержание тяжелых металлов в водных экосистемах / О. А. Давыдова [и др.] – Ульяновск: УлГТУ, 2014. – 167 с.

41. Водоемы Калининградской области: оценка экологического состояния. /Проект ТАСИС ENVROS 9803 «Экологический мониторинг и управление водными ресурсами в Калининградской области». – Калининград, 2002. – 66 с.

42. Волыхина В. Е. Супероксиддисмутаза: структура и свойства / В.Е. Волыхина, Е.В. Шафрановская // Вестник ВГМУ. – 2009. – Т. 8. – № 4. – С. 6-12.

43. Галатова, Е. А. Особенности накопления и распределения тяжелых металлов в системе вода – донные отложения – гидробионты: на примере реки Уй: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Галатова Елена Александровна. – Троицк, 2007. – 167 с.

44. Гапаненок, Е. А. Сравнительные данные по фауне хирономид пруда Школьного города Калининграда / Е. А. Гапаненок, Н. В. Винокурова //

Естественные и математические науки в современном мире. – 2015. – № 27. – С. 157-165.

45. Географический атлас Калининградской области: атлас / Калинингр. гос. ун-т; редкол.: В.В. Орленок [и др.]. – Калининград: Изд-во КГУ, 2002. – 276 с.

46. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды: справочные материалы: учеб. пособие для вузов / Я. П. Молчанова [и др.]. – М.: ФОРУМ: ИНФРА-М, 2007. – 192 с.

47. ГН 2.1.7.2041-06. Гигиенические нормативы Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2006. – 15 с.

48. ГН 2.1.7.2511-09. Гигиенические нормативы Ориентировочно-допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2009. – 10 с.

49. Голинская, Л. В. Оценка содержания ряда металлов в донных отложениях водоемов Восточного Оренбуржья / Л. В. Голинская // Вестник ОГУ. – 2009. – № 6 (100). – С. 558-559.

50. Голованова, И. Л. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных / И. Л. Голованова // Биология внутренних вод. – 2008. – № 1. – С. 99-108.

51. Голубков, С. М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых / С. М. Голубков. – СПб: Зоологический институт РАН, 2000. – 294 с.

52. Голыгина, В. В. Хирономиды – модельный объект кариологических исследований: метод. пособие для вузов / В. В. Голыгина, О. В. Ермолаева, А. Д. Брюшков. – Новосибирск: Изд-во НГУ, 2013. – 46 с.

53. Горький, А. В. Пример изучения загрязнения почв тяжелыми металлами и оценки их влияния на состояние здоровья в одном из районов Санкт-Петербурга [Электронный ресурс] / А. В. Горький // Сайт Российского геоэкологического центра. Режим доступа: <http://www.rgec.ru/articles/>.

54. Государственный доклад об экологической обстановке в Калининградской области в 2018 году // Министерство природных ресурсов в Калининградской области. – Калининград: ВИА Калининград, 2019. – 200 с.
55. Губин, А. Б. Калининградские древности [Электронный ресурс] / А. Б. Губин // Газета «Гражданин». – 1997. – № 20. – Режим доступа: <https://www.klgd.ru/city/history/gubin/t27.php>
56. Гундерина, Л. И. Особенности дивергенции последовательностей дисков в разных плечах политенных хромосом отражают относительную независимость эволюции отдельных компонентов генома / Л. И. Гундерина, И. И. Кикнадзе, А. Г. Истомина, В. Д. Гусев, Л. А. Мирошниченко // Общая генетика. – 2005. – Т. 41. № 4. – С. 549-558.
57. Данилова, М. В. Значение кариотипов хирономид (*Chironomus plumosus* L. и *Camptochironomus tentans* F.) для оценки состояния водной среды: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Данилова Мария Васильевна. – Калининград, 2011. – 121 с.
58. Даценко, Ю. С. Эвтрофирование водохранилищ: монография / Ю.С. Даценко. – М.: ГЕОС, 2007. – 252 с.
59. Демин, А. Г. Молекулярно-генетические маркеры эволюционных линий Chironominae и Orthoclaadiinae (Chironomidae: Diptera) в несинонимичных сайтах гена мтДНК COI / А. Г. Демин, Н. В. Полуконова // Энтомологические исследования на Нижней Волге / Российская Академия наук. Том 85(2). – Санкт-Петербург: Русское энтомологическое общество, 2014. – С. 8-18. – doi: 10.47640/1605-7678_2014_85_2_8.
60. Демина, И. В. Фенология вылета и соотношение полов в популяциях гетеротопных насекомых пойменных озер долины реки Волги / И.В. Демина, М.В. Ермохин, Н.В. Полуконова // Известия Саратовского ун-та. – 2013. – Т. 13, № 2. – С. 89-95.
61. Домбровский, К. О. Значение двустворчатых моллюсков в образовании консорциев водных беспозвоночных в литорали искусственного эвтрофного озера / К. О. Домбровский // Экология. – 2009. – № 2. – С. 127-132.

62. Дурнова, Н. А. Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид в водоемах Саратовской области / Н. А. Дурнова, М. Ю. Воронин, Е. И. Сухова // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 3. – С. 304-313.
63. Дурнова, Н. А. Видовой состав хирономид (Diptera, Chironomidae, Chironominae) погруженных субстратов водоемов Саратовской области / Н. А. Дурнова, М. Ю. Воронин // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – 2008. – № 7. – С. 72-76.
64. Дурнова, Н. А. Избирательность заселения макрофитов некоторыми видами хирономид-минеров (Diptera, Chironomidae) / Н. А. Дурнова, М. Ю. Воронин, А. А. Оглезнева // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – 2012. – № 10. – С. 55-58.
65. Дурнова, Н. А. Политенные хромосомы *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae) как тест-объект для изучения токсического воздействия ионов свинца / Н. А. Дурнова, Ю. В. Климова, М. Ю. Воронин // Токсикологический вестник. – 2017. – № 2(143). – С. 35-39. – DOI 10.36946/0869-7922-2017-2-35-39.
66. Дурнова, Н. А. Хирономиды перифитона водоемов Саратовской области: экологические особенности, морфология, цитогенетика: Diptera, Chironomidae, Chironomini: дис. ... д-ра. биол. наук: 03.02.05 / Дурнова Наталья Анатольевна. – СПб., 2010. – 492 с.
67. Дурнова, Н. А. Хромосомный полиморфизм и цитогенетическая дивергенция *Glyptotendipes glaucus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae) из водоемов Саратовской области / Н. А. Дурнова, М. Ю. Воронин, А. А. Оглезнева // Труды Русского энтомологического общества. – 2014. – Т. 85. № 2. – С. 19-26.
68. Дурнова, Н. А. Экологическая и хромосомная эволюция хирономид перифитона (Diptera: Chironomidae) / Н. А. Дурнова, С. И. Белянина // IV Международная конференция по кариосистематике беспозвоночных животных: тезисы доклада междунаро. конф., 28-30 августа 2006 г. – СПб.: Зоологический ин-т РАН, 2006. – С. 26.

69. Душенков, В. М. Летняя полевая практика по зоологии беспозвоночных / В. М. Душенков, К. В. Макаров. – М.: Академия. – 2000. – 256 с.
70. Евреинова, А. В. Использование показателей биологической активности для мониторинга и диагностики загрязнения почв тяжелыми металлами II класса опасности / А. В. Евреинова, А. А. Попович, С.И. Колесников // Современные проблемы загрязнения почв. – 2004. – С. 207-208.
71. Жимулев, И. Ф. Гетерохроматин и эффект положения гена / И. Ф. Жимулев. – Новосибирск: Наука, 1993. – 490 с.
72. Жимулев, И. Ф. Политенные хромосомы: Морфология и структура / И.Ф. Жимулев. – Новосибирск: Наука, 1992. – 480 с.
73. Жимулев, И. Ф. Районы разрывов политенных хромосом *Drosophila melanogaster*: локализация и особенности репликации / И. Ф. Жимулев, В. А. Куличков // Генетика. – 1977. – Т. 13. № 1. – С. 85-94.
74. Жимулев, И. Ф. Современные представления об организации и функционировании политенных хромосом / И. Ф. Жимулев // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 11. – С. 2-7.
75. Жимулев, И. Ф. Хромомерная организация политенных хромосом / И. Ф. Жимулев. – Новосибирск: Наука, 1994. – 565 с.
76. Жимулев, И. Ф. Хромосомы. Структура и функции: монография / И. Ф. Жимулев, Д. Е. Коряков. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – 258 с.
77. Жиров, С. В. О подходах к изучению микроэволюционных явлений в природных популяциях хирономид. неравновесность популяций как стабильное состояние / С. В. Жиров, С. В. Мыльников // Экологическая генетика. – 2016. – Т. 14, № 3. – С. 35-46. – doi: 10.17816/ecogen14335-46.
78. Зеленцов, Н. И. К фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) водоемов Карелии / Н.И. Зеленцов // Евразийский энтомолог. журнал. – 2013. – Т. 12, № 1. – С. 7-10.
79. Зинченко, Т. Д. Амфибиотические насекомые как информативный объект биоиндикации в мониторинге поверхностных вод (на примере хирономид -

Diptera: Chironomidae) / Т. Д. Зинченко // Бюллетень Самарская Лука. – 2005. – № 16. – С. 4-33.

80. Зинченко, Т. Д. Биоиндикация как поиск информативных компонентов водных экосистем (на примере хирономид -Diptera, Chironomidae)//Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова (21-23 марта 2005 г.; Владивосток). - Владивосток, 2005. – С. 338-359.

81. Зинченко, Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги: атлас / Т.Д. Зинченко. – Тольятти: Кассандра, 2011. – 258 с.

82. Зорина, О.В. Фауна, систематика и распространение комаров-звонцов трибы Chironomini (Diptera, Chironomidae) юга российского Дальнего Востока: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Зорина Оксана Владимировна. – Владивосток, 2002. – 543 с.

83. Ивичева, К. Н. Зообентос озера Воже / К. Н. Ивичева, И. В. Филоненко // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17, № 4-4. – С. 705-711.

84. Израэль, Ю. А. Антропогенная экология океана: монография / Ю. А. Израэль, А. В. Цыбань. – М.: Флинта: Наука, 2009. – 532 с.

85. Ильинская, Н. Б. Функциональная организация политенных хромосом и вопросы кариосистематики / Н. Б. Ильинская // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых: Сб. науч. тр. Зоологического ин-та АН СССР. – 1980. – Т. 95. – С. 14-22.

86. Ильинская, Н. Б. Характеристика политенных хромосом различной степени компактности у личинок природной популяции хирономуса / Н. Б. Ильинская // Цитология. – 1984. – Т. 26. № 5. – С. 543-551.

87. Инге-Вечтомов, С. Г. Экологическая генетика. Что это такое? / С. Г. Инге-Вечтомов // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 2. – С. 59-65.

88. Калинина, Е. А. Исследование экологической ценности личинок хирономид на примере *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera: Chironomidae) в малых водоемах г. Калининграда / Е. А. Калинина, Н. В. Винокурова, Т.В. Астафьева //

Естественные и технические науки. – 2025. – № 2 (201) – С. 81-85.
DOI: 10.25633/ETN.2025.02.06

89. Калинина, Е. А. Кариотип естественной популяции фитофильного *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae) из озера Чайка национального парка «Куршская коса» / Е. А. Калинина, Н. В. Винокурова // Актуальные проблемы биологии и экологии: мат-лы XXIV Всероссийская молодежная научная конференция (с элементами научной школы), посвященная 55-летию Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, 03-07 апреля 2017 г.). – Сыктывкар: ФГБУ науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр УО РАН», 2017 (1). – С. 54-56.

90. Калинина, Е. А. Особенности кариотипа *Glyptotendipes glaucus* Mg. водоемов города Калининграда / Е. А. Калинина, Н. В. Винокурова // Наука и образование в XXI веке: сборник научных трудов по материалам Международной научно-практической конференции: в 34 частях, Тамбов, 30 сентября 2013 года. Том Часть 26. – Тамбов: ООО «Консалтинговая компания Юком», 2013. – С. 46-48.

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

92. Калинина, Е. А. Популяционные и цитогенетические характеристики *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae) из водоемов Калининградской области / Е. А. Калинина, Н. В. Винокурова // 13-й съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук, посвященный 300-летию Российской академии наук, Десятилетию науки и технологий в России и 5-летию Архангельского отделения ГБО при РАН: Тезисы докладов, Архангельск, 16–20 сентября 2024 года. – Архангельск: КИРА, 2024. – С. 215-216.

93. Калинина, Е. А. Содержание тяжелых металлов в донных отложениях двух водоемов Калининградской области / Е. А. Калинина, Э. Э. Столь //

Естественные и математические науки в современном мире. – 2016. – № 41. – С. 155-162.

94. Калугина, Н. С. Определительная таблица личинок *Gliptotendipes* (Diptera, Chironomidae) водоемов Московской области / Н. С. Калугина // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 24 – С. 1830-1837.

95. Каплин, В. Г. Основы экотоксикологии: учеб. пособие / В. Г. Каплин. – М.: КолосС, 2006. – 232 с.

96. Каталог векторных карт [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.sharada.ru/>.

97. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас / И. И. Кикнадзе [и др.]. – Новосибирск: Наука, 1991. – 113 с.

98. Кикнадзе, И. И. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: триба Chironomini / И. И. Кикнадзе, А. Г. Истомина, Л. И. Гундерина, Т. А. Салова, К. Г. Айманова, Д. Д. Савинов. – Новосибирск: Наука, 1996. – 166 с.

99. Кикнадзе, И. И. Кариофонды, хромосомный полиморфизм и видообразование у голарктических видов хирономид / И. И. Кикнадзе, В. В. Голыгина, Е. Н. Андреева, Л. И. Гундерина, А. Г. Истомина, К. Г. Айманова, М. Дж. Батлер, Дж. Мартин, В. Г. Вюлкер // Отчетная сессия Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН: сб. науч. тр. Института цитологии и генетики СО РАН. – Новосибирск, 2000. – С. 140-147.

100. Кикнадзе, И. И. Политенные хромосомы как модель интерфазной хромосомы / И. И. Кикнадзе // Цитология. – 1971. – Т. 13. № 6. – С. 716-732.

101. Кикнадзе, И. И. Популяционная изменчивость. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae) / И. И. Кикнадзе, А. Г. Истомина // Сибирский экологический журнал – 2000. – № 4. – С. 445-460.

102. Кикнадзе, И. И. Хромосомы и континенты / И. И. Кикнадзе, Л. И. Гундерина, М. Д Батлер, В. Г. Вюлкер, Д. Мартин // Вестник ВОГиС. – 2007. Т.11, № 2. – С. 332-352.

103. Клишко, Д. В. Роль хирономид (Diptera, Chironomidae) в биологической миграции химических элементов в экосистеме антропогенных водоемов / О. К. Клишко, Д. В. Авдеев, В. Е. Зазулина, С. В. Борзенко // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2005. – № 3. – С. 360-367.
104. Ковальский, В. В. Геохимическая экология / В. В. Ковальский. – М.: Наука, 1974. – 299 с.
105. Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова) / Отв. ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберг. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – 404 с.
106. Комулайнен, С. Ф. Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища / С. Ф. Комулайнен, А. Н. Круглова, И. А. Барышев // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 3. – С. 261-270.
107. Константинов, А. С. Биология хирономид и их разведение: монография. – Саратов: Труды Саратовского отделения ВНИОРХ, 1958. – 362 с.
108. Корольков, Д. В. Теоретическая химия: учеб. пособие для вузов / Д. В. Корольков, Г. А. Скоробогатов. – 2-е изд., перераб. и доп. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. – 653 с.
109. Лапа, Н. Н. Разработка метода очистки загрязненных вод от тяжелых металлов и органических веществ сочетанием физико-химических и естественно-биологических процессов: дис. ... канд. техн. наук: 03.00.16 / Лапа Надежда Николаевна. – Тула, 2006. – 202 с.
110. Левшаков, Л. В. Нормирование содержания тяжелых металлов в почве / Л.В. Левшаков // Вестн. Курской ГСХА. – 2011. – № 3. – С. 51-53.
111. Леонова, Г. А. Особенности распределения тяжелых металлов и радионуклеидов в биологических объектах озер Ямало-Ненецкого автономного округа / Г. А. Леонова, Г. Н. Аношин // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы II международ. конференции; 22–26 сентября 2003 г. – Минск: Изд-во БГУ, 2003. – С. 40-43.

112. Лесцова, Н. А. Гигиеническая оценка загрязнения почвы агропромышленного региона / Н. А. Лесцова, В. В. Быстрых, М. В. Боев, Е. М. Гусельникова // Гигиена и санитария. – 2009. – № 4. – С. 24-27.
113. Майстренко, В. Н. Эколого-аналитический мониторинг суперэкоотоксикантов: учеб. пособие для вузов / В. Н. Майстренко, Р. З. Хамитов, Г. К. Будников. – М.: Химия, 1996. – 319 с.
114. Мандель, Б. Р. Основы современной генетики [Электронный ресурс]: учеб. пособие для вузов / Б.Р. Мандель. – М.: Директ-Медиа, 2016. – 334 с. – Режим доступа: <http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=440752>.
115. Масленников, П. В. Аккумуляция металлов в почвах г. Калининграда [Электронный ресурс] / П. В. Масленников, Л. Н. Скрыпник // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – №. 1. Режим доступа: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=17614>.
116. Медянкина, М. В. Экоотоксикологическая оценка донных отложений загрязняемых водных объектов: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Медянкина Мария Владимировна. – М., 2007. – 118 с.
117. Мельников, С. П. Соединения тяжелых металлов в урбаноземах Пушкинского района Санкт-Петербурга / С. П. Мельников, Е. В. Марцун // Известия СПбГАУ. – 2015. – № 39. – С. 119-124.
118. Методика выполнения измерения массовой доли металлов и оксидов металлов в порошковых пробах почв рентгенофлуоресцентным методом. М049-П/10. – СПб.: ООО НПО «Спектрон», 2010. – 17 с.
119. Микроэлементозы человека: тиология, классификация, органопатология / А. П. Авцын [и др.]. – М.: Медицина, 1991. – 496 с.
120. Мисейко, Г. Н. Кариотипическая структура природных популяций двух видов комаров рода *Glyptotendipes* / Г. Н. Мисейко, Б. Х Минсаринова // Цитология. – 1974. – Т. 16, № 7. – С. 893-897.
121. Михайлина, Т. П. Макрозообентос рек южной части бассейна Ладожского озера в условиях антропогенного воздействия: специальность

03.00.08: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Михайлина Татьяна Петровна. – Петрозаводск, 2000. – 25 с.

122. Моисеева, Л. С. Исследование причин неэффективности ингибиторной защиты системы обратного водоснабжения ГПЗ / Л. С. Моисеева, А. Е. Айсин // Практика противокоррозионной защиты. – 2013. – № 1. – С. 24-32.

123. Моисеенко, Т. И. Рассеянные элементы в поверхностных водах суши: Технофильность, биоаккумуляция и экотоксикология: монография / Т. И. Моисеенко, Л. П. Кудрявцева, Н. А. Гашкина. – М.: Наука, 2006. – 261 с.

124. Морозова, Е. Е. Эколого-морфологический анализ хирономид рода *Cryptochironomus* Kieffer (Diptera, Chironomidae) Палеарктики: дис. ... д-ра биол. наук: 03.0016 / Морозова Елена Евгеньевна. – Саратов, 2008. – 303 с.

125. Морозова, Е. Е. Экологическое состояние биоценозов модельного участка периферийной части природного парка «Кумысная поляна» по результатам исследований 2013 года / Е. Е. Морозова, Ю. И. Буланый, Ю. А. Малинина, М. В. Буланая // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. – 2014. – Т. 14, № 4. – С. 109-114.

126. Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продукция / [А. А. Линевич и др.]; Под ред. Н. Ю. Соколовой. – М.: Наука, 1983. – 310 с.

127. Нарчук, Э. П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны) / Э. П. Нарчук, - СПб: Зоологический институт РАН, 2003. – 253 с.

128. Некоторые вопросы токсичности ионов металлов: пер. с англ. / Ф. Т. Бингам [и др.]. – М.: Мир, 1993. – 368 с.

129. Николаев, Л. А. Теоретическая химия. / Л. А. Николаев. – М.: Высшая школа, 1984. – 400 с.

130. Объекты биологии развития: монография / гл.ред. Б. Л. Астауров. – М.: Наука, 1975 – 579 с.

131. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т.VI. Двукрылые и блохи. Ч. 4. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 936 с.

132. Панкратова, В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства *Chironominae* фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) / В. Я. Панкратова, – Л.: Наука, 1983. – 296 с.

133. Петрова, Н. А. Использование политенных хромосом слюнных желез хирономид (Diptera, Chironomidae) для оценки загрязнения водных экосистем / Н. А. Петрова, П. В. Михайлова // Евразийский энтомологический журнал. – 2021. – Т. 20, № 1. – С. 38-48. – doi: 10.15298/euroasentj.20.1.6.

134. Петрова, Н. А. Некоторые особенности кариотипа популяции *Camptochironomus tentans* северо-западного региона России / Н. А. Петрова, Н. В. Винокурова, М. В. Данилова // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: материалы международ. науч. конференции. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2005. – С. 173-175.

135. Петрова, Н. А. Популяционно-кариологическое исследование некоторых видов хирономид / Н. А. Петрова, П. В. Михайлова // Цитология. – 1986. – Т. 28. № 7. – С. 727-734.

136. Петрова, Н. А. Система А. А. Черновского [1949], как основа цитотаксономии семейства Chironomidae / Н. А. Петрова, П. В. Михайлова, Л. А. Чубарева, Н. А. Шобанов, Н. И. Зеленцов // Евразийский энтомологический журнал. – 2004. – Т. 3. № 4. С. 253–258.

137. Петрова, Н. А. Сравнительно-цитогенетическая изменчивость политенных хромосом слюнных желез *Chironomus riparius* Mg., 1804 (Diptera, Chironomidae) из двух загрязненных биотопов Болгарии и России / Н. А. Петрова, П. В. Михайлова, Ю. Илкова // Общая генетика. – 2004. – Т. 40. № 1. – С. 49-58

138. Петрова, Н. А. Структурно-функциональные изменения политенных хромосом *Chironomus riparius* из водоемов Италии, загрязненных тяжелыми металлами / Н. А. Петрова, П. В. Михайлова, Г. Селла, Л. Рамелла, С. Боверо, В. Зелано, Ф. Регалии // Сибирский экологический журнал. – 2000. – № 4. – С. 511-521.

139. Петрова, Н. А. Структурно-функциональные изменения политенных хромосом личинок *Chironomus plumosus* L. из оз. Школьное г. Калининграда /

Н. А. Петрова, Н. В. Винокурова, Я. В. Веремейчик, М. В. Данилова // Актуальные проблемы медицины и биологии. – 2003. Т. 91. – С. 91-93.

140. Петрова, Н. А. Структура политенных хромосом и морфология личинок хирономид (Diptera, Chironomidae). Атлас: монография / Н. А. Петрова, С. В. Жиров. – Москва: КМК, 2022. – 271 с.

141. Петрова, Н. А. Цитогенетическое сравнение популяций комара-звонца *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) (Diptera, Chironomidae) северо-запада России и Украины (зона Чернобыля) / Н. А. Петрова, С. В. Жиров // Экологическая генетика. – 2011. – Т. 9. № 2. – С. 9-16.

142. Плетеневой, Т. В. Токсикологическая химия: учеб. для вузов / Т. В. Плетеневой. – 2-е изд., испр. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2008. – 512 с.

143. Полина, И. Н. Токсикология: учебное пособие / И. Н. Полина. – Сыктывкар: СЛИ, 2012. – 128 с.

144. Полуконова, Н. В. Микроэволюционные изменения в популяциях *Chironomus nuditarsis* Str. (Keyl, 1962) (Chironomidae, Diptera) Центрального Кавказа / Н. В. Полуконова, М. Х. Кармоков // Генетика. – 2013. – Т. 49. № 2. – С. 1-7.

145. Полуконова, Н. В. Особенности хромосомного полиморфизма и транскрипционной активности политенных хромосом массовых видов хирономид водоема-охладителя Балаковской АЭС / Н. В. Полуконова, М. Ю. Воронин // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье: сб. науч. тр. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2006. № 5. – С. 67-69.

146. Полуконова, Н. В. Применение нового тест-объекта личинок *Chironomus riparius* для оценки токсичности на примере экстракта *Gratiola officinalis* / Н. В. Полуконова, М. Н. Курчатова, Н. А. Дурнова // Токсикологический вестник. – 2014. – С. 334-345.

147. Полуконова, Н. В. Теоретические и прикладные аспекты исследования функциональной активности политенных хромосом под влиянием разных факторов / Н.В. Полуконова // Бюллетень медицинских интернет-конференций. – 2015. – Т. 5. № 6. – С. 929-939.

148. Провиз, В. И. Кариотип *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) из озера Котокельское (Прибайкалье) / В. И. Провиз, Н. В. Базова // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. № 2. – С. 247-251.
149. Прокофьева-Бельговская, А. А. Гетерохроматические районы хромосом / А. А. Прокофьева-Бельговская. – М.: Наука, 1986. – 431 с.
150. Пучков, М. Ю. Особенности накопления тяжелых металлов высшей водной растительностью Волгоградского водохранилища / М. Ю. Пучков, В. П. Зволинский, В. В. Новиков, А. И. Кочеткова, Е. Г. Локтионова // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 6. – С. 392-396.
151. Садчиков, А. П. Экология хирономид и их роль в повышении кормовой базы водоемов [Электронный ресурс] / А. П. Садчиков // Журнал «Факт». – 2013. – С. 1-6 – Режим доступа: <http://www.ruscalifornia.com/factmagazine/?a=1031>.
152. Садчиков, А. П. Биотехнология культивирования водных беспозвоночных / А. П. Садчиков. – М.: МАКС Пресс, 2008. – 160 с.
153. Садчиков, А. П. Культивирование водных и наземных беспозвоночных. Принципы и методы / А. П. Садчиков. – М.: НИЦ ИНФРА-М, 2009. – 272 с.
154. Салова, Т. А. Кариотипические характеристики видов рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из водоемов Якутии: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Салова Татьяна Александровна. – Новосибирск, 1996. – 249 с.
155. Скальская, И. А. Сравнительный анализ структур зооперифитона и зообентоса слабоминерализованных озер Дарвинского заповедника / И. А. Скальская, Н. Н. Жгарева // Биология внутренних вод. – 2007. – № 1. – С. 87-94.
156. Сингер, М. Гены и геномы: пер. с англ. в 2-х т. / М. Сингер, П. Берг. – М: Мир, 1998. – Т. 2. – 391 с.
157. Слуковский, З. И. Эколого-геохимический анализ состояния донных отложений малых рек урбанизированных территорий: на примере города Петрозаводска: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Слуковский Захар Иванович. – Петрозаводск, 2014. – 142 с.
158. Стегний, В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция / В.Н. Стегний. – Новосибирск: Изд-во Новосибирского ун-та, 1993. – 111 с.

159. Стегний, В. Н. Эволюционное значение архитектуры хромосом как формы эпигенетического контроля онто- и филогенеза эукариот / В.Н. Стегний // Генетика. – 2006. – Т. 42. – № 9. – С. 1215-1224.

160. Столь, Э. Э. Свинец и цинк в донных отложениях водоемов Калининградской области / Э. Э. Столь, Е. А. Калинина // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова, Пенза, 10-14 мая 2016 г. – Пенза: Пензенский государственный университет, 2016. – С. 173-175.

161. Столь, Э. Э. Структурно-функциональная вариативность политенных хромосом двух видов хирономид из водоемов Калининградской области / Э. Э. Столь, Е. А. Калинина, Н. В. Винокурова // Бюллетень медицинских интернет-конференций. – 2016. – Т. 6. – № 9. – С. 1506.

162. Стрельникова, А. П. Трофический статус трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) в Вислинском заливе Балтийского моря / А. П. Стрельникова // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2013. – № 3. – С. 77-85.

163. Тарханова, А. Э. Адаптивные возможности организма на ранних стадиях онтогенеза при действии комплекса антропогенных факторов среды обитания / А. Э. Тарханова, А. А. Тарханов // Биота горных территорий: история и современное состояние: материалы конференции молодых ученых; 15-19 апреля 2002 г. – Екатеринбург: Академкнига, 2002. – С. 217-221.

164. Теплая, Г. А. Тяжелые металлы как фактор загрязнения окружающей среды (обзор литературы) / Г. А Теплая // Астраханский вестник экологического образования. – 2013. – № 1 (23). – С. 182-192.

165. Ткачева, А. А. Макрозообентос водоемов национального парка «Хвалынский» / А. А. Ткачева, А. А. Лебедева, М. Ю. Воронин // Научные труды национального парка «Хвалынский»: материалы VIII Международной научно-практической конференции, Хвалынский, 21–22 октября 2021 года. Том Выпуск 13.

– Саратов: Общество с ограниченной ответственностью «Амирит», 2021. – С. 284-286.

166. Токсикологическая химия. Метаболизм и анализ токсикантов: учеб. пособие для вузов / Под ред. проф. Н. И. Калетиной. – М.: ГЕОТАР-Медиа, 2008. – 1016 с.

167. Федорова, И. А. Характер изменения функционально активных участков и компактности политенных хромосом *Chironomus* (Diptera) под влиянием холинотропных препаратов: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.25 / Федорова Ирина Александровна. – Саратов, 2009. – 155 с.

168. Фелленберг, Г. Загрязнение природной среды. Введение в экологическую химию: пер. с нем. / Г. Фелленберг. – М.: Мир, 1997. – 232 с.

169. Филенко, О. Ф. Основы водной токсикологии: учеб. пособие / О.Ф. Филенко, И.В. Михеева. – М.: Колос, 2007. – 144 с.

170. Флеров, Б. А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных / Б.А. Флеров. – Л.: Наука, 1989. – 138 с.

171. Фомичев, Ю. П. Некоторые аспекты производства экологически безопасной продукции животноводства и охраны окружающей среды / Ю. П. Фомичев // Аграрная Россия. – 2000. – № 5. – С. 5-11.

172. Химическая энциклопедия: в 5 т. / И.Л. Кнунынц [и др.]. – М.: Сов. энцикл., 1990. – Т. 2. – 671 с.

173. Цыбалева, Г. А. Оценка состояния озер Бобровое и Ржавое Куршской косы по гидробиологическим показателям / Г. А. Цыбалева, С. Ю. Кузьмин // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса»: сб. науч. ст. – Калининград: Изд-во РГУ им. И.Канта, 2007. – Вып. 5. – С. 225-235.

174. Червоткина, Т. А. Видовое разнообразие хирономид (Diptera, Chironomidae) как индикатор состояния водоемов города Калининграда: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Червоткина Татьяна Анатольевна. – Калининград, 2012. – 122 с.

175. Черновский, А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae / А.А. Черновский. – М.: Л.: Изд-ва академии наук СССР, 1949. – 186 с.
176. Чубарева, Л. А. Цитологические карты политенных хромосом и некоторые морфологические особенности кровососущих мошек России и сопредельных стран (Diptera: Simuliidae): Атлас / Л.А. Чубарева, Н.А. Петрова. – СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 354 с.
177. Шарипова, О. А. Распределение тяжелых металлов в донных отложениях озера Балхаш в зависимости от природных и антропогенных факторов / О. А. Шарипова // Вестник ТГУ. – 2015. – № 390. – С. 225-230.
178. Шартон, А. Ю. Инверсионный полиморфизм *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera: Chironomidae) из водоемов г. Калининграда / А. Ю. Шартон, Н. А. Петрова, Н. В. Винокурова, М. В. Данилова, С. М. Золотова // Генетика. – 2010. – Т. 129. 46. № 7. – С. 786-793.
179. Шварева, И. С. Оценка экологического риска при загрязнении водоемов тяжелыми металлами / И. С. Шварева, Т. В. Конькова, В. С. Савенко, Л. К. Садовникова // Геохимия биосферы: доклады международ. науч. конференции; 15-18 ноября 2006 г. – М.-Смоленск: Ойкумена, 2006. – С. 385-387.
180. Шibaева, М. Н. Экологическое состояние Правдинского водохранилища (ГЭС 3) по результатам многолетних гидробиологических исследований / М. Н. Шibaева, Е. В. Кривопускова, Е. А. Масюткина, С. В. Шibaев // Известия КГТУ. – 2019. – № 55. – С. 161-174.
190. Шилова, А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища / А. И. Шилова, – М.: Наука, 1976. – 251 с.
191. Шитиков, В. К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.
192. Шобанов, Н. А. Род *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae): Систематика, биология, эволюция: дис ... д-ра биол. наук: 03.00.09 / Шобанов Николай Александрович. – СПб., 2000. – 464 с.

193. Шорохова, Д. А. Генетическая вариабельность и дискриминирующий потенциал четырех микросателлитных локусов ДНК в русской популяции / Д. А. Шорохова, В. А. Степанов, Ю. Д. Удовенко, В. П. Новоселов, В. П. Пузырев // Молекулярная биология. – 2005. – Т. 39. № 6. – С. 965-970.
194. Щербакова, Е. Н. Возрастные изменения содержания тяжелых металлов в органах и тканях русского осетра: *Acipenser Guldenstadti* Brandt: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Щербакова Елена Николаевна. – Астрахань, 2004. – 222 с.
195. Экология северных территорий: монография / Н. И. Богданович [и др.]. – Архангельск: САФУ, 2014. – 312 с.
196. Юрин, В. М. Основы ксенобиологии: учеб. пособие для вузов / В. М. Юрин. – Минск: Новое знание, 2002. – 267 с.
197. Яндекс карты [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://yandex.ru/maps/22/kaliningrad/?ll=20.510138%2C54.710161&z=12>.
198. Янтурин, И. Ш. Аккумуляция железа, марганца и никеля в подземных и надземных органах *Inula helenium* L. в условиях Южного Урала / И.Ш. Янтурин, А.А. Аминева // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 6. – С. 1456-1461.
199. Abdi G, Singh S, Selvakumar S, Dhar SK, Mudgal G, Swaminathan P, et al. DNA barcoding and its applications. In: Singh V (ed.) *Advances in Genomics*. Singapore: Springer Nature Singapore; 2024. p. 91–117. doi: 10.1007/978-981-97-3169-5_5
200. Andrews, C. The Hardy-Weinberg principle / C. Andrews // *Nat. Educ. Knowl.* – 2010. – Vol. 3, №10. – P. 65.
201. Armah, F. A. Mining and heavy metal pollution: assessment of aquatic environment in Tarkwa (Ghana) using multivariate statistical analysis / F. A. Armah, S. Obiri, D. O. Yawson, A. N. M. Pappoe, A. Bismark // *Journal of Environmental Statistics*. – 2010. – Vol. 1, № 4. – P. 1-13.
202. Armitage, P. D. The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges / P. D. Armitage, P. S. Cranston, L. C. V. Pinder. – Netherlands: Springer, 1995. – 575 pp.

203. Banar, M. Modelling of heavy metal pollution in an unregulated solid waste dumping site with GIS / M. Banar, A. Özkan, M. Altan. // Research Journal of Environmental and Earth Sciences. – 2009. – Vol. 1, № 2. – P. 99-110.
204. Barceloux, D. G. Chromium / D.G Barceloux // Clinical Toxicology. – 1999. – Vol.37, № 3. – P. 173-194. doi:10.1081/clt-100102418
205. Begum, A. Heavy metal pollution and chemical profile of Cauvery river water / A. Begum, M. Ramaiah, Harikrishna, I. Khan, K. Veena // E-Journal of Chemistry. – 2009. – Vol. 6, № 1. – P. 47-52. doi: 10.1155/2009/154610
206. Belyanina, S. I. Morphology and chromosomes of phytophilous *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) from water pools of Saratov district. 2. Karyotypic analysis / S. I. Belyanina, N. A. Durnova // Russian Journal of Zoology. – 1998. – Vol. 77. № 2. – P. 243-251.
207. Buck-Koehntop, B. A. On how mammalian transcription factors recognize methylated DNA / B.A. Buck-Koehntop, P.-A. Defossez // Epigenetics. – 2013. – Vol.8. № 2. – P. 131-137. doi: 10.4161/epi.23632
208. Butler, M. G. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) / M. G. Butler, I. I. Kiknadze, V. V. Golygina, J. Martin, A. G. Istomina, W. F. Wulker, J. E. Sablette, M. F. Sublette // Genome. – 2011. – Vol. 42. № 5. – P. 797-815. doi: 10.1139/g99-014
209. Donato, M. Chironomid (Chironomidae: Diptera) checklist from Nahuel Huapi National Park, Patagonia, Argentina / M. Donato, J. Massaferrro, S.J. Brooks // Rev. Soc. Entomol. Argent. – 2008. Vol. 67, № 1-2. – P. 163-170.
210. Edwards, A. W. F. G. H. Hardy (1908) and Hardy-Weinberg equilibrium / A.W.F. Edwards // Genetics. – 2008. – Vol.179, № 3. – P. 1143-1150. doi.org/10.1534/genetics.104.92940
211. Epler, J. H. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina / J. H. Epler // North Carolina Dep. Envir. Natural Resources. North Carolina: Div. Water Quality, 2001. Available from: <http://www.esb.enr.state.nc.us/BAUwww/Chironomid.htm>

212. Ferrington, J. L. Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater / J.L. Ferrington // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 595, № 1. – P. 447-455.
213. Francis, D. R. Distribution of Midge Remains (Diptera: Chironomidae) in Surficial Lake Sediments in New England / D. R. Francis // *Northeastern Naturalist*. – 2004. – Vol. 11, № 4. – P. 459-478.
214. GBIF: Global Biodiversity Information Facility // GBIF.org. 2025. URL: <https://www.gbif.org/ru/species/1446891> [дата обращения: 13.09.2025 г.].
215. Google Планета Земля [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.google.com/intl/ru/earth/about/>.
216. Hirabayashi, K. Studies on the massive flights of chironomid midges (Diptera: Chironomidae) as nuisance insects and plans for their control in the Lake Suwa area, central Japan. 1. Occurrence of massive flights of Tokunagayusurika akamusi / K. Hirabayashi // *Nihon Eiseigaku Zasshi*. – 1991. – Vol. 46, № 2. – P. 652-661. doi: 10.1265/jjh.46.652.
217. Hodgson, D. A. Primary metabolism and its control in streptomycetes: a most unusual group of bacteria / D. A. Hodgson // *Adv. Microb. Physiol.* – 2000. – Vol. 42. – P. 47-238.
218. Hoffrichter, O. Studien zur Morphologie und Karyosystematik der Gattung Glyptotendipes (Chironomidae, Diptera): Inaugural-Dissertation / O. Hoffrichter // Albert Ludwigs-Universität of Freiburg, Freiburg im Breisgau, 1977. – 199 pp.
219. Ilkova, J. Chromosome variability of species of subfamily Chironominae (Diptera, Chironomidae) from polluted regions near Sofia / J. Ilkova // *Acta Zool. Bulgarica*. – 2004. – Vol. 56, № 1. – P. 15-30.
220. Jacobsen, D. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude / D. Jacobsen, R. Shultz, A. Encalada // *Freshwater Biology*. – 1997. Vol. 38, № 2. – P. 247-261.
221. Jeejeebhoy, Khursheed N. The role of chromium in nutrition and therapeutics and as a potential toxin / Khursheed N. Jeejeebhoy // *Nutrition Reviews* – 1999. – Vol. 5, № 11 P. 329-335.

222. Kar, D. Assessment of heavy metal pollution in surface water / D. Kar, P. Sur, S. K. Mandal, T. Saha, R. K. Kole // *Int J Environ Sci Tech.* – 2008. – Vol. 5, №1. – P. 119-124. doi: 10.1007/BF03326004
223. Kiknadze, I. I. Chromosomal polymorphism in natural populations of *Glyptotendipes paripes* Edw. (Diptera, Chironomidae) / I. I. Kiknadze, I. E. Kerkis, N. A. Nazarova // *Caryologia.* – 1991. – Vol. 44, № 3-4. – P. 233-250.
224. Kiknadze, I. I. Geographic variation in polytene chromosome banding pattern of the holarctic midge *Camptochironomus tentans* (Fabr.) / I. I. Kiknadze, M. G. Butler, K. G. Aimanova, L. I. Gunderina, K. Cooper // *Can J. Zool.* – 1996. – Vol. 74. – P. 171-191.
225. Kiknadze, I. I. Mystery of *Chironomus dorsalis* Meigen karyotype (Diptera: Chironomidae) / I. I. Kiknadze, V. V. Golygina, A. D. Broshkov, L. I. Gunderina // *Comparative Cytogenetics.* – 2008. – Vol. 2. № 1. – P. 21-35.
226. Klein, P. Chironomidae and other macroinvertebrates of a first order stream: Community response after habitat fragmentation / P. Kleins, S. Trivinho-Strixino // *Acta Limnologica Brasiliensia.* – 2005. – Vol.17, № 1. – P. 81-90.
227. Kownacki, A. Larva of *Glyptotendipes (Glyptotendipes) glaucus* (Meigen 1818) (Chironomidae, Diptera) – morphology by Scanning Electron Microscope (SEM), karyotype, and biology in laboratory conditions / A. Kownacki, O. Woźnicka, E. Szarek-Gwiazda, P. Michailova // *Zootaxa.* – 2016. – Vol. 4169, № 3. – P. 555-570. doi: 10.11646/zootaxa.4169.3.8.
228. Kownacki, A. Morphology of the adult male and pupal exuviae of *Glyptotendipes (Glyptotendipes) glaucus* (Meigen 1818) (Diptera, Chironomidae) using scanning electron microscope (SEM) / A. Kownacki, O. Woźnicka, E. Szarek-Gwiazda, P. Michailova, A. Czaplicka // *Zootaxa.* – 2017. – Vol. 4237, № 2. – P. 383-392. doi: 10.11646/zootaxa.4237.2.11.
229. Langton, P. H. Keys to the adult male Chironomidae of Britain and Ireland / P. H. Langton, L. C. V. Pinder. – UK: Published by The Freshwater Biological Association, Ambleside, – 2007. – 407 pp.

230. Learner, M. A. The seasonal periodicity of emergence of insects from two ponds in Hertfordshire, England, with special reference to the Chironomidae (Diptera: Nematocera) / M. A. Learner, D. W. B. Potter // *Hydrobiologia*. – 1974. – Vol. 44, № 4. – P. 495-510.

231. Luoto, T. P. Subfossil Chironomidae (Insecta: Diptera) along a latitudinal gradient in Finland: development of a new temperature inference model / T. P. Luoto // *Journal of Quaternary Science*. – 2009. – Vol. 24, № 2. – P. 150-158. doi: 10.1002/jqs.1191

232. Luoto, T. P. Fossil midge larvae (Chironomidae: Diptera) as quantitative indicators of late-winter hypolimnetic oxygen in southern Finland: A calibration model, case studies and potentialities/ T. P. Luoto, V.-P. Salonen // *Boreal Environment Research*. – 2010. – Vol. 15, № 1. – P. 1-18.

233. Majumdar, U. Chironomid flies of the genus *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera: Chironomidae) from India with a short account of their biology / U. Majumdar, A. Mazumdar // *Aquatic Insects*. – 2011. – Vol. 33, № 3. – P. 253-272. doi: 10.1080/01650424.2011.597409

234. Marks, R. J. An examination of the larval Chironomidae (Diptera, Nematocera) in Lennymore Bay, Lough Neagh / R.J. Marks, A.E. Henderson // *The Irish Naturalists' Journal*. – 1970. – Vol. 16, № 11. – P. 328-334.

235. Marziali, L. Responses of Chironomid larvae (Insecta, Diptera) to ecological quality in Mediterranean river mesohabitats (South Italy) / L. Marziali, D. G. Armanini, M. Cazzola, S. Erba, E. Toppi, A. Buffagni, B. Rossaro // *River Res. Applic.* – 2009. – Vol. 26. – P. 1036–1051. doi: 10.1002/rra.130

236. McKie, B. G. Does biogeographical history matter? Diversity and distribution of lotic midges (Diptera: Chironomidae) in the Australian Wet Tropics / B. G. McKie, R. G. Pearson, P. S. Cranston // *Austral Ecology*. – 2005. – Vol. 30, № 1. – P. 1-13. doi: 10.1111/j.1442-9993.2005.01408.x

237. Michailova, P. Comparative karyological studies of three species of the genus *Glyptotendipes* Kieff. (Diptera, Chironomidae) from Hungary and Bulgaria and

Glyptotendipes salinus sp. n. from Bulgaria / P. Michailova // Folia Boil. – 1987. – Vol. 35. – P.43-56.

238. Michailova, P. Contribution of the knowledge of *Glyptotendipes pallens* (Meigen, 1804) and *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) / P. Michailova, R. Contreras-Lichtenberg // Ann. Naturhist. Mus. – 1995. – Vol. 97 B. – P. 395-410.

239. Michailova, P. Cytotaxonomical characteristics of Chironomidae (Diptera) from Hungary / P. Michailova // Studia Dipterol. – 1995. – Vol. 2, № 2. – P. 253-270.

240. Michailova, P. Cytotaxonomical charactersitics of the genus *Glyptotendipes* Kieffer (Chironomidae, Diptera) from fish and retention ponds (Silesia, southern Poland) / P. Michailova, E. Warchalowska – Sliwa, A. Kownacki // Folia biologica. – 2001. – Vol. 49, № 3-4. – P. 163-173.

241. Michailova, P. The polytene chromosomes and their significance to the systematic of the family Chironomidae, Diptera / P. Michailova // Acta Zool. Fennica. – 1989. – Vol. 186. – P. 1-107.

242. Michailova, P. V. Cytotaxonomy of Chironomidae (Diptera) from Lake Shabla (Bulgaria): cytogenetic evidence for introgressive hydribization / P. V. Michailova // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 318, № 1. – P. 25-42.

243. Michalec, B. K. The evaluation of heavy metal content in water and sediments of small reservoirs in light of various environmental quality regulations / B. K. Michalec, A. M. Lenart-Boron, A. K. Cupak, A. S. Walega // J Environ Sci Health A Tox Hazard Subst Environ Eng. – 2014. – Vol. 49, № 7. – P. 827-832. doi: 10.1080/10934529.2014.882645.

244. Morrone, J. J. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna / J. J. Morrone // Annu Rev Entomol. – 2006. – № 51. – P. 467-494.

245. OECD. Test No. 218: Sediment-Water Chironomid Toxicity Using Spiked Sediment, OECD Guidelines for the Testing of Chemicals, Section 2; OECD Publishing: Paris, France, 2023.

246. Oliveira, Miguel E. G. C. Genetic variation and population structure of two species of neo-tropical mud-mussels (*Mytella* spp) / Miguel E. G. C. de Oliveira,

Claudia A. M. Russo, Cristiano Lazoski, Paulo Roberto F. G. Vianna, Antonio M. Solé-Cava // Genet. Mol. Res. – 2005. – Vol. 4, № 2. – P. 197-202.

247. Opaliński, K. W. Macrofauna communities of the littoral of Mikołajskie lake polskie archiwum hydrobiologii / K. W. Opaliński // Pol. Arch. Hydrobiol. – 1971. – Vol. 18, № 3. – P. 275-285.

248. Pedersen, B. V. Mechanisms underlying the stable co-existence of two genetically distinct populations of *Chironomus plumosus* (Diptera: Chironomidae) in Lake Tystrup-Bavelse / B. V. Pedersen // Denmark. – Holarctic Ecology. – 1988. – № 11. – P.106-110.

249. Petrova, N. A. Chromosomal variation of populations of *Chironomus plumosus* Linnaeus (Diptera: Chironomidae) from lakes of Kaliningrad, Russia / N. A. Petrova, N. V. Vinokurova, M. V. Danilova // Comparative Cytogenetics. – 2007. – Vol. 1, №1. – P. 51-54.

250. Petrova, N. A. Seasonal variability of the karyotype structure of *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) from a biotope of Kaliningrad / N. A. Petrova, N. V. Vinokurova, M. V. Danilova, V. V. Maslova // Tsitologiya. – 2007. – Vol. 49, № 10. – P. 901-905.

251. Proviz, V. I. Karyotype of *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) from Lake Kotokel (the Lake Baikal Basin) / V. I. Proviz, N. V. Bazova // Entomological Review. – 2012. – Vol. 92, № 3. – P. 361-365. – doi:10.1134/S0013873812030128

252. Pinder, L. C. V. Biology of freshwater Chironomidae / L. C. V. Pinder // Ann. Rev. of Entomol. – 1986. – Vol. 31. – P. 1-23.

253. Roque, F. O. Chironomid species richness in low-order streams in the Brazilian Atlantic Forest: a first approximation through a Bayesian approach / F. O. Roque, S. Trivinho-Strixino, L. Milan, J. G. Leite // J. N. Am. Benthol. Soc. – 2007. – Vol. 26, № 2. – P. 221-231.

254. Roque, F. O. Untangling associations between chironomid taxa in Neotropical streams using local and landscape filters / F. O. Roque, T. Siqueira, L. M. Bini,

M. C. Ribeiro, L. R. Tambosi, G. Ciocheti, S. Trivinho-Strixino // *Freshwater Biology*. – 2010. – Vol. 55, № 4. – P. 847-865. doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02314.x

255. Rossaro, B. Chironomids from Southern Alpine running waters: ecology, biogeography / B. Rossaro, V. Lencioni, A. Boggero, L. Marziali // *Hydrobiologia*. – 2006. – Vol. 562. – P. 231-246.

256. Rossaro, B. Factors that determine Chironomidae species distribution in fresh waters / B. Rossaro // *Italian Journal of Zoology*. – 1991. Vol. 58, № 3. – P. 281-286. doi.org/10.1080/11250009109355766

257. Sonoda, K. C. Contrasting land uses affect Chironomidae communities in two Brazilian rivers / K. C. Sonoda, C. D. Matthaei, S. Trivinho-Strixino // *Fundamental and Applied Limnology*. – 2009. – Vol. 174, № 2. – P. 73-184. doi: 10.1127/1863-9135/2009/0174-0173

258. Stepanov, V. A. Analysis of allele frequency of seven microsatellite loci of Y chromosome in three Tuva populations / V. A. Stepanov, V. P. Puzyrev // *Russian Journal of Genetics*. – 2000. – Vol. 36. № 2. – P. 179-185.

259. Smiljkov, S. Chironomidae (Diptera) larvae fauna from the Mantovo reservoir and the mouth of river Kriva Lakavica / S. Smiljkov, V. Slavevska-Stamenkovic // *Conference of water observation and information system for decision support (BALWOIS): proceedings, 23-26 May 2006. Ohrid, 2006*. – P. 1-12.

260. The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges / W. P. Coffman [et al.]. – London: Chapman and Hall, 1995. – 447 pp.

261. Vallenduuk, H. J. Key to the larvae of *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae) in Western Europe / H. J. Vallenduuk. – Lelystad.: Privately published, 1999. – 44 pp.

262. Vinokurova, N. V. Karyotype and Inversion Polymorphism of Natural Populations of *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818) (Diptera, Chironomidae) from Small Water Bodies of Kaliningrad / N. V. Vinokurova, E. A. Kalinina, E. E. Stol // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. – 2018. – . Vol. 8. – № 1. – P. 65-73. doi.org/10.1134/S2079059718010148

263. Walker, I. R. Chironomidae (Diptera) in paleoecology / I. R. Walker // Quaternary Science Reviews. – 1987. – Vol. 6, № 1. – P. 29-40.
264. Wigginton, J. E. A note on exact tests of Hardy-Weinberg equilibrium / J. E. Wigginton, D. J. Cutler, G. R. Abecasis // Am J Hum Genet. – 2005. – Vol. 76, № 5. – P. 887-893.
265. Wulker, W. F. Karyosystematics and morphology of Northern *Chironomus* (Diptera: Chironomidae): freshwater species with larvae of the *salinarius*-type / W. F. Wulker, M. G. Butler // Ent. Scand. – 1983. – Vol. 14. – P. 121-136.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Акт о внедрении результатов работы в образовательную деятельность



МИНОБРНАУКИ РОССИИ

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта»
(БФУ им. И. Канта)

236041, г. Калининград, ул. А. Невского, 14, Телефон: (4012) 595-597
ОГРН 1023901002949 ИНН 3906019856 КПП 390601001 ОКПО 02068255,
E-mail: post@kantiana.ru; Официальный сайт: www.kantiana.ru

УТВЕРЖДАЮ:

И.о. ректора федерального государственного
автономного бюджетного образовательного
учреждения высшего образования
«Балтийский федеральный университет
имени Иммануила Канта»
кандидат физико-математических наук, доцент
М.В. Демин

30 сентября 2024 г.



о внедрении результатов диссертационной работы

Калининой Евгении Анатольевны

«Эколого-популяционные и цитогенетические характеристики природных популяций
Glyptotendipes glaucus Mg. (Diptera, Chironomidae) из малых водоемов Калининградской
области» в учебном процесс

Настоящий акт подтверждает использование в учебном процессе данных структурно-популяционного и цитогенетического анализа *Glyptotendipes glaucus* Mg., как объекта биотестирования и биоиндикации химических антропогенных факторов в биоте водоемов Калининградской области, полученных в ходе подготовки диссертационного исследования Калининой Евгении Анатольевны на тему «Эколого-популяционные и цитогенетические характеристики природных популяций *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae) из малых водоемов Калининградской области».

Результаты диссертационной работы использованы в учебном процессе высшей школы живых систем образовательно-научного кластера «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)» с 2024 г. при подготовке лекционного материала и выполнении практических и лабораторных работ по учебным дисциплинам: «Экологическая генетика», «Популяционная биология», «Практикум по клеточной биологии», «Зоология беспозвоночных» для обучающихся по направлению подготовки 06.03.01 Биология, специальности 06.05.01 Биоинженерия и биоинформатика; «Биоразнообразие и методы его оценки», «Биоиндикация и биотестирование» для обучающихся по направлению 06.04.01 Биология, программа «Сохранение биоразнообразия и охрана окружающей среды» а также при проведении учебной ознакомительной практики для обучающихся по направлению подготовки 06.03.01 Биология, специальности 06.05.01 «Биоинженерия и биоинформатика»; и позволяют повысить теоретический уровень подготовки при реализации образовательных программ.

Описание объекта внедрения прилагается и является неотъемлемой частью Акта.

И.о. руководителя

ОНК «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)»

П.В. Федуреаев

Описание объекта внедрения

Данные структурно-популяционного и цитогенетического анализа *Glyptotendipes glaucus* Mg., как объекта биотестирования и биоиндикации химических антропогенных факторов в биоте водоемов Калининградской области

1. Краткая характеристика объекта внедрения и его назначения.

Полученные в ходе многолетних исследований качественно-количественные данные естественного хромосомного инверсионного полиморфизма и экологической значимости *G. glaucus* водоемов Калининградской области служат наглядным материалом для изучения структуры генетического разнообразия природных популяций, данные используются в учебном процессе для освоения обучающимися методик приготовления временных цитологических препаратов политенных хромосом из слюнных желез личинок хирономид, их микроскопирования и анализа хромосомных инверсий, также вид *G. glaucus* рассматривается как модель для изучения систематики, морфологии и экологии семейства Chironomidae. Полученные данные по распространению и особенностям биологии вида в регионе используются для иллюстрации раздела по экологии водных беспозвоночных. («Экологическая генетика», «Популяционная биология», «Практикум по клеточной биологии», «Зоология беспозвоночных», «Биоразнообразие и методы его оценки», «Биоиндикация и биотестирование»). В рамках учебной ознакомительной практики материалы работы используются для знакомства обучающихся с методами полевого сбора гидробиологического материала, морфологической идентификации видов-биоиндикаторов, а также основами сбора и фиксации проб для последующего цитогенетического анализа.

2. Разработчики: Калинина Е.А., старший преподаватель высшей школы живых систем ОНК «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)», Винокурова Н.В., к.б.н., старший преподаватель высшей школы живых систем ОНК «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)».

3. Сотрудники, использующие материалы: Винокурова Н.В., Калинина Е.А., Доминова И.Н.

4. Начало использования объекта внедрения: сентябрь 2024 года.

5. Число обучающихся, пользующихся данными: 57 студентов (группы: 05_био_22_О; 05_БИН_23_О; 05_БИН_24); 41 студент (группы: 03_био_22_О; 03_био_23_о; 03_БИО_24_фпб); 24 магистранта (группы: 04_био_24_с; 04_био_25_СБиООС)

6. Дата и номер протокола заседания ученого совета ОНК «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)», на котором результаты рекомендованы к внедрению в учебный процесс по направлениям подготовки и специальности 26.09.2024 г. №5

И.о. руководителя

ОНК «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)»

П.В. Федурев

Разработчики

Е.А. Калинина
Н.В. Винокурова

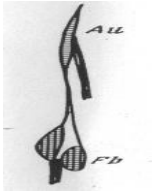
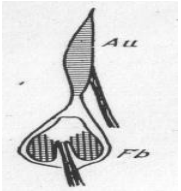
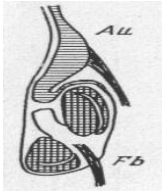
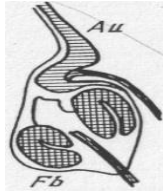
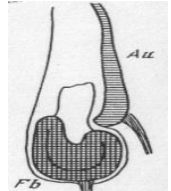
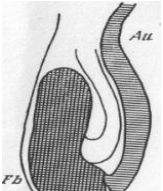
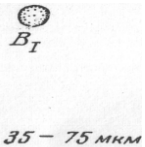
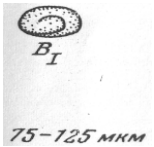
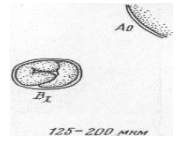
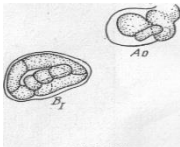
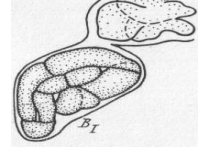
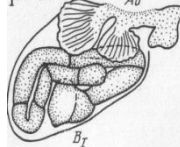
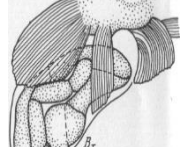
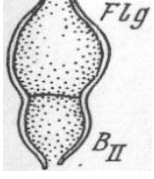
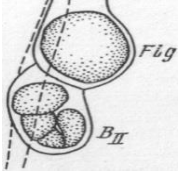
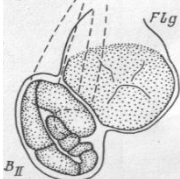
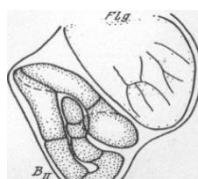
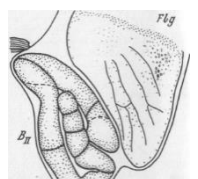
ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Карта распространения *Glyptotendipes glaucus* в странах Евразии и в Великобритании (по литературным источникам)

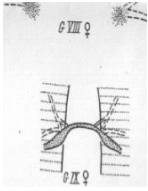
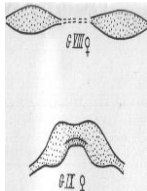
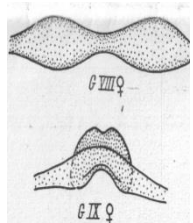
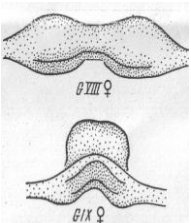
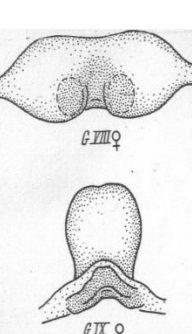
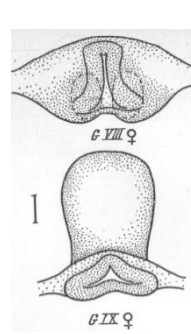
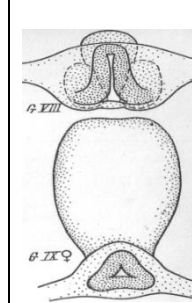
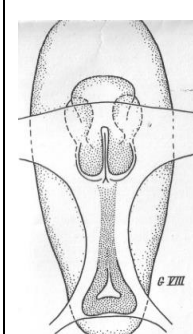
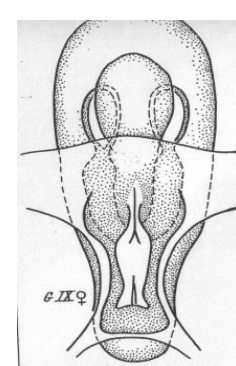
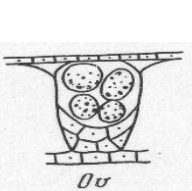
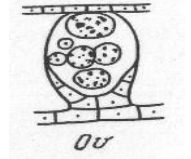
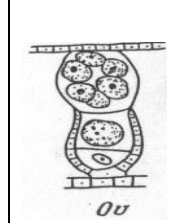
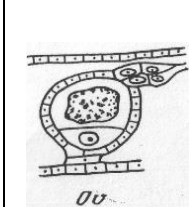
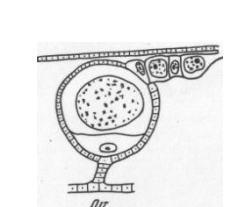
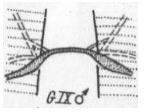
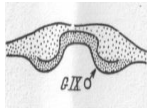
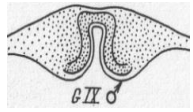
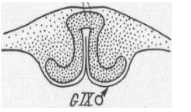
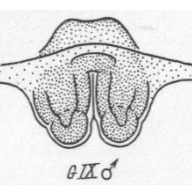
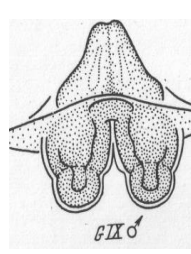
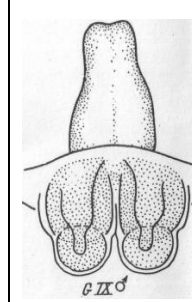
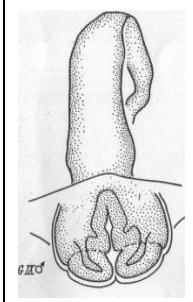
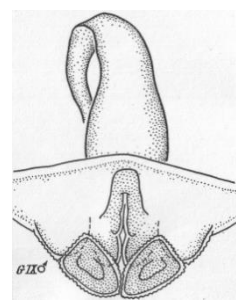


ПРИЛОЖЕНИЕ В

Развитие имагинальных дисков личинок хирономид (на примере *Chironomus thummi*)

	Фаза 1	Фаза 2	Фаза 3	Фаза 4	Фаза 5	Фаза 6	Фаза 7	Фаза 8	Фаза 9
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Глаз (Au) Основание антенны(Fb)									
Дыхательны й орган(Ao) Конечность I сегмен-та (B _I)	 35 - 75 мкм	 75 - 125 мкм	 125 - 200 мкм	 200 - 300 мкм	 300 - 420 мкм	 420 - 580 мкм			
Крыло (Flg) Конечность II сегмента (B _{II})									

Окончание приложения В

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Гениталии VIII и IX брюшного сегмента самки (G ♀ VIII)									
Яичник (Oz)									
Гениталии IX брюшного сегмента самца (G IX ♂)									

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Ранжирование идентифицированных видов природных таксоценозов хирономид в малых водоемах Калининградской области по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки

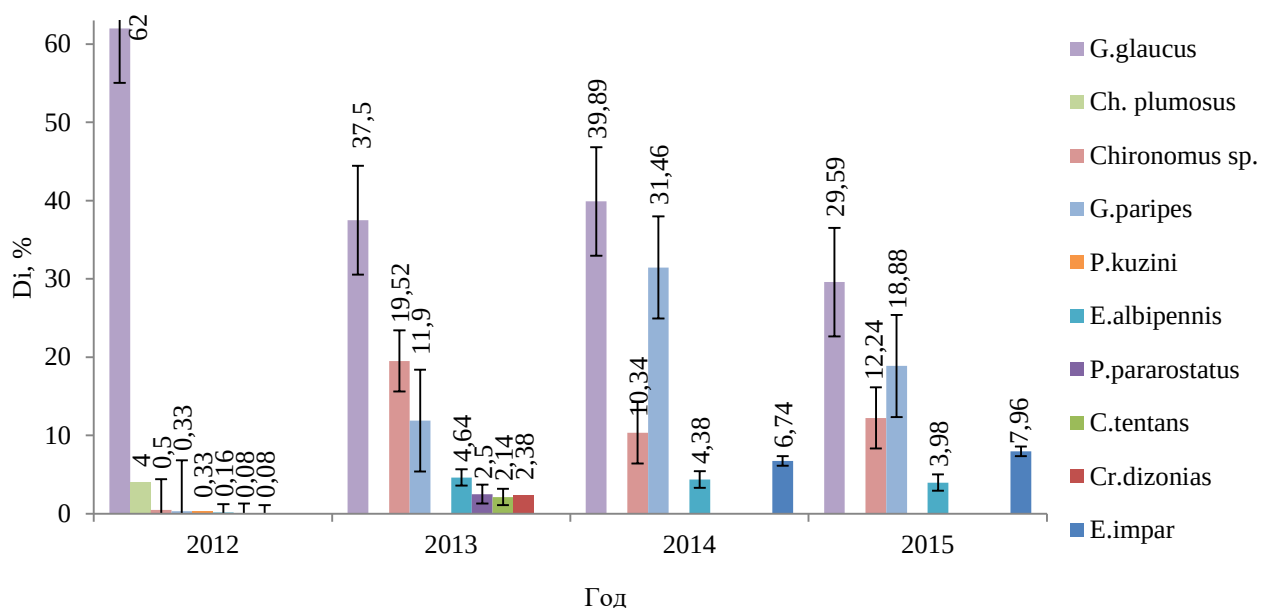


Рисунок 1Г – Ранжирование идентифицированных видов хирономид по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки в оз. Школьное (2012-2015 гг.)

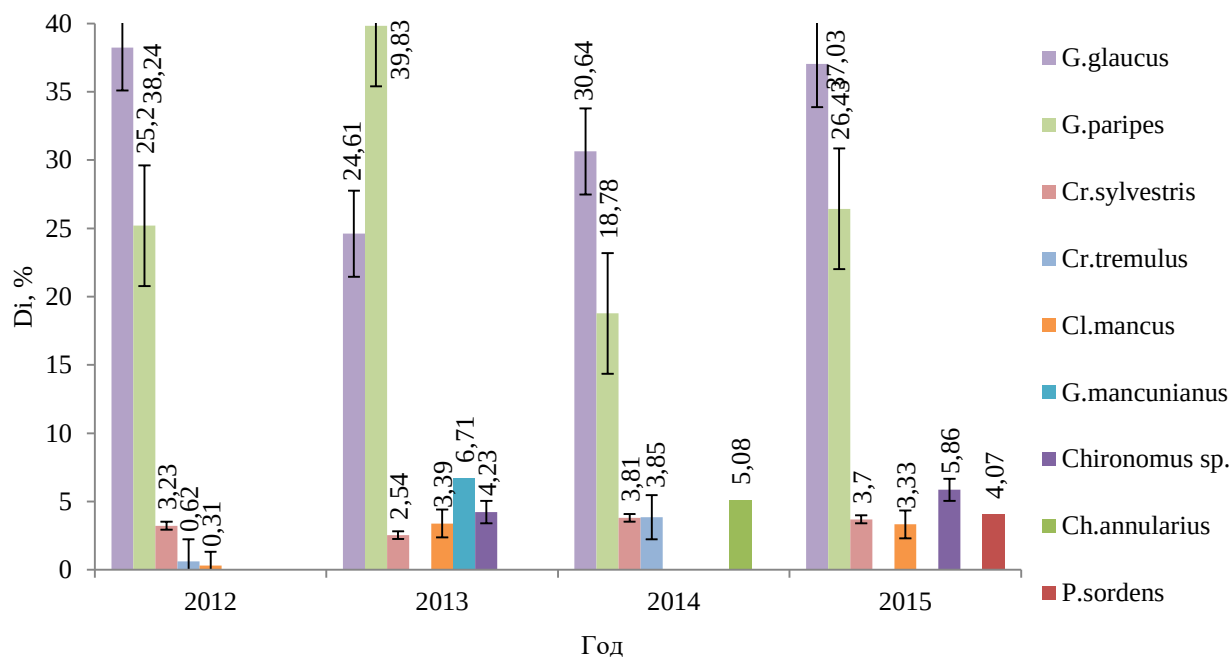


Рисунок 2Г – Ранжирование идентифицированных видов хирономид по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки в системе прудов Карасевка (2012-2015 гг.)

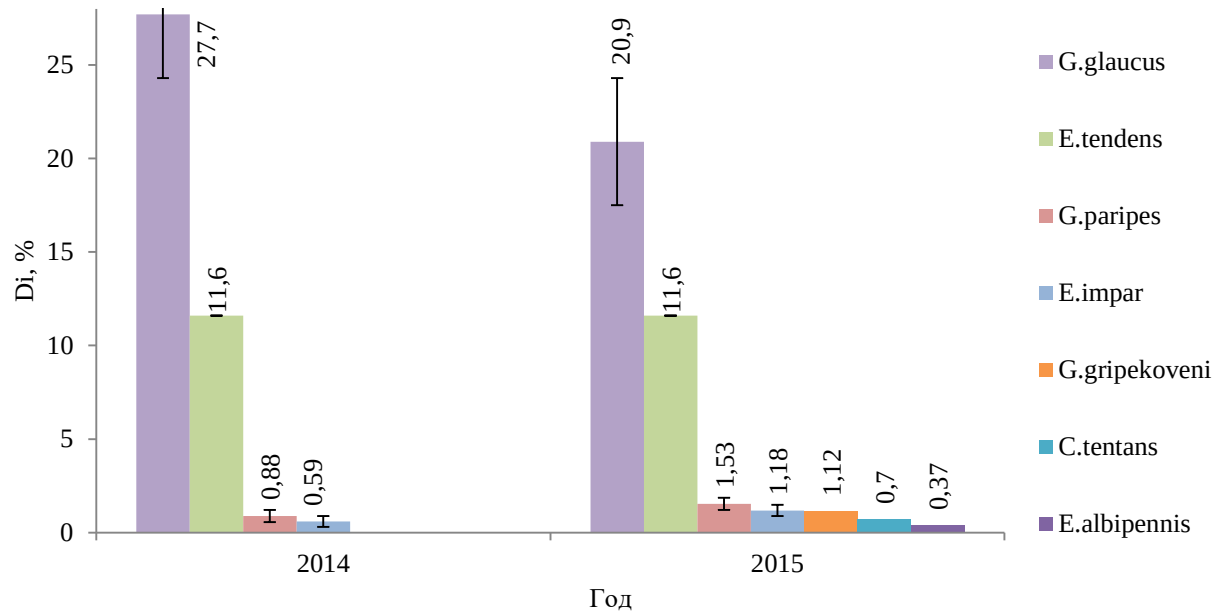


Рисунок 3Г – Ранжирование идентифицированных видов хирономид по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки в пруду Ботанического сада (2014-2015 гг.)

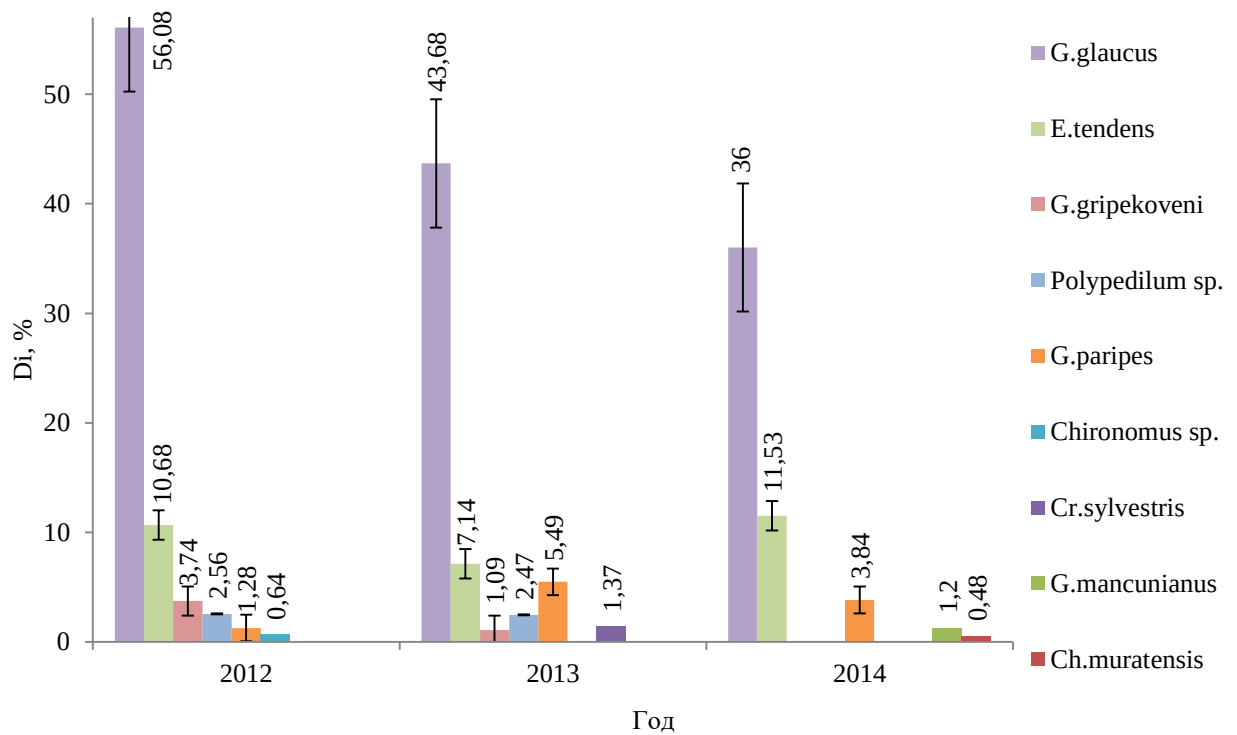


Рисунок 4Г – Ранжирование идентифицированных видов хирономид по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки в пруду Нижний (2012-2014 гг.)

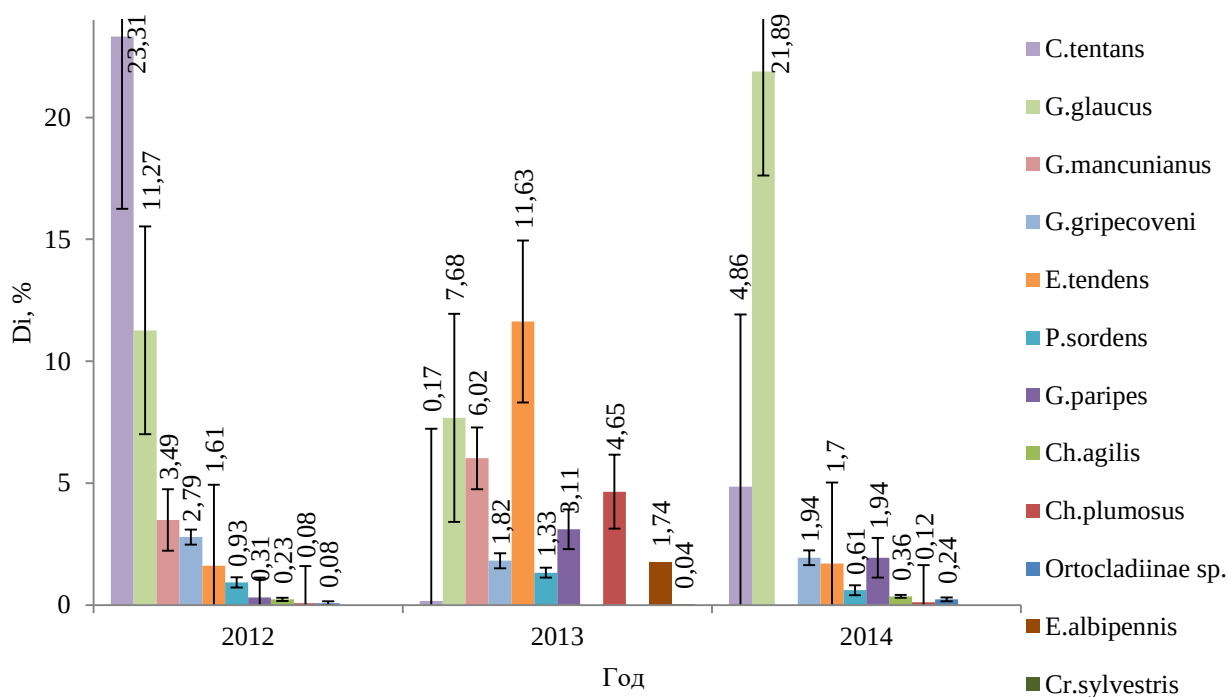


Рисунок 5Г – Ранжирование идентифицированных видов хирономид по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки в оз. Пеньковое (2012-2015 гг.)

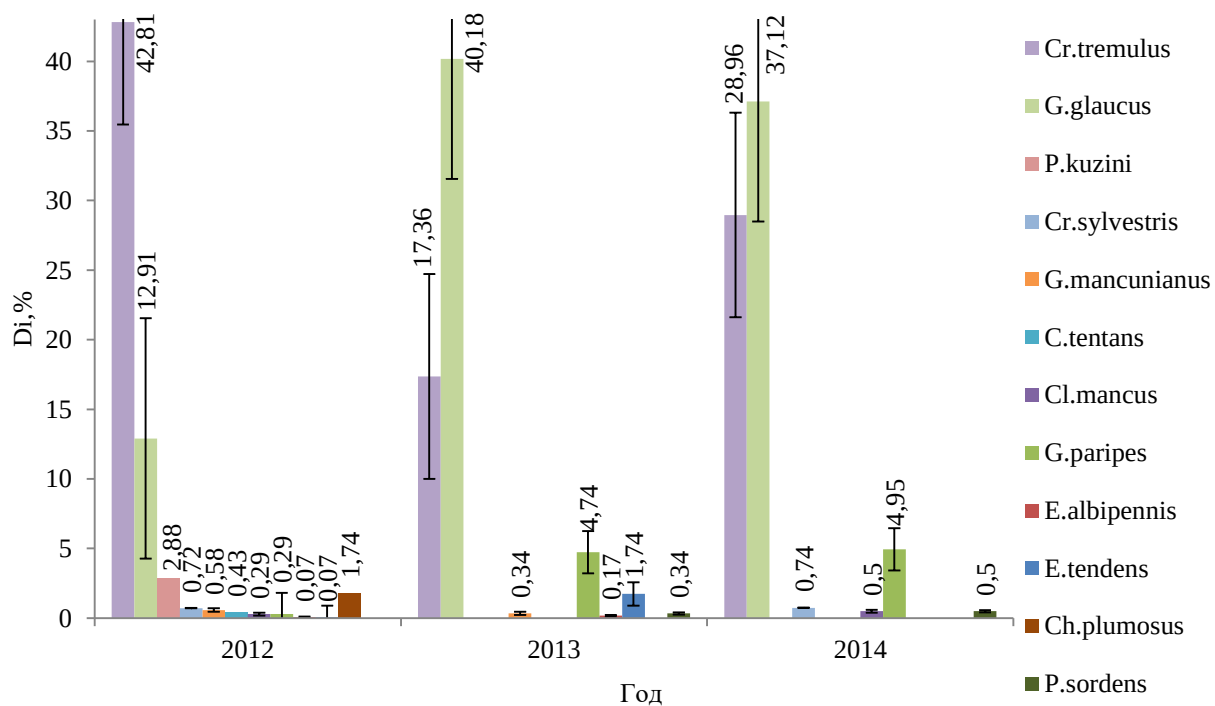


Рисунок 6Г – Ранжирование идентифицированных видов хирономид по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки в пруду Чистый (2012-2014 гг.)

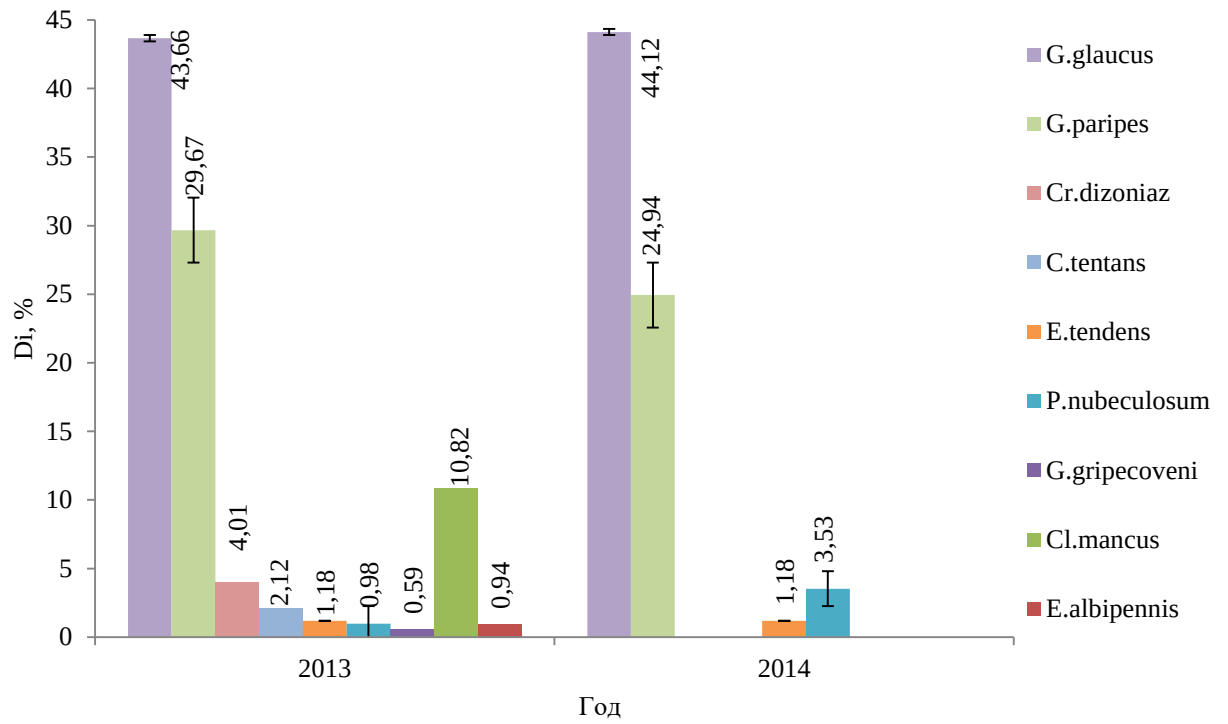


Рисунок 7Г – Ранжирование идентифицированных видов хирономид по значению индекса доминирования Палия-Ковнацки в оз. Чайка (2013-2014 гг.)

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Таблица 1Д – Список хромосомных последовательностей (ХП) в кариофонде *Glyptotendipes glaucus*

ХП	Порядок отделов	Авторы картирования
1	2	3
<i>glaA1</i>	1 2345 678 9 10 11 12 13 14 15 16...	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaA2</i>	1 <u>109 8 7 6 5 4 3 2</u> 11 12 13 14 15 16...	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaA3</i>	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 <u>13 12</u> 14 15 16...	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaA4</i>	1 2 3 <u>8b-a 7 6 5 4 8c-f</u> 9 10 11 12 13 14 15 16...	Провиз, 2012
<i>glaB1</i>	...17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaB2</i>	...17 18 <u>20 19</u> 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaB3</i>	...17 18 <u>20 19</u> 21 <u>28 27 26 25 24 23 22</u> 29 30	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaB4</i>	...17 18 19 20 21ab <u>22 21j-c</u> 23 24 25 26 27 28 29 30	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaB5</i>	...17 18 <u>20 19n-e22f-a21a-d19a-d</u> 22g-k 23 24 25 26 27 28 29 30	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaB6</i>	...17 18 <u>20 19</u> 21 22 <u>27 26 25 24 23</u> 28 29 30	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaC1</i>	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16...	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaC2</i>	1-8 <u>9a-c 13e-a 12 11 10 9j-d</u> 13fg 14 15 16...	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaC3</i>	1 <u>11 10 9 8 7 6 5 4 3 2</u> 12 13 14 15 16...	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaC4</i>	1 2 <u>4b-a3 4c-e</u> 5 6 7 8 910 12 13 14 15 16...	Калинина, Винокурова, 2025
<i>glaD1</i>	...17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaD2</i>	...17 18 19 20 21 22 23 <u>29d-a 28 27 26 25 24 29e-g</u> 30	Петрова, Михайлова, 1986
<i>glaD2</i>	...17 18 a-e <u>22d-a 21 20 19 18 h-f</u> 22e-h 23-30	Дурнова, 2010
<i>glaD3</i>	...17-27 28 29ab <u>30dcba29gfedc</u> 30e – I	Беянина, Дурнова, 1998
<i>glaD4</i>	... <u>17a-f 19e-a 18 17i-g 19f-I</u> 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30	Винокурова, Шартон, Данилова, 2008

Продолжение таблицы 1Д

1	2	3
<i>glaD5</i>	...17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29a-f 30a-g 29h 30i-l	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaD6</i>	...17 18 19 20 21 22 <u>23b-a</u> 23c-g 24 25 26 27 28 29 30	Калинина, Винокурова, 2017
<i>glaD7</i>	...17 18 19 20 21 22 23ab <u>23e-c</u> 23fg 24 25 26 27 28 29 30	Калинина, Винокурова, 2017
<i>glaD8</i>	...17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 <u>28c-a</u> 28d-l 29 30	Калинина, Винокурова, 2025
<i>glaE1</i>	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14...	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaE2</i>	Предположительные точки разрывов в отделах 2 и 5	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaE3</i>	1 <u>2a-f</u> 7f-a 6 5 4 3 <u>2g</u> 7g 8 9 10 11 12 13 14...	Винокурова, Шартон, Данилова, 2008
<i>glaE4</i>	1 2 3 4 5 6 7 8 9 <u>12a-b</u> <u>11</u> <u>10</u> 12c-f 13 14...	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaE5</i>	1 2 3 4 5 6 <u>12a-b</u> <u>11</u> <u>10</u> <u>9</u> <u>8</u> <u>7</u> 12c-f 13 14...	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaE6 + glaF7</i>	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 <u>15i-a</u> К <u>14</u> <u>13</u> <u>12</u> <u>11</u> <u>15j-o</u> 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaE7</i>	1a-j <u>2f-a</u> <u>1k-l</u> 2g 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14...	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaE8</i>	1 2 3 4 5 6 <u>13</u> <u>12</u> <u>11</u> <u>10</u> N 9 8 N <u>7</u> 14...	Петрова, Жиров, 2011
<i>glaE9</i>	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 <u>11abcd</u>12a-f11ef 12 13 14...	Калинина, Винокурова, 2025
<i>glaF1</i>	...15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaF2</i>	...15a-h <u>18</u> <u>17</u> <u>16</u> <u>15n-i</u> 19 20 21 22 23 24 25	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaF3</i>	...15a-h <u>23</u> <u>22</u> <u>21</u> <u>20</u> <u>19</u> <u>18</u> <u>17</u> <u>16</u> <u>15n-i</u> 24 25	Петрова, Михайлова, 1986
<i>glaF4</i>	...15a-h <u>20f-a</u> 19 18 17 16 <u>15n-i</u> 20g-i21- 25	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaF5</i>	...15 16 17 18 19 20 <u>24</u> <u>23</u> <u>22</u> <u>21</u> 25	Винокурова, Шартон, Данилова, 2008
<i>glaF6</i>	...15 16 17 18 19d-a <u>21b-a</u> 20 19e-f21c-d 22 23 24 25	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010
<i>glaF7</i>	...15 a-i К <u>14</u> <u>13</u> <u>12</u> <u>11</u> 15 j-o 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25	Шартон, Петрова, Винокурова, 2010

Окончание таблицы 1Д

1	2	3
<i>glaF8</i>	...15 16 17ab <u>18</u> a-e 17c-j 18f-h 19 20 21 22 23 24 25	Дурнова, Воронин, Оглезнева, 2014
<i>glaG1</i>	1 2 3 4 5 6 7 8	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaG2</i>	1 <u>2 2</u> 3 4 5 6 7 8 (дупликация отдела 2)	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaG3</i>	Микроперестройка в отделе 3	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaG4</i>	1 2 3 <u>7 6 5 4</u> 8	Белянина, Дурнова, 1998
<i>glaG5</i>	делеция диска d, расположенного в отделе 7	Дурнова, Воронин, Оглезнева, 2014
<i>glaG6</i>	дупликация отдела 5-7d	Калинина, Винокурова, 2025
<i>glaG7</i>	1 2 3 <u>4 6 7 6 5 4</u> 8	Калинина, Винокурова, 2025
<i>glaG8</i>	1 2 3 4 5 6 <u>7jihgf</u> 8	Калинина, Винокурова, 2025

Примечание: полужирным шрифтом выделены новые последовательности дисков хромосом *G. glaucus*