

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

УДК 595.771: 576.316.7 + 575.17+574.632

Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae)

И. И. КИКНАДЗЕ, А. Г. ИСТОМИНА

Институт цитологии и генетики СО РАН
630090 Новосибирск, просп. Акад. Лаврентьева, 10

АННОТАЦИЯ

В статье представлен обзор исследований по цитотаксономии видов трибы Chironomini в Сибири. Список идентифицированных видов включает 58 видов рода *Chironomus* и 35 видов других родов трибы Chironomini. Наиболее распространенными в Сибири оказались голарктические виды хирономид. Приводятся данные о цитогенетической структуре популяций этих видов как в Палеарктике, так и в Неарктике. Многолетний мониторинг за частотами последовательностей дисков показал очень высокий уровень флуктуирующего хромосомного полиморфизма в сибирских популяциях хирономид. Впервые выявлена четкая закономерность дивергенции кариотипов голарктических видов в Палеарктике и Неарктике за счет наличия эндемичных последовательностей дисков, а также фиксации в Неарктике отдельных альтернативных последовательностей. Обсуждается адаптивное значение фиксированного и флуктуирующего инверсионного полиморфизма.

ВВЕДЕНИЕ

Хирономиды (комары-звонцы) – одна из наиболее распространенных и процветающих в настоящее время групп насекомых. Их личинки являются важным компонентом бентосных экосистем, а из-за своей повсеместности и многочисленности они служат наиболее удобным биотестом для изучения антропогенных воздействий на их состояние. Наличие у личинок хирономид гигантских политенных хромосом делает их незаменимым объектом при анализе генетических последствий любых антропогенных воздействий, вызывающих хромосомные перестройки.

Интерес к изучению кариотипов и хромосомного полиморфизма природных популяций хирономид в последние годы сильно возрос [1–7]. Сравнительный анализ структуры кариотипов в подсемействе Chironominae позволил

выявить важную роль различного типа фиксированных хромосомных перестроек в дивергенции кариотипов при видообразовании и уточнить филогению этого подсемейства. С другой стороны, изучение естественного хромосомного полиморфизма в природных популяциях показало необычайно высокий уровень флуктуирующего инверсионного полиморфизма у многих видов хирономид, изменяющегося в зависимости от условий обитания популяций [4–12]. Последнее обстоятельство указывает на возможную роль флуктуирующего хромосомного полиморфизма в адаптации популяций. Это представление об адаптивной роли хромосомного полиморфизма поддерживается данными об увеличении спектра и уровня хромосомного полиморфизма в популяциях хирономид из районов, загрязненных радионуклидами, тяжелыми металлами, отходами промышленных предприятий [13–18].

Еще одним важным аспектом изучения хромосомного полиморфизма у хирономид является возможность восстановления цитогенетической истории видов и их миграций на основе серий фиксированных инверсий, обеспечивающих дивергенцию видов [8, 9, 19, 20]. Однако детальный анализ цитофилогении и путей миграции видов хирономид долгое время тормозился отсутствием цитогенетических данных о сибирских популяциях этих видов. Этот громадный регион несомненно имел большое значение в общей истории видообразования и миграции хирономид. До начала 80-х гг. по кариологии сибирских хирономид имелись лишь единичные публикации [1, 21–23]. С 80-х гг. систематическое исследование кариотипов и хромосомной эволюции у хирономид начато в Институте цитологии и генетики СО РАН с вовлечением в анализ широкого круга кариотипов сибирских видов [24–57]. Большим преимуществом этих работ было использование комплексного анализа цитогенетического и генетического полиморфизма природных популяций хирономид. Важно отметить, что изучение генетического полиморфизма природных популяций хирономид было начато впервые [58–65]. Интенсивные исследования по кариологии рода *Sergentia* и других видов хирономид ведутся в Лимнологическом институте СО РАН [66–69]. Цитологиче-

ская идентификация хирономид Братского водохранилища была также проведена Н. А. Петровой и Л. В. Фегер [70, 71].

Настоящая работа представляет обзор кариологических и цитогенетических исследований сибирских популяций хирономид видов трибы *Chironomini*, проводимых в Институте цитологии и генетики СО РАН. Поскольку основной целью этих исследований являлся анализ закономерностей дивергенции кариотипов и хромосомной эволюции хирономид, то выбор сибирских видов для исследования определялся стремлением описать и сравнить кариотипы наиболее дивергировавших видов, обитающих в самых разнообразных экологических условиях. В соответствии с этим данный обзор не претендует на полное и глубокое описание фауны хирономид Сибири. Он посвящен ряду обобщающих заключений о цитогенетических характеристиках сибирских популяций хирономид, а также о возможных связях этих характеристик с разными условиями обитания личинок.

ЦИТОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ ВИДОВ ТРИБЫ CHIRONOMINI

Анализ структуры кариотипа хирономид для цитологической идентификации видов проводили на гигантских политенных хромосомах

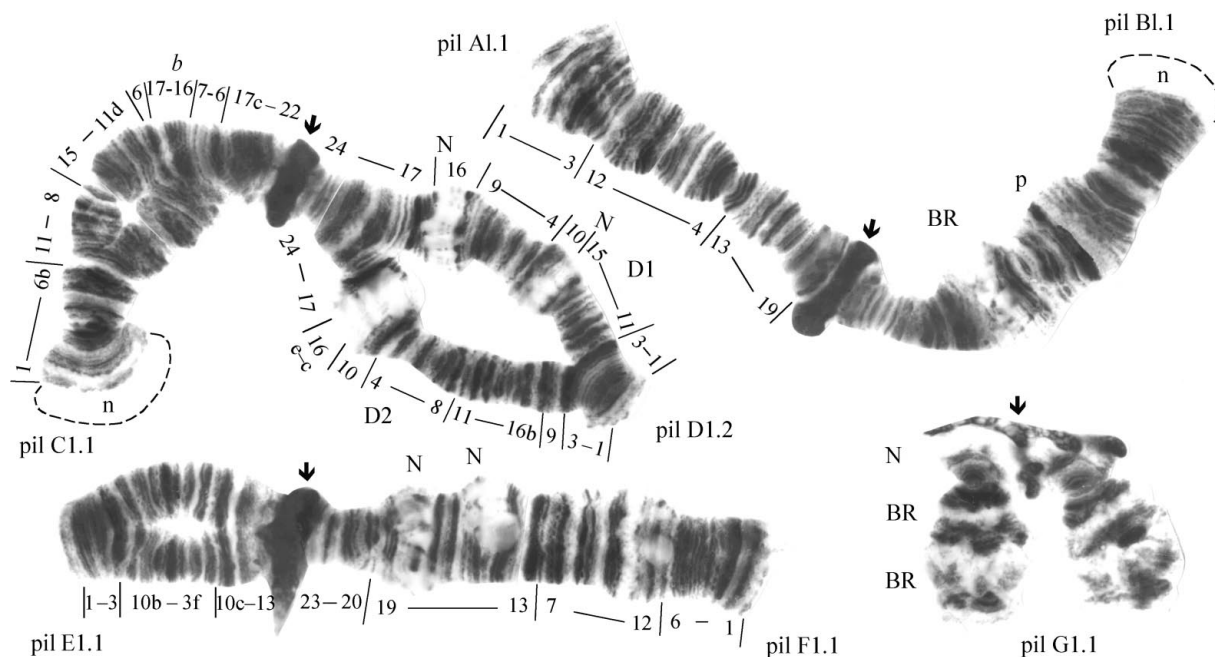


Рис. 1. Кариотип *Chironomus pilicornis* Fabr. с $n = 4$ (сочетание хромосомных плеч АВ, CD, EF, G). pil A1.1, pil B1.1, pil C1.1, pil D1.1, pil E1.1, pil F1.1, pil G1.1 – генотипические сочетания последовательностей дисков в хромосомных плечах; цифры указывают подразделение хромосомных плеч на районы; N – ядрышко; n – факультативные ядрышки; BR – кольцо Бальбиани; центромерные районы указаны стрелками.

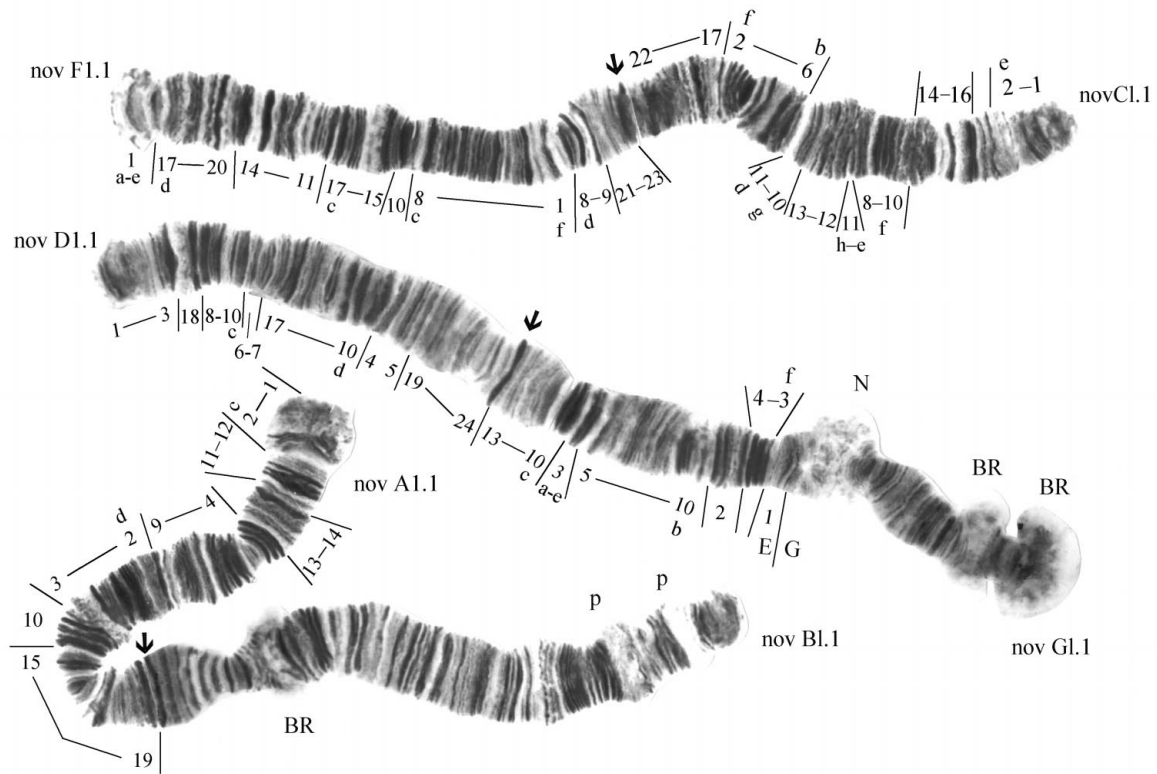


Рис. 2. Кариотип *Chironomus novosibiricus* Kiknadze et al. с $n = 3$. Редукция числа хромосом произошла за счет слияния хромосомных плеч E и G; сочетание хромосомных плеч AB, CD, GEF. Обозначения те же, что и на рис. 1.

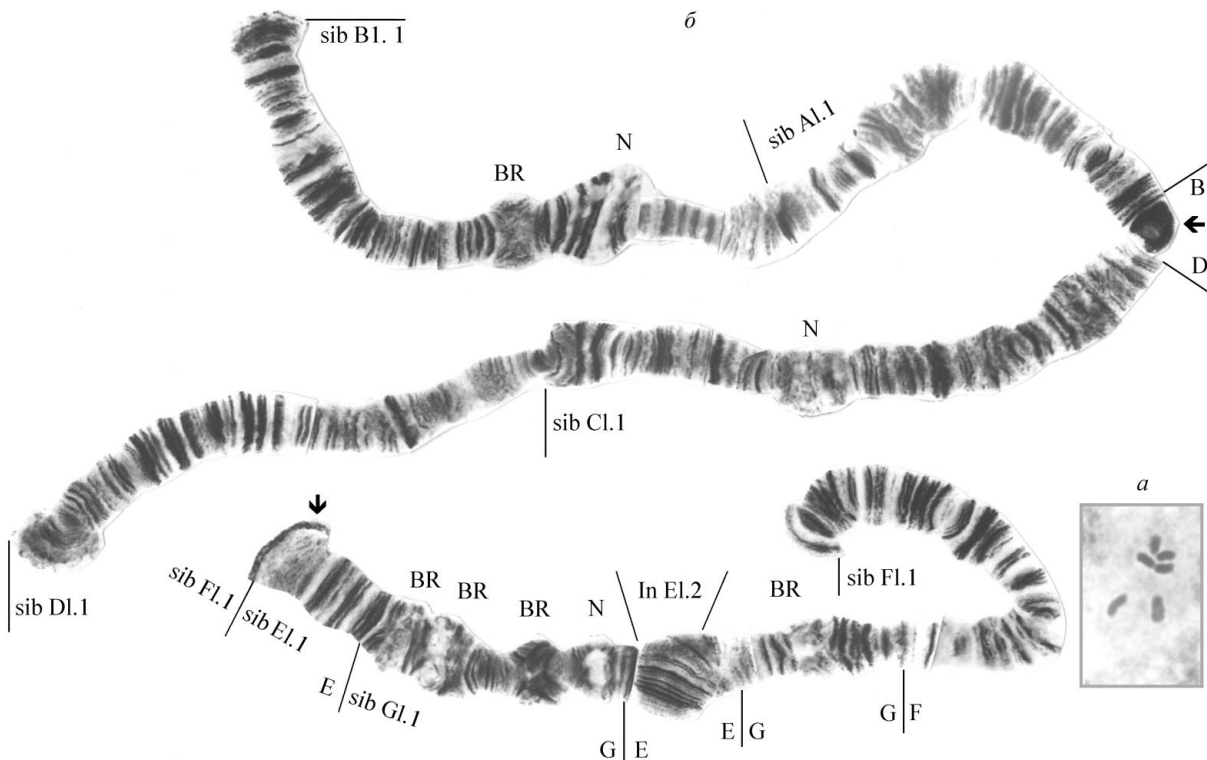


Рис. 3. Кариотип *Chironomus* sp. *Sib 1* Kiknadze et al. с $n = 2$. Редукция числа хромосом связана со слиянием хромосомных плеч с последующим изменением рисунка дисков за счет сложных инверсий. Сочетание хромосомных плеч BA[BD]CD и FEGEGEF. a – митотические, б – политенные хромосомы. Обозначения те же, что и на рис. 1.

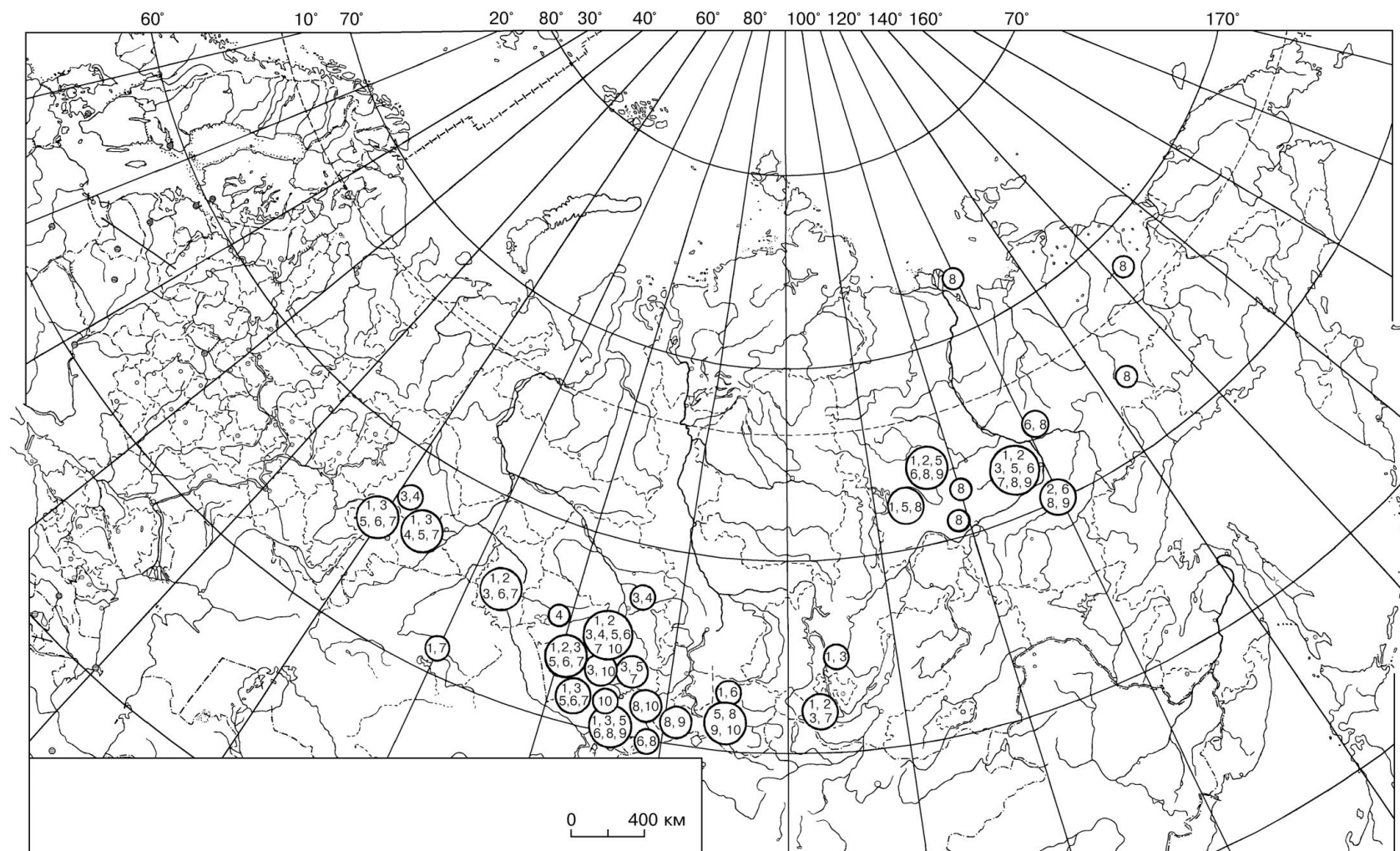


Рис. 4. Карта Сибири с указанием мест сборов.

1 – *Camptochironomus tentans*, 2 – *C. pallidivittatus*, 3 – *Chironomus plumosus*, 4 – *C. entis*, 5 – *C. annularius*, 6 – *Glyptotendipes barbipes*, 7 – виды рода *Chironomus* gr. *plumosus*, 8 – виды рода *Chironomus* gr. *riihimakiensis*, 9 – виды рода *Chironomus* gr. *aberratus*, 10 – виды рода *Chironomus* gr. *obtusidens*.

слюнных желез личинок, а также на митотических и мейотических хромосомах клеток имгинальных дисков и гонад. Как правило, виды хирономид трибы *Chironomini* имеют диплоидное число $2n = 8$, при этом в клетках слюнных желез выявляется гаплоидное число хромосом ($n = 4$) из-за плотной соматической конъюгации гомологов. Типичная структура кариотипа хирономид видна на рис. 1. У некоторых видов хирономид число хромосом может редуцироваться до $n = 3$ (рис. 2) или до $n = 2$ (рис. 3) за счет слияния отдельных хромосомных плеч.

Для природных популяций многих видов хирономид характерен очень высокий уровень хромосомного полиморфизма, связанный с наличием флуктуирующих парацентрических и редко перичцентрических инверсий, полиморфизма по размерам центро- и теломерного и интеркалярного гетерохроматина, присутствием дополнительных В-хромосом.

Следовательно, анализ кариотипов в природных популяциях позволяет не только точно идентифицировать виды, но и определять цитогенетическую структуру популяций изучаемых видов. В настоящей работе впервые приводятся обобщенные данные о цитогенетической структуре популяций основных сибирских видов. В качестве показателей цитогенетической структуры популяций нами использованы: 1) процент личинок с гетерозиготными инверсиями в популяции, а также средние числа: 2) гетерозиготных инверсий на особь; 3) стандартных и инверсионных последовательностей дисков в популяции; 4) генотипических сочетаний последовательностей дисков в популяции.

Места сборов личинок хирономид указаны на рис. 4 и в табл. 1 и 2. С помощью кариологического и морфологического анализа нами идентифицировано 58 видов рода *Chironomus* (см. табл. 1) и 35 видов других родов трибы *Chironomini* (см. табл. 2). Среди цитологически идентифицированных видов оказалось много новых для науки и впервые обнаруженных в Сибири. Так, среди изученных видов рода *Chironomus* 15 видов были новыми и 48 видов впервые указывались для Сибири. Кроме того, для 18 видов впервые сделано полное описание кариотипа, для 23 представлены детальные цитофотокарты и подробно изучен

хромосомный полиморфизм (см. табл. 1). Среди видов из других родов два описаны впервые, для 18 составлены детальные цитофотокарты, три впервые обнаружены в Сибири.

Таким образом, большим достоинством кариологического метода является возможность использования его для простой и точной идентификации видов на стадии личинки, которая является наиболее длительной у хирономид и особенно важна для использования хирономид в качестве биотестов. Здесь важно подчеркнуть, что личинки многих видов в пределах рода у хирономид часто не различаются или трудноразличимы морфологически и возможность точно идентифицировать виды на этой стадии имеет принципиальное значение. Необходимо указать, что цитологическая идентификация в наших исследованиях непременно сопровождалась традиционным морфологическим анализом: у каждой личинки изолировали слюнные железы для кариологии, а остальные части тела использовали для морфологического анализа. Кроме того, проводили выведение имаго из личинок для доказательства точного таксономического соответствия личиночной и имгинальной стадий развития.

Голарктические виды

Исследования показали, что лишь небольшое число видов хирономид встречается регулярно и в массовых количествах во всех изученных регионах Сибири (см. табл. 1, 2, рис. 4). К ним относятся, прежде всего, голарктические виды – *C. tentans* (Fabr.), *C. pallidivittatus* (Mall.), *C. plumosus* (L.), *C. entis* Schob., *C. annularius* Meig., *G. barbipes* (Steg.) – т. е. виды, населяющие как Палеарктику, так и Неарктику. Они оказываются наиболее удобными для биомониторинга, так как обитают повсеместно и могут служить хорошей моделью для изучения влияния различных экологических факторов на их морфологические, физиологические и цитогенетические характеристики.

Как показали наши исследования [6, 12, 33, 44, 46–51, 72, 73], популяции каждого из этих голарктических видов имеют очень высокий уровень хромосомного полиморфизма по всем цитогенетическим показателям (табл. 3). Так,

Т а б л и ц а 1

Список кариологически идентифицированных сибирских видов хирономид
(р. *Chironomus*) (Diptera, Chironomidae)

№	Вид	Восточный Урал	Западная Сибирь	Степной Алтай	Горный Алтай	Тува	Казахстан	Якутия
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Подрод <i>Chironomus</i>								
1	<i>C. aberratus</i> Keyl				+	+		
2	<i>C. acidophilus</i> Keyl							+
3	<i>C. acutiventris acutiventris</i> Wülker et al.		+	+				
4	<i>C. acutiventris sokolovae</i> Ist. et al.				+	+		
5	<i>C. agilis</i> Schob. et Djomin		+	+				
6	<i>C. agilis 2</i> Kikn. et al.	+	+	+				
7	<i>C. albimaculatus</i> Schob.							+
8	<i>C. annularius</i> Meig.	+	+	+	+	+	+	+
9	<i>C. anthracinus</i> Zett.				+			
10	<i>C. aprilinus</i> Meig.						+	
11	<i>C. balatonicus</i> Devai et al.	+	+	+			+	
12	<i>C. behningi</i> Goetgh.						+	
13	<i>C. bernensis</i> Klotzli		+					
14	<i>C. borokensis</i> Kerkis et al.		+	+	+			+
15	<i>C. cingulatus</i> Meig.		+					+
16	<i>C. commutatus</i> Keyl				+	+		
17	<i>C. dorsalis</i> Meig.		+		+			
18	<i>C. entis</i> Schob.	+	+	+				
19	<i>C. fundatus</i> Filin. et Beljan.				+			
20	<i>C. heteropilicornis</i> Wülker = <i>C. sp. Ya 2</i>							+
21	<i>C. holomelas</i> Keyl				+			+
22	<i>C. jonmartini</i> Lind.				+			+
23	<i>C. lacunarius</i> Wülker							+
24	<i>C. longistylus</i> Goetgh.				+			+
25	<i>C. luridus</i> Str.	+	+					
26	<i>C. melanescens</i> Keyl		+			+		
27	<i>C. melanotus</i> Keyl		+			+	+	
28	<i>C. muratensis</i> Ryser et al.		+			+		
29	<i>C. novosibiricus</i> Kik. et al.		+	+	+	+	+	
30	<i>C. nuditarsis</i> Keyl		+		+			
31	<i>C. nudiventris</i> Ryser et al.	+	+					
32	<i>C. obtusidens</i> Goetgh.		+					
33	<i>C. parathummi</i> Keyl	+						
34	<i>C. piger</i> Str.						+	
35	<i>C. pilicornis</i> (Fabr.) = <i>C. sp. Ya 1</i>							+
36	<i>C. plumosus</i> (L.)	+	+	+	+	+	+	+
37	<i>C. pseudothummi</i> Str.		+					
38	<i>C. riparius</i> Meig.		+					
39	<i>C. solitus</i> Lin. et Erb.				+			
40	<i>C. sororius</i> Wülker		+					
41	<i>C. tuvanicus</i> Kikn. et al.				+	+		
42	<i>C. uliginosus</i> Keyl	+	+					
43	<i>C. wuelkeri</i> Beljan. et Filin. (<i>C. sordidatus</i> ?)				+			
44	<i>C. yoshimatsui</i> Martin et Subl. Сахалин							
45	<i>C. sp. Al 1</i> (gr. <i>riihimäkiensis</i>) Kikn. et al.				+	+		+
46	<i>C. sp. En 2</i> (gr. <i>obtusidens</i>) Siirin et al.					+		
47	<i>C. sp. Le 1</i> (gr. <i>riihimäkiensis</i>) Kikn. et al.							+

1	2	3	4	5	6	7	8	9
48	<i>C. sp. Tu 1</i> (gr. <i>riihimäkiensis</i>) (<i>C. nigrifrons</i> Lin.) Kikn. et al.				+	+		
49	<i>C. sp. Tu 3</i> (gr. <i>riihimäkiensis</i>) Kikn. et al.					+		
50	<i>C. sp. Ya 3</i> (gr. <i>riihimäkiensis</i>) Kikn. et al.							+
51	<i>C. sp. J</i> Kikn. et al. (gr. <i>plumosus</i>)		+					
52	<i>C. sp. Sib 1</i> Kikn. et al. (2n = 4)	+						
53	<i>C. sp. Sib 2</i> Kikn. et al. (цитоконплекc <i>pseudothummi</i> , крупные центромерные районы)	+						
54	<i>C. sp. Ya 4</i> (цитоконплекc <i>pseudothummi</i>) Kikn. et al.							+
Подрод <i>Camptochironomus</i>								
55	<i>C. tentans</i> (Fabr.)	+	+	+	+	+	+	+
56	<i>C. pallidivittatus</i> (Mall.)	+	+				+	+
57	<i>C. setivalva</i> Shilova		+				+	
Подрод <i>Lobochironomus</i>								
58	<i>L. sp. Ya 6</i> Kikn. et al.	+			+			+

например, у *C. tentans* до 95–99 % личинок в разных сибирских популяциях являются гетерозиготами по инверсиям, при этом у отдельных личинок может быть 2,2–2,6 гетерозиготных инверсии на особь и число последовательностей в популяциях колеблется от 17 до 25. Поскольку в разных популяциях могут встречаться разные последовательности дисков, то в целом в кариофонде палеарктического *C. tentans* содержится до 45 различных последовательностей дисков. Генотипические сочетания инверсионных последовательностей в кариотипах разнообразны, и число таких сочетаний в разных сибирских популяциях колеблется от 22 до 28, а в кариофонде палеарктического *C. tentans* доходит до 63. Сравнение цитогенетических показателей сибирских и европейских популяций показывает, что сибирские популяции оказываются более полиморфными по числу последовательностей дисков и их сочетаний (см. табл. 3). Сходные результаты наблюдаются и для некоторых других изученных нами голарктических видов (см. табл. 3). Таким образом, высокий уровень естественного хромосомного полиморфизма характеризует популяции голарктических видов в Палеарктике, в частности в Сибири. Неарктические популяции голарктических видов также оказываются полиморфными (см. табл. 3), но уровень полиморфизма у них ниже [47–50, 72, 73].

Общее число инверсионных последовательностей, обнаруженных во всех изученных популяциях каждого из видов, составляет его кариофонд. Так, у *C. pallidivittatus* он включает

30, у *C. plumosus* – 31, у *C. entis* – 44 инверсионных последовательности [47–48, 72, 73]. Получение полных сведений о кариофондах видов позволяет легко оценивать особенности цитогенетической структуры популяций и влияние различных антропогенных факторов на наследственность.

Следующей особенностью флуктуирующего хромосомного полиморфизма в изученных популяциях голарктических видов, в частности в сибирских популяциях, оказалось отсутствие каких-либо географических клинов частот встречаемости инверсионных последовательностей, столь характерных для природных популяций дрозофилид и кулицид [74, 75]. Согласно полученным данным [10–12, 47–50], складывается впечатление, что цитогенетические характеристики популяций хирономид определяются спецификой водоемов, в иле которых обитают личинки, а не широтными или долготными факторами. Однако установлено, что если в пределах каждой из зоогеографических зон (Палеарктика и Неарктика) спектры и частоты отдельных популяций различаются прежде всего за счет частот по инверсиям, то между палеарктическими и неарктическими популяциями голарктических видов выявляется существенная дивергенция кариотипов за счет появления в Неарктике новых эндемичных инверсионных последовательностей (в гомо- и гетерозиготном состоянии) и фиксация в гомозиготном состоянии.

Список карбиологически идентифицированных видов трибы Chironomini (без р. *Chironomus*)

№	Вид	Восточный Урал	Западная Сибирь	Степной Алтай	Горный Алтай	Тува	Казахстан	Якутия
1	<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walk.)		+	+				
2	<i>C. psittacinus</i> (Meig.)			+		+		
3	<i>C. redekei</i> (Krus.)			+				
4	<i>C. ussouriensis</i> Goetgh.			+				
5	<i>Cr. sp. gr. defectus</i> Al 19 (2n = 6)				+			
6	<i>Dicrotendipes sp. gr. nervosus</i>			+				
7	<i>Endochironomus albipennis</i> (Meig.)	+		+				+
8	<i>E. impar</i> (Walk.)			+				
9	<i>E. tendens</i> (Fabr.)	+		+				+
10	<i>E. sp. Ya 7</i> (Kiknadze et al., 1996)							+
11	<i>Einfeldia carbonaria</i> (Meig.)		+			+		+
12	<i>Fleuria lacustris</i> K.	+		+				
13	<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeg.)	+	+	+	+	+	+	+
14	<i>G. glaucus</i> (Meig.)	+	+	+			+	+
15	<i>G. gripekoveni</i> K.		+	+				
16	<i>G. paripes</i> Edw.	+	+					
17	<i>G. sp. gr. paripes</i>		+		+			
18	<i>G. salinus</i> Michailova	+	+	+			+	
19	<i>Lipiniella araeicola</i> Shilova		+					
20	<i>L. moderata</i> Kalugina		+	+		+	+	
21	<i>L. prima</i> Shilova et al.							+
22	<i>Microchironomus tener</i> (K.)			+				
23	<i>Parachironomus sp.</i>		+				+	
24	<i>Paracladopelma camptolabis</i> (K.)				+			
25	<i>Pentapedilum exectum</i> K.			+				
26	<i>Polipedilum bicrenatum</i> K.				+			
27	<i>P. convictum</i> (Walk.)				+			
28	<i>P. nubeculosum</i> (Meig.)	+	+	+		+		
29	<i>P. pedestre</i> (Meig.)				+			
30	<i>P. scalaenum</i> (Schrank)				+			
31	<i>P. sp.</i> (Chironominae genuinae N 3 Lipina)				+			
32	<i>Pseudochironomus sp.</i>	+				+		
33	<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (K.)			+				
34	<i>S. histrio</i> (Fabr.)				+	+		
35	<i>S. sp. gr. histrio</i>			+				

те отдельных последовательностей, полиморфных в Палеарктике [19, 47–50, 72–74, 76, 77]. Основой этих различий явилась длительная континентальная изоляция палеарктических и неарктических популяций, сопровождавшаяся появлением и отбором эндемичных инверсионных последовательностей. Нами впервые установлено (рис. 5), что такие эндемичные последовательности могут составлять от 25 до 70 % от общего числа последовательностей дисков в кариофонде каждого из голарктических видов в разных зоогеографических зонах. Соответственно около 30–75 % инверсионных последова-

тельностей у них составляют голарктические (общие для Палеарктики и Неарктики).

У некоторых голарктических видов, например у *C. tentans*, дивергенция кариотипа за счет фиксации эндемичных последовательностей зашла так далеко, что палеарктические и неарктические популяции этого вида в настоящее время могут рассматриваться как самостоятельные виды [46, 47, 77]. Представленные данные указывают на важную роль хромосомных перестроек в адаптации популяций к разным условиям среды и в дивергенции видов.

Т а б л и ц а 3

Цитогенетические характеристики популяций видов рода *Chironomus* из разных районов Палеарктики и Неарктики

Показатели хромосомного полиморфизма*	Палеарктические популяции							Неарктические популяции						
	Европа	Европейская часть России	Урал	Западная Сибирь и Прибайкалье	Алтай	Якутия	Казах- стан	Коло- радо	Сев. Дакота	Южн. Дакота	Минне- сота	Мичи- ган	Масса- чуетс	Саскат- чеван
<i>C. tentans</i>														
1	93	95	95	95	99	90	97	–	97	96	97	100	97	96
2	1,9	2,0	2,5	2,2	2,6	2,2	2,2	–	2,0	2,1	2,1	2,0	1,9	1,9
3	13	19	21	18	25	19	17	–	23	20	21	11	16	14
4	15	16	28	22	33	22	25	–	25	22	25	10	18	16
<i>C. pallidivittatus</i>														
1	–	67	–	74	–	71	82	–	56	87	–	–	–	86
2	–	1,2	–	1,3	–	1,2	1,5	–	0,6	1,3	–	–	–	1,0
3	16	13	–	14	–	13	19	–	9	10	–	–	–	9
4	17	13	–	16	–	15	24	–	9	10	–	–	–	10
<i>C. plumosus</i>														
1	72	65	68	78	60	93	–	0	17	31	50	–	–	–
2	1,1	1,1	1,1	1,3	0,9	0,9	–	0	0,2	0,3	0,5	–	–	–
3	11	11	11	15	13	13	–	7	9	10	9	–	–	–
4	13	12	13	20	15	15	–	7	9	10	10	–	–	–
<i>C. entis</i>														
1	–	20	45	58	–	–	–	0	0	62	44	–	–	–
2	–	0,7	0,7	0,9	–	–	–	0	0	0,8	0,4	–	–	–
3	18	16	16	15	–	–	–	7	7	13	9	–	–	–
4	20	16	17	17	–	–	–	7	7	14	9	–	–	–
<i>G. barbipes</i>														
1	–	73	84	80	100	82	80	–	–	–	87	–	–	–
2	–	0,7	1,2	1,4	1,9	1,4	1,3	–	–	–	1,7	–	–	–
3	12	11	11	13	12	13	11	–	–	–	12	–	–	–
4	13	13	13	15	14	13	12	–	–	–	15	–	–	–

*Показатели хромосомного полиморфизма:

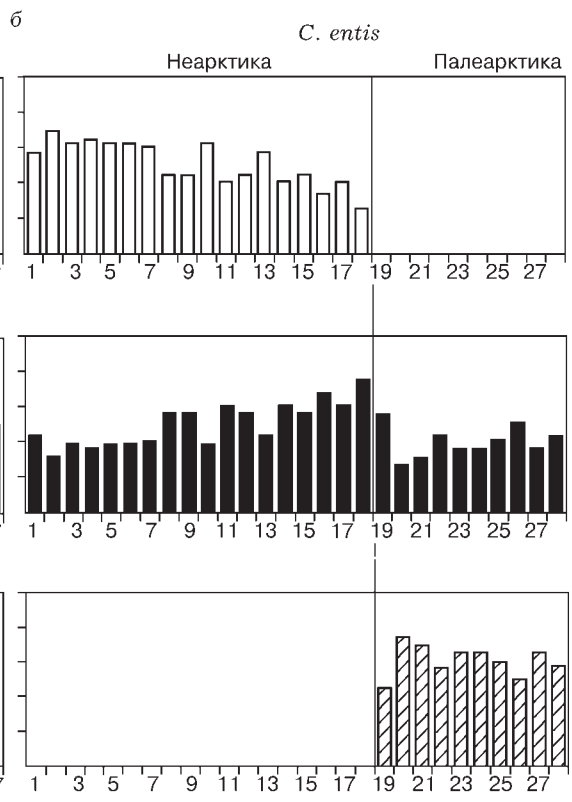
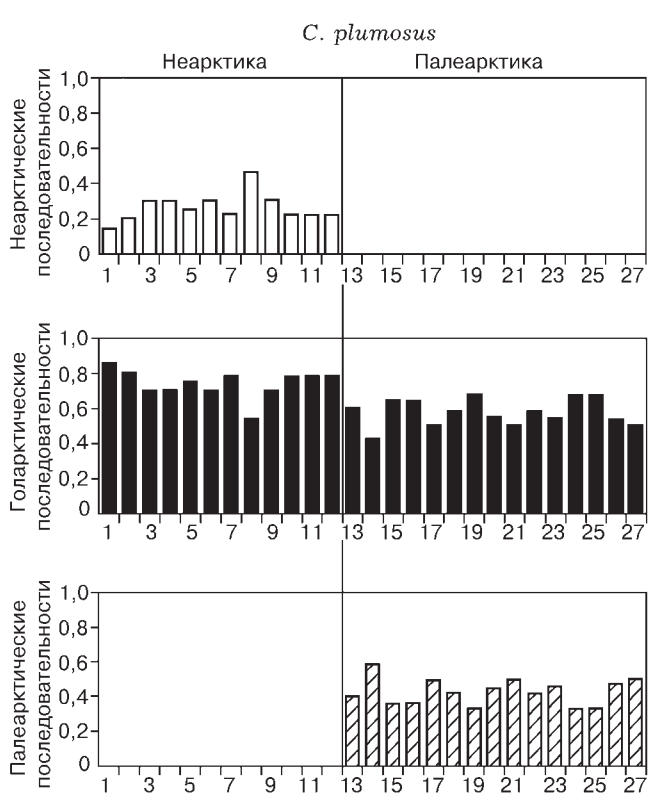
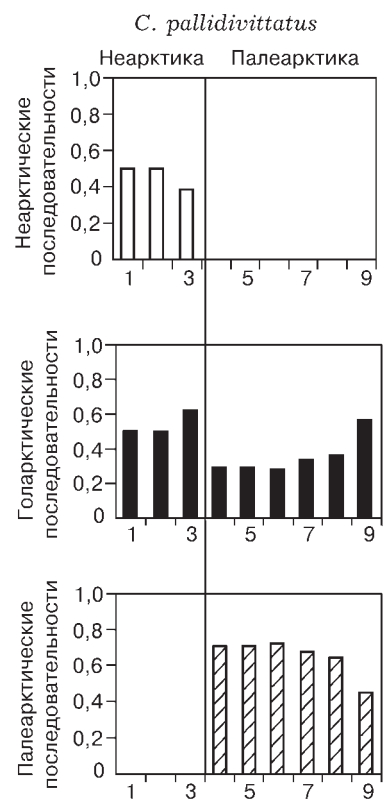
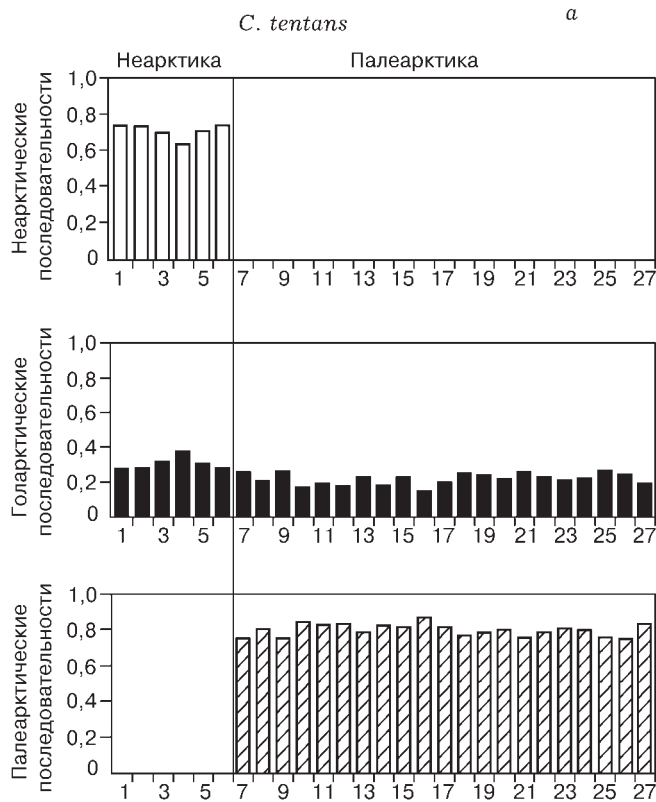
1 – число (%) особей с гетерозиготными инверсиями в популяции;

2 – среднее число гетерозиготных инверсий на особь;

3 – число последовательностей дисков в популяции;

4 – число генотипических сочетаний последовательностей в популяции.

Локализация популяций в каждом регионе указана в работах [6, 12, 16, 28–57, 72, 73] и на рис. 4.



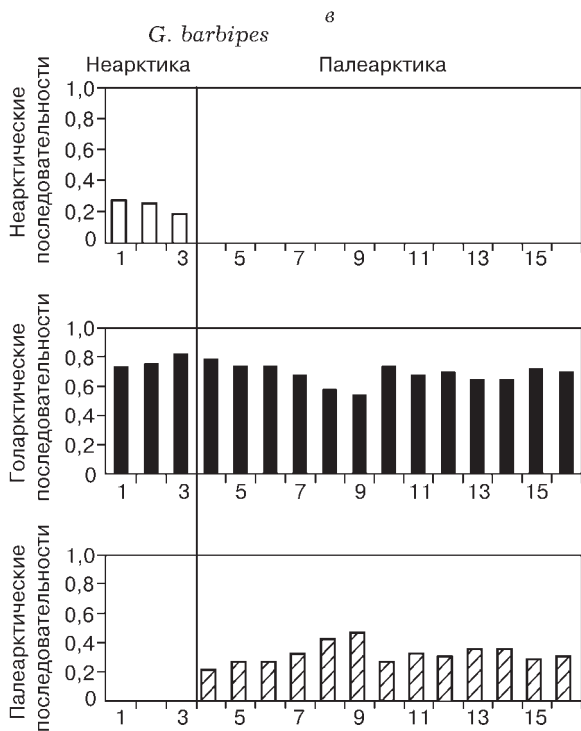


Рис. 5. Частоты неарктических, голарктических и палеарктических последовательностей в популяциях голарктических видов-близнецов *C. tentans* – *C. pallidivittatus* (а), *C. plumosus* – *C. entis* (б) и у *G. barbipes* (в). Популяции каждого вида обозначены номерами, точная характеристика популяций и их координат представлена в работах [48–50, 73].

Палеарктические виды с широким распространением

Вторую группу видов, выявленных в Сибири и близких к голарктическим видам по распространности, представляют палеарктические из большой группы видов-близнецов – *plumosus* – такие как *C. balatonicus* Devai et al., *C. borokensis* Kerkis et al., *C. agilis* Schobanov et Djomin, *C. agilis 2* Kiknadze et al. (см. табл. 1). При этом оказалось, что члены этой группы с крупными центромерами *C. borokensis* и *C. agilis 2* особенно характерны для водоемов Алтая и Якутии [6, 56]. Специфическим для Сибири явился неизвестный ранее вид *C. novosibiricus* Kiknadze et al. [42, 55]. Этот вид имеет редуцированное число хромосом ($2n = 6$) и встречается в больших количествах, особенно на Алтае и в Туве (см. рис. 2). Из трибы Chironomini в сибирских водоемах часто встречаются *Glyptotendipes glaucus* (Meig.), *G. paripes* Edw., *G. salinus* Michailova, *Polypedilum nubeculosum* (Meig.), *Lipiniella moderata* Kalugina, *L. arenicola* Shilova (см. табл. 2).

Виды данной группы имеют достаточно высокий уровень хромосомного полиморфизма и также могут быть использованы для биомониторинга.

Остальные из изученных в настоящем исследовании видов распространены не повсеместно, а оказываются более или менее характерными для водоемов из различных регионов.

Палеарктические виды с региональным распространением

По видовому составу четко выделяются сообщества хирономид Горного Алтая, Тувы и Якутии.

В Горном Алтае обнаружено несколько видов, ранее не известных для науки. Из них наиболее типичным является *C. sp. Al 1* Kiknadze, Siirin, Wülker (табл. 1), принадлежащий к группе близких видов – *riihimäkiensis* [40, 43, 45]. Кариотип этого вида отличается от кариотипа истинного *C. riihimäkiensis* Wülker значительно менее гетерохроматизированными центромерами. Из группы *riihimäkiensis* в Горном Алтае обнаружен также *C. sp. Tu 1* Kiknadze, Siirin, Wülker (см. табл. 1), который близок с *C. nigrifrons* Linevich.

Вторая группа видов-близнецов, характерных для Горного Алтая, – это группа *aberratus* (*C. aberratus* Keyl, *C. jonmartini* Lindeberg), а также *C. longistylus* Goetghebuer (табл. 1). Кариотипы этих видов характеризуются очень крупными центромерами.

Нами впервые обнаружено широкое распространение на Алтае еще одной группы видов-близнецов – *obtusidens*. Личинки ее обладают характерной формой вентральных отростков (тип *fluviatilis*). До последнего времени члены группы *obtusidens* – *C. acutiventris acutiventris* Wülker, Ryser, et Scholl, *C. a. bavarius* Wülker, Ryser et Scholl были известны лишь из Европы [78]. Оказалось, что из этой группы на Алтае часто встречается не только *C. a. acutiventris*, но и ранее не известный *C. a. sokolovae* Istomina, Kiknadze, Siirin [79, 80].

Среди хирономид Горного Алтая чаще, чем в других регионах, встречаются виды, кариотипы которых относятся к редким или модифицированным цитологическим комплексам. Это виды цитоконцентра *maturus* (*C. fundatus* Filinkova et Beljanina), *modified maturus* (*C. wuelkeri* Beljanina et Filinkova), *modified camptoc-*

hironomus (*C. novosibiricus*), *modified thummi* (*C. tuvanicus* Kiknadze, Siirin et Wülker), *commutatus* (*C. commutatus* Keyl), двуххромосомная *L. moderata* и др. (см. табл. 1 и 2). Полный спектр цитологически идентифицированных видов Горного Алтая представлен в табл. 1 и 2. Высокополиморфными из них являются *C. novosibiricus*, *C. acutiventris*, *C. plumosus*, *C. tentans*. Остальные виды менее полиморфны. Спектр видов степного Алтая отличается от такового Горного Алтая (см. табл. 1 и 2).

Близки по кариологическим характеристикам к горно-алтайским видам хирономиды Тувы. Здесь также преобладают виды группы *riihimakiensis* (*C. sp. Al 1*, *C. sp. Tu 1=C. nigrifrons* Linevich, *C. tuvanicus*, *C. sp. Tu 3* Kiknadze, Siirin et Aimanova и *aberratus* (*C. aberratus*) (см. табл. 1). В Туве мы также обнаружили ряд видов, не известных ранее для науки, среди которых особенно интересен *C. tuvanicus*, кариотип которого имеет редуцированное число хромосом ($2n = 6$) и относится к цитокмлексу *modified thummi*. Кариотип данного вида высокополиморфен [40, 45, 55]. Так же как и в Горном Алтае, среди тувинских хирономид распространены виды с личиночной формой типа *fluviatilis* [55].

Сходство горно-алтайской и тувинской фауны хирономид закономерно, так как оба региона, где мы проводили сборы, относятся к Алтае-Саянской горной системе. Спектр видов Горного Алтая и Тувы оказался близок к спектру видов Горной Швейцарии и Фенноскандии [81, 82]. Однако как для Горного Алтая, так и для Тувы обнаружены новые виды, характерные для Сибири, такие как *C. novosibiricus*, *C. tuvanicus* и др.

Больше всего спектр обнаруженных видов отличался в Якутии (см. табл. 1, 2). Среди якутских хирономид мы обнаружили много не известных ранее видов, но, кроме того, кариотипы ряда якутских хирономид резко отличались по своей функциональной морфологии (увеличенное число ядрышек, очень крупные центро- и теломеры, необычно большое число В-хромосом и т. д.).

Как в Горном Алтае и Туве, так и среди якутских хирономид рода *Chironomus* преобладали виды группы *riihimakiensis*, уже встречавшиеся в других регионах (*C. sp. Al 1*) и характерные для Якутии (*C. sp. Ya 3* Kiknadze

et al., *C. sp. Le 1* Kiknadze et al., *C. pilicornis* (Fabricius), *C. heteropilicornis* Wülker). Среди них интересен *C. sp. Le 1*, обладающий кариотипом, очень близким к кариотипу истинного *C.riihimäkiensis*, но отличающимся от последнего фиксированной инверсией в плече А. Часто встречаются в Якутии и виды группы *aberratus* (*C. jonmartini*, *C. longistylus* Goethgebuer).

Поразительной чертой кариотипов якутских популяций ряда видов р. *Chironomus* является наличие очень крупных гетерохроматиновых блоков в центромерных районах хромосом (*C. pilicornis*, *C. sp. Le 1*, *C. jonmartini*) или теломерных районах (*C. heteropilicornis*, *C. sp. Ya 4*). Второй характерной особенностью кариотипов якутских популяций служит наличие необычайно крупных и многочисленных ядрышек. Нередко ядрышки развиваются даже на концах хромосом непосредственно вблизи теломер. Если обычно у видов р. *Chironomus* встречается 1–2 ядрышка, то у якутских видов число ядрышек достигает 6–7 (*C. pilicornis*, *C. heteropilicornis*, *C. sp. Ya 3*). И, наконец, замечательной особенностью кариотипов многих якутских видов рода *Chironomus* оказывается высокий процент встречаемости дополнительных В-хромосом (до 40 %). Кроме того, в якутских популяциях *C. pilicornis* из Оймяконского района близ полюса холода нами обнаружены множественные В-хромосомы, заполняющие большую часть пространства клеточного ядра. Подобное явление ранее не было известно для хирономид. Обычно у них встречается в политенных ядрах одна В-хромосома.

Важно также, что в якутских популяциях среди палеарктических видов обнаружены эндемичные инверсионные последовательности дисков, указывающих на адаптивное значение этих инверсий. Характерным для арктических популяций хирономид является отсутствие конъюгации гомологов в кариотипах.

Кариологические особенности якутских популяций можно объяснить необычными условиями жизни личинок хирономид в водоемах, расположенных в районах вечной мерзлоты. Длительное сохранение ледового покрова в озерах и реках Якутии, часто полное промерзание, сохранение летом низких температур придонных слоев воды, малое содержание микроорганизмов и органических веществ в иле водоемов приводят к тому, что жизнь личинок нахо-

дится на грани в течение большей части года. Анабиотическое состояние личинок, низкие температуры вплоть до полного промерзания водоемов вызывают развитие таких клеточных механизмов адаптации к подобным условиям, как многоядрышковая, увеличение массы центро- и теломерного гетерохроматина, увеличение частот и числа В-хромосом. Многоядрышковая, по-видимому, способна обеспечить необходимый уровень синтеза р-РНК и, соответственно, белка в условиях замедленного развития при низких температурах и подготовить очень быстрый метаморфоз в условиях короткого лета. Есть данные о том, что существует прямая связь между увеличением центромерного гетерохроматина и устойчивостью организмов к внешним воздействиям.

АДАПТИВНЫЙ ХАРАКТЕР ИНВЕРСИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА И ДЕЙСТВИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ХИРОНОМИД

Хорошо известно, что у дрозофилид хромосомный полиморфизм имеет адаптивное значение в зависимости от сезона года, географических координат, комплекса климатических условий и т. д. [75, 83]. У хирономид адаптивное значение хромосомного полиморфизма исследовано значительно слабее. Однако в ряде работ четко показана приуроченность спектра и частот инверсионных последовательностей дисков к условиям водоемов, в которых обитает популяция [10–12, 47, 48]. Многолетний мониторинг палеарктических и неарктических популяций голарктических видов позволил нам выявить общую для всех изученных видов закономерность – наличие эндемичных палеарктических и неарктических последовательностей дисков [47–50, 71–73]. Эта закономерность отражает адаптивный отбор последовательностей в Старом и Новом Свете, обеспечивающий цитогенетическую дивергенцию популяций при длительной континентальной изоляции.

Цитогенетический мониторинг сибирских популяций показал, что для большинства из них характерен более высокий уровень хромосомного полиморфизма, чем для европейских, в особенности неарктических популяций. Следует выделить якутские популяции. Они отли-

чаются как присутствием ряда эндемичных инверсионных последовательностей дисков, так и высоким уровнем полиморфизма [6, 48]. Интересным представляется нахождение в якутских популяциях *G. barbipes* нескольких последовательностей, характерных для Неарктики [57, 76]. Эти последовательности могут быть использованы в дальнейшем для изучения цитогенетической истории перемещения и дивергенции данного вида.

Хорошим критерием адаптивности хромосомного полиморфизма считается присутствие в популяции В-хромосом. Их частота в популяциях, как правило, повышается в экстремальных для вида условиях. Как уже указывалось выше, мы обнаружили удивительное для хирономид повышение числа и частот В-хромосом в популяциях *C. pilicornis* из Оймякона (район полюса холода). В этих популяциях число В-хромосом на клетку увеличивалось до нескольких десятков по сравнению с одной В-хромосомой на клетку в популяциях *C. pilicornis* из окрестностей Якутска.

Из антропогенных факторов, воздействующих на генетический аппарат хирономид, а соответственно и на цитогенетическую структуру их популяций, в последние годы наиболее внимательно исследуются радионуклиды и тяжелые металлы. Пятилетний цитогенетический мониторинг природных популяций *C. gr. decorus* из р. Уайт-Ок-Крик, куда спускались радиоактивные отходы известной Окриджской лаборатории в США, показал появление 10 новых редких инверсионных последовательностей, не встречавшихся в контрольной популяции данного вида из участка той же реки, но не подвергавшегося радионуклидному загрязнению. Было сделано общее заключение, что при хроническом облучении индуцируется появление новых aberrаций хромосом, а частота инверсий, ранее имевшихся в популяции, не изменяется [84]. Лабораторные эксперименты с однократным и хроническим β - и γ -облучением личинок лабораторной популяции *C. thummi* показали, что хирономиды высокочувствительны к воздействию радиации, оба типа облучения способны вызывать хромосомные нарушения, передающиеся через облученные половые

клетки родителей к потомкам. Наибольшее количество нарушений наблюдается у личинок, отцы которых были облучены в дозе 2000 рад [85, 86].

Последствия радиационного загрязнения водоемов в зоне Чернобыльской катастрофы на цитогенетическую структуру популяций *C. balatonicus* и *C. plumosus* обнаружены Н. А. Петровой [13, 14].

В зоне наших исследований также оказались водоемы, загрязненные радионуклидами после Кыштымской катастрофы (Челябинская обл.) и Семипалатинских взрывов (Алтайский край) [15, 16, 44]. При цитогенетическом мониторинге водоемов в этих районах у трех видов хирономид, подвергавшихся хромосомному анализу (*C. tentans*, *C. balatonicus*, *C. plumosus*), кроме общих и региональных инверсионных последовательностей, имеющих высокую частоту, выявлены букеты редких уникальных последовательностей, встречающихся только в гетерозиготах. Их частоты не превышали 0,2–1,0 %.

Повышенный уровень хромосомной изменчивости и появление букетов уникальных инверсий в природных популяциях Алтая и Челябинской области, загрязненных радионуклидами, можно рассматривать как отдаленный результат действия радиации на хромосомные структуры, сохранившийся в популяциях через 60–90 поколений после катастрофы.

Для анализа закономерностей возникновения хромосомных перестроек у хирономид под влиянием облучения и их селекции в последующих поколениях проведены модельные эксперименты на лабораторной популяции *C. thummi* [86–88]. Установлено, что при однократном γ -облучении в дозах 9 сГр, 90 сГр, 9 Гр, 90 Гр наиболее радиочувствительными оказываются эмбриональные стадии развития. Изучение выживаемости и репродуктивной способности *C. thummi*, подвергнувшись однократному облучению, и их необлученных потомков показало, что гибель популяции наступает при всех исследованных дозах. Однако плодовитое потомство удается получить при дозах 9 сГр и 90 сГр (7 и 3 поколения соответственно). Спектр аббераций в политенных хромосомах у облученных особей существенно изменяется по

сравнению с контролем в зависимости от дозы облучения и стадии развития в момент облучения. У потомков облученных особей доля хромосомных аббераций снижается в ряду последующих поколений, тогда как спектр аббераций, сократившись в F1, вновь расширяется в последующих поколениях. Таким образом, анализ спектра аббераций политенных хромосом у потомков облученных особей позволяет обнаружить воздействие облучения и оценить его эффект не только у особей, непосредственно подвергшихся облучению, но и у их потомков в ряду поколений [88]. При этом часть аббераций, вызванных малыми дозами облучения, может быть поддержана отбором и постепенно накапливаться в популяциях.

Характерной чертой личинок хирономид служит большая проницаемость их кутикулы для тяжелых металлов и других веществ, растворенных в воде, и способность накапливать данные вещества в гемолимфе, что усиливает их токсический эффект [89]. Поэтому хирономиды начинают широко использоваться как биоиндикаторы загрязнения водоемов тяжелыми металлами. Цитогенетический мониторинг участков реки По в Италии, загрязненных тяжелыми металлами, позволил выявить большой спектр хромосомных аббераций у *C. thummi (riparius)*, который в норме является практически мономорфным. Особый интерес вызывает обнаружение аббераций, связанных с локальной амплификацией ДНК в отдельных дисках [17, 18]. Авторы предполагают, что в загрязненных металлами водоемах индуцируются перемещения мобильных элементов в геноме вида, стимулирующие образование хромосомных перестроек.

Цитогенетический мониторинг водоемов с высоким уровнем антропогенных загрязнений начал активно проводиться в совместных работах Института цитологии и генетики СО РАН с Институтом прикладной экологии севера АН Республики Саха (Якутия) [6], а также в совместных работах с МГУ под руководством Н. Ю. Соколовой [90], однако современное финансирование науки не позволяет продолжить эти работы.

Авторы выражают глубокую признательность Л. И. Гундеринной, К. Г. Аймановой, О. Е. Лопатину и Т. А. Саловой за сбор и предоставленные для исследования материалы хирономид.

ЛИТЕРАТУРА

1. С. И. Белянина, Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР. Дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 1983.
2. Н. А. Петрова, *Энтомол. обозрение*, 1989, 68, 107–119.
3. Н. А. Петрова, Там же, 1990, 69, 193–213.
4. И. И. Кикнадзе, А. Г. Блинов, Н. Н. Колесников, Структурно-функциональная организация генома, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1989, 4–58.
5. И. И. Кикнадзе, А. И. Шилова, И. Е. Керкис и др., Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1991.
6. И. И. Кикнадзе, А. Г. Истомина, Л. И. Гундерина и др., Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1996.
7. P. V. Michailova, *Acta Zool. Fenn.*, 1989, 186, 1–107.
8. H.-G. Keyl, *Chromosoma*, 1962, 13, 464–514.
9. J. Martin, *Entomol. Scand.*, 1979, Suppl., 10, 67–74.
10. Н. А. Шобанов, *Цитология*, 1994, 36, 1129–1145.
11. Н. А. Петрова, Н. Б. Ильинская, Л. З. Кайданов, *Генетика*, 1996, 32, 1629–1642.
12. Л. И. Гундерина, И. И. Кикнадзе, К. Г. Айманова и др., Там же, 1996, 32, 53–67.
13. Н. А. Петрова, Там же, 1991, 27, 836–848.
14. N. A. Petrova, P. V. Michailova, *Int. J. Dipterol. Res.*, 1996, 7, 79–86.
15. И. И. Кикнадзе, А. Г. Истомина, Л. И. Гундерина и др., Генетические эффекты антропогенных факторов среды, Новосибирск, 1993, 1, 62–79.
16. В. В. Гольгина, А. Г. Истомина, А. Ж. Ракишева, И. И. Кикнадзе, *Цитология*, 1996, 38, 869–883.
17. P. Michailova, N. Petrova, L. Ramell et al., *Genetica*, 1996, 98, 161–178.
18. P. Michailova, L. Ramella, G. Sella, S. Bovero, *Cytobios*, 1997, 90, 139–151.
19. A. B. Acton, G. Scudder, *Limnologica*, 1971, 8, 83–92.
20. W. Wülker, Gy. Devai, I. Devai, *Advances in Chironomidology*, Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 1989, 2, pt.1, 373–383.
21. С. И. Белянина (Нестерова), *Цитология*, 1967, 9, 524–529.
22. Н. М. Бухтеева, Кариосистематика беспозвоночных животных, Л., 1979, 40–43.
23. Е. Ф. Куберская, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Иркутск, 1980.
24. И. И. Кикнадзе, Функциональная организация хромосом, Л., 1972.
25. Г. Н. Мисейко, В. С. Попова, *Цитология*, 1970, 12, 158–165.
26. Г. Н. Мисейко, В. С. Попова, Там же, 1970, 12, 1170–1182.
27. Г. Н. Мисейко, Б. Х. Минсарина, И. И. Кикнадзе, Там же, 1971, 13, 1501–1505.
28. I. I. Kiknadze, I. E. Kerkis, A. I. Shilova, M. A. Filippova, *Advances in Chironomidology*. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 1989, 2, pt.1, 111–128.
29. И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис, *Цитология*, 1984, 26, 735–740.
30. И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис, Там же, 1986, 28, 430–436.
31. И. Е. Керкис, И. И. Кикнадзе, А. И. Шилова, Там же, 1985, 27, 1410–1413.
32. И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис, А. И. Рузанова, *Зоол. журн.*, 1987, 6, 877–882.
33. I. I. Kiknadze, *Entomol. Scand.*, 1987, Suppl. 29, 113–121.
34. И. Е. Керкис, И. И. Кикнадзе, А. Г. Истомина, *Цитология*, 1989, 31, 713–720.
35. И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис, М. А. Филиппова, *Зоол. журн.*, 1987, 66, 877–882.
36. И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис, А. И. Шилова, *Цитология*, 1989, 31, 576–582.
37. И. И. Кикнадзе, М. А. Филиппова, М. Т. Сиирин, И. Е. Керкис, *Зоол. журн.*, 1991, 70, 106–120.
38. И. И. Кикнадзе, М. Т. Сиирин, М. А. Филиппова и др., *Цитология*, 1991, 33, 90–98.
39. I. I. Kiknadze, I. E. Kerkis, N. K. Nazarova, *Caryologia*, 1991, 44, 223–250.
40. I. I. Kiknadze, M. T. Siirin, W. Wülker, *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 1992, 26, 163–171.
41. И. И. Кикнадзе, К. Г. Айманова, М. Батлер, К. Купер, *Цитология*, 1993, 35, 96–104.
42. И. И. Кикнадзе, М. Т. Сиирин, И. Е. Керкис, К. Г. Айманова, Там же, 1993, 35, 46–52.
43. И. И. Кикнадзе, М. Т. Сиирин, К. Г. Айманова, Кариосистематика беспозвоночных животных, С.-П., 1993, 2, 32–37.
44. И. И. Кикнадзе, К. Г. Айманова, Л. И. Гундерина и др., *Зоол. журн.*, 1993, 12, 59–75.
45. I. I. Kiknadze, M. T. Siirin, W. Wülker, *Spixiana*, 1994, Suppl. 20, 115–125.
46. И. И. Кикнадзе, К. Г. Айманова, Е. Н. Андреева, Е. Ф. Салова, *Зоол. журн.*, 1996, 75, 1041–1053.
47. I. I. Kiknadze, M. G. Butler, K. G. Aimanova et al., *Can. J. Zool.*, 1996, 74, 171–191.
48. I. I. Kiknadze, M. G. Butler, K. G. Aimanova et al., *Ibid.*, 1998, 76, 361–376.
49. I. I. Kiknadze, M. G. Butler, V. V. Golygina et al., *Late 20th century research on Chironomidae*, Hoffrichter O., ed., Shaker-Verlag, Aachen und Maastricht, 2000.
50. I. I. Kiknadze, M. G. Butler, V. V. Golygina et al., *Genome*, 1999, 42, 797–815.
51. И. И. Кикнадзе, Е. Н. Андреева, А. Г. Истомина, М. Дж. Батлер, *Цитология*, 1998, 10, 900–912.
52. А. Г. Истомина, И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис, Там же, 1993, 35, 37–43.
53. А. Г. Истомина, I. I. Kiknadze, I. E. Kerkis, *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 1993, 26, 139–144.
54. А. Г. Истомина, И. И. Кикнадзе, Л. Г. Вострова, *Цитология*, 1997, 39, 857–866.
55. М. Т. Сиирин, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, ИГиГ СО РАН, 1996.
56. Т. А. Салова, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, ИГиЭЖ СО РАН, 1996.
57. Е. Н. Андреева, И. И. Кикнадзе, К. Г. Айманова, *Цитология*, 1998, 40, 972–979.
58. Л. И. Гундерина, М. А. Филиппова, И. И. Кикнадзе, В. И. Глазко, Эволюция, видообразование и систематика хирономид, Новосибирск, 1986, 75–94.
59. Л. И. Гундерина, М. А. Филиппова, И. И. Кикнадзе, *Генетика*, 1988, 12, 2127–2133.
60. Л. И. Гундерина, М. А. Филиппова, И. И. Кикнадзе, Там же, 1989, 25, 57–66.

61. L. Gunderina, M. Filippova, I. Kiknadze, Advances in Chironomidology. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*, 1989, 2, pt.1, 209–218.
62. М. А. Филиппова, Л. И. Гундерина, И. И. Кикнадзе, *Isozyme Bull.*, 1987, 20, 27.
63. М. А. Филиппова, Л. И. Гундерина, И. И. Кикнадзе, Advances in Chironomidology. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*, 1989, 2, pt. 1, 195–206.
64. М. А. Филиппова, И. И. Кикнадзе, Л. И. Гундерина, *Генетика*, 1989, 25, 1757–1767.
65. М. А. Филиппова, И. И. Кикнадзе, Л. И. Гундерина, Там же, 1990, 26, 863–873.
66. В. И. Провиз, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Иркутск, Лимнол. ин-т, 1988.
67. В. И. Провиз, Л. В. Иванова, Л. И. Провиз и др., *Цитология*, 1991, 33, 122–128.
68. В. И. Провиз, Л. И. Провиз, *Зоол. журн.*, 1992, 71, 60–70.
69. А. И. Шилова, В. И. Провиз, Там же, 1997, 10, 1160–1167.
70. Л. В. Фегер, Дис. ... канд. биол. наук, Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988.
71. Н. А. Петрова, Л. В. Фегер, *Цитология*, 1985, 27, 710–713.
72. M. G. Butler, I. I. Kiknadze, J. K. Cooper, M. T. Siirin, Chironomids. From Genes to Ecosystems, CSIRO, Australia, 1995, 31–38.
73. M. G. Butler, I. I. Kiknadze, V. V. Golygina et al., Late 20th Century Research on Chironomidae, Hoffrichter O., ed., Shaker-Verlag, Aachen und Maastricht, 2000.
74. В. Н. Стегний, Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров, Томск, 1991.
75. S. B. Krimbas, J. R. Powell (eds.) *Drosophila Inversion Polymorphism*, Boca Raton, Florida., C. R. C. Press, 1992.
76. J. Martin, D.L. Porter, *Stud. Nat. Sci.* (Portales, New Mexico), 1973, 1, 1–25.
77. N. A. Shobanov, I. I. Kiknadze, M. G. Butler, *Entomol. Scand*, 1999, 30, 311–322.
78. W. Wülker, H. M. Ryser, A. Scholl, *Rev. Suisse Zool.*, 1983, 90, 725–745.
79. А. Г. Истомина, И. И. Кикнадзе, М. Т. Сиирин, *Цитология*, 1999, 41, 1022.
80. М. Т. Сиирин, А. Г. Истомина, И. И. Кикнадзе, Там же, 2000, 42.
81. H. M. Ryser, H. J. Geiger, A. Scholl, *Mitt. Natf. Ges. Bern*, NF, 1978, 35, 69–87.
82. W. Wulker, Экология, эволюция и систематика хирономид, Тольятти-Борок, 24–28.
83. Th. Dobzhansky, F. J. Ayala, G. L. Stebbins, J. W. Valentine, *Evolution*, San Francisco, 1977.
84. B. G. Blaylock, *Genetics*, 1966, 53, 131–136.
85. B.G. Blaylock, *Canad. Entomol.*, 1971, 103, 448–453.
86. B. G. Blaylock, J. R. Trabalka, Intern. Atomic Energy Agency, ed., *Biological and Environmental Effects of Low-Level Radiation*, Vienna, 1976, 2, 45–50.
87. Л. И. Гундерина, *Генетика*, 1966, 32, 1213–1219.
88. Л. И. Гундерина, К. Г. Айманова, Там же, 1998, 34, 355–363.
89. И. К. Тодераш. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии, Кишинев, 1984.
90. И. И. Кикнадзе, М. А. Филиппова, Э. И. Извекова, *Сиб. биол. журн.*, 1991, 6, 9–18.

Karyotypes and Chromosomal Polymorphisms in Siberian Chironomids (Diptera, Chironomidae)

I. I. KIKNADZE, A. G. ISTOMINA

A review of cytotaxonomy of species of the tribe Chironomini in Siberia is presented. The list of cytologically identified species includes 58 *Chironomus* species and 35 species of other genera of the tribe Chironomini. The Holarctic species are the most widespread among Siberian species. Comparative data on the cytological structure of Holarctic species populations in the Palearctic and Nearctic regions are presented. A multiannual monitoring for frequencies of polytene chromosome banding sequences shows a very high level of fluctuating chromosomal polymorphism of the *Chironomus* species studied. A great karyotype divergence between the Palearctic and the Nearctic populations of Holarctic species is detected. This divergence is based on the presence of endemic banding sequences specific for both the Palearctic and the Nearctic. Adaptive value of fixed and fluctuating inversion polymorphisms is discussed.