

КАРИОТИПЫ
И МОРФОЛОГИЯ
ЛИЧИНОК
ТРИБЫ
Chironomini

АТЛАС



«НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

КАРИОТИПЫ
И МОРФОЛОГИЯ
ЛИЧИНОК
ТРИБЫ
Chironomini
АТЛАС

Ответственный редактор
доктор биологических наук
А. О. Рувинский



НОВОСИБИРСК
«ИЛ» АУКА
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

А в т о р ы

**И. И. Кикнадзе, А. И. Шилова, И. Е. Керкис, Н. А. Шобанов, Н. И. Зеленцов,
Л. П. Гребенюк, А. Г. Истомина, В. А. Прасолов**

Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас/Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Е. и др. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. — 115 с., [3] л. вкл.

ISBN 5—02—030066—7.

Монография представляет собой атлас кариотипов 46 массовых видов хирономид СССР, относящихся к 11 родам. Кариотипы многих видов описаны впервые. Для видов, у которых разработана система картирования политемных хромосом, приведены фотокарты. Детальное оригинальное описание морфологии личинок каждого вида сопровождаются документированные рисунки структур, являющихся наиболее существенными при диагностике вида. Подробно изложены методы морфологического и кариологического анализа.

Книга рассчитана на цитогенетиков, гидробиологов, энтомологов, экологов, молекулярных биологов, преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.

Ил. 49. Библиогр.: 155 назв.

Р е ц е н з е н т ы

доктор биологических наук *А. Д. Груздев*
кандидат биологических наук *М. Г. Сергеев*

Утверждено к печати

Институтом цитологии и генетики СО АН СССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

Хирономиды (комары-звонцы) как одно из наиболее многочисленных и повсеместно распространенных семейств насекомых изучаются систематиками, гидробиологами, ихтиологами. Личинки хирономид имеют политенные хромосомы, позволяющие вскрывать принципы структурной и функциональной организации наследственного материала, и поэтому широко применяются в лабораторных исследованиях цитогенетиками и молекулярными биологами. В последние годы хирономиды стали использоваться как тест-объект в биоценологических и экологических исследованиях при оценке антропогенных воздействий на водоемы.

Основным условием успеха для любого специалиста является точное определение вида, которое затруднено из-за большого морфологического сходства основных признаков личинок разных видов. Большую помощь в этих случаях оказывает цитологический метод определения кариотипов. Число и морфология хромосом, особенно рисунок дисков политенных хромосом, оказываются высоко видоспецифичными. Достоверность диагностики вида повышается при использовании комплекса методов. В связи с этим в настоящем атласе сделана попытка представить и морфологические, и кариологические характеристики наиболее распространенных и массовых видов хирономид, относящихся к трибе *Chironomini*. В гл. 1 заинтересованный читатель найдет краткое морфологическое описание личинок каждого вида, документированное рисунками тех структур, которые наиболее существенны для идентификации видов. Проведя морфологический анализ личинок, исследователь может проверить правильность определения видового статуса каждой личинки с помощью кариологического анализа. Характеристика кариотипа каждого вида приведена в гл. 2 и на фотографиях.

Морфологические критерии изучения личинок хирономид применяются давно и соответственно хорошо разработаны. Кариологические же исследования в таксономии хирономид ведутся с конца 60-х гг. нашего столетия и многие характеристики кариотипа еще недостаточно унифицированы и не всегда единообразно применяются. Так, принципы картирования политенных хромосом к настоящему времени хорошо разработаны лишь для видов рода *Chironomus* [Keyl, 1962], для других родов они еще только уточняются [Michailova, 1985, 1987]. Но в ряде исследований, проводимых с кариотипами рода *Chironomus*, принципы картирования, предложенные Н.-Г. Keyl, не всегда соблюдаются: не используется рисунок дисков видов, принятых за стандарт (*C. piger* для всего рода, *C. plumosus* для видов группы *plumosus*), а участки хромосом выделяются произвольно. Поэтому важно, чтобы при описании кариотипов новых видов хирономид или при создании фотокарты хромосом известных видов прежде всего оценивалась степень гомологии хромосомных плеч и отдельных дисков с другими видами рода, после чего проводилось картирование хромосом. Произвольное подразделение хромосом на участки возможно лишь после того, как установлено, что гомологии рисунка дисков с другими видами нет.

Существенным критерием в оценке кариотипа по политенным хромосомам является стандартное обозначение различных последовательностей дисков, возникающих в результате инверсий. Здесь также важен принцип единообразия. Наиболее рациональна, на наш взгляд, система обозначений W. Wülker et al. [1983], которая обсуждается подробно в гл. 2. Анализ кариотипов многих видов хирономид еще не завершен, поэтому в данном атласе фотокарты разных видов представлены в разной степени разработки. Так, в роде *Chironomus* наиболее подробные карты хромосом (для всех хромосомных плеч) даны лишь для видов группы *plumosus*, для других видов рода — в основном фотокарты трех хромосомных плеч A, E и F. Для некоторых родов, где кариотипы видов только начинают изучать, приведены лишь обозначения отдельных плеч и наиболее четких маркеров.

Наличие в атласе одновременно сведений о кариотипах и морфологии личинок позволит исследователям разных специальностей с высокой точностью устанавливать таксономический статус тех или иных видов. А это, в свою очередь, расширит и углубит познания видового состава, распространения и экологии всего семейства.

В заключение необходимо подчеркнуть, что точное определение вида хирономид возможно лишь при изучении всех стадий развития — личинки, куколки и имаго. Для большинства видов, описанных в атласе, такие исследования уже проведены. Однако видовая принадлежность личинок некоторых родов (например, *Cryptochironomus*) должна еще уточняться, и одновременно с анализом морфологии и кариотипа личинок необходимо проводить выведение из них куколок и имаго.

<i>SIV</i>	— двойные сенсиллы лабрума
<i>SIVA</i>	— большая двойная сенсилла
<i>SIVB</i>	— малая двойная сенсилла
<i>S1, S2</i>	— щетинки лабрума
<i>S3</i>	— клипеальная щетинка
<i>S4, S5</i>	— фронтальные щетинки
<i>S6</i>	— суборбитальная щетинка
<i>S7</i>	— супраорбитальная щетинка
<i>S8</i>	— париетальная щетинка
<i>S9, S10</i>	— щечные щетинки
<i>Sa</i>	— супраанальные щетинки
<i>Si</i>	— внутренняя щетинка мандибулы
<i>Sl1 — Sl5</i>	— склериты лабрума
<i>Sm</i>	— субментум
<i>SM₁₋₄</i>	— максиллярные щетинки
<i>Sp</i>	— спинула
<i>SP</i>	— премандибулярная щетинка
<i>SSd</i>	— щетинка под зубцами мандибулы
<i>SSm</i>	— субментальная щетинка
<i>TA</i>	— анальные папиллы
<i>Te</i>	— тенториум
<i>TLt</i>	— латеральные отростки VII брюшного сегмента
<i>TS</i>	— триангулярный склерит
<i>TV</i>	— вентральные отростки VIII брюшного сегмента
<i>U</i>	— унгулярный склерит
<i>VmP</i>	— вентроментальные пластинки
<i>VZ</i>	— нижние зубцы мандибулы

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

(по Saether [1980] с небольшими изменениями)

<i>AF</i>	— подставка антенны
<i>ambMx</i>	— передний край основания максиллы
<i>AP</i>	— передние подталкиватели
<i>AR</i>	— индекс антенны (отношение длины первого (базального) членика антенны к общей длине всех остальных)
<i>AS</i>	— анальная кисточка
<i>Bl</i>	— сенсилла антенны
<i>BS</i>	— базальный склерит
<i>Ch</i>	— хетоид
<i>ChB</i>	— базальные хетоиды
<i>ChL</i>	— латеральные хетоиды
<i>Cl</i>	— клипеус
<i>CL</i>	— коронарная лопасть
<i>CP</i>	— коронарная пора
<i>CS</i>	— коронарный шов
<i>DZ</i>	— верхние зубы мандибулы
<i>E</i>	— эпифаринкс
<i>ExSM</i>	— наружные щетинки мандибулы
<i>FA</i>	— фронтальный склерит
<i>FO</i>	— затылочное отверстие
<i>G</i>	— галеа
<i>La</i>	— лациния
<i>LL</i>	— пластинка лабрума
<i>LO</i>	— лаутерборнов орган
<i>LZ</i>	— боковые зубы мандибулы
<i>M</i>	— ментум
<i>Mand.</i>	— мандибула
<i>Max.</i>	— максилла
<i>MP</i>	— щупик максиллы
<i>MSu</i>	— срединный шов
<i>MZ</i>	— срединный зубец мандибулы
<i>MZ1</i>	— основной зубец мандибулы
<i>MZ2</i>	— добавочный зубец мандибулы
<i>Pc</i>	— подставка анальной кисточки
<i>PE</i>	— эпифарингеальный гребень
<i>Pm</i>	— премандибула
<i>PMa</i>	— гребень хетоидов мандибулы
<i>PmB</i>	— премандибулярная щетка
<i>Po</i>	— постокципитальный край (=затылочный склерит)
<i>PP</i>	— задние подталкиватели
<i>PS</i>	— сенсилла лаутерборнова органа
<i>RO</i>	— кольцевой орган
<i>SI</i>	— передняя щетинка лабрума
<i>SII</i>	— задняя щетинка
<i>SIII</i>	— маленькая (=волосовидная) щетинка

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

(по Saether [1980] с небольшими изменениями)

<i>AF</i>	— подставка антенны
<i>ambMx</i>	— передний край основания максиллы
<i>AP</i>	— передние подталкиватели
<i>AR</i>	— индекс антенны (отношение длины первого (базального) членика антенны к общей длине всех остальных)
<i>AS</i>	— анальная кисточка
<i>Bl</i>	— сенсилла антенны
<i>BS</i>	— базальный склерит
<i>Ch</i>	— хетонд
<i>ChB</i>	— базальные хетонды
<i>ChL</i>	— латеральные хетонды
<i>Cl</i>	— клипеус
<i>CL</i>	— коронарная лопасть
<i>CP</i>	— коронарная пора
<i>CS</i>	— коронарный шов
<i>DZ</i>	— верхние зубы мандибулы
<i>E</i>	— эпифаринкс
<i>ExSM</i>	— наружные щетинки мандибулы
<i>FA</i>	— фронтальный склерит
<i>FO</i>	— затылочное отверстие
<i>G</i>	— галеа
<i>La</i>	— ладия
<i>LL</i>	— пластинка лабрума
<i>LO</i>	— лаутерборнов орган
<i>LZ</i>	— боковые зубы мандибулы
<i>M</i>	— ментум
<i>Mand.</i>	— мандибула
<i>Max.</i>	— максилла
<i>MP</i>	— щупик максиллы
<i>MSu</i>	— срединный шов
<i>MZ</i>	— срединный зубец мандибулы
<i>MZ1</i>	— основной зубец мандибулы
<i>MZ2</i>	— добавочный зубец мандибулы
<i>Pc</i>	— подставка анальной кисточки
<i>PE</i>	— эпифарингеальный гребень
<i>Pm</i>	— премандибула
<i>PMa</i>	— гребень хетондов мандибулы
<i>PmB</i>	— премандибулярная щетка
<i>Po</i>	— постокципитальный край (=затылочный склерит)
<i>PP</i>	— задние подталкиватели
<i>PS</i>	— сенсилла лаутерборнова органа
<i>RO</i>	— кольцевой орган
<i>SI</i>	— передняя щетинка лабрума
<i>SII</i>	— задняя щетинка
<i>SIII</i>	— маленькая (=волосовидная) щетинка

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРИБЫ CHIRONOMINI И МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК

СЕМЕЙСТВО CHIRONOMIDAE MACQUART, 1838

ПОДСЕМЕЙСТВО CHIRONOMINAE MACQUART, 1838

Триба CHIRONOMINI MACQUART, 1838

Триба Chironomini, представители которой встречаются повсеместно, самая большая по объему и самая продвинутая из 3 известных (Chironomini, Tanytarsini Goetghebuer, 1937; Pseudochironomini Saether, 1977) триб подсемейства Chironominae. Экологически она связана преимущественно со стоячими мезо- и эвтрофными водоемами, где личинки этих двукрылых насекомых развиваются в массе. Значительного развития хирономиды этой группы достигают и в равнинных реках. В горных водотоках встречаются реже и обычно локально в слабопроточных участках.

В Голарктике в состав трибы Chironomini входит около 50 родов и 400 видов. Личинки известны не более чем для 1/3 видов (около 130). Диагностика большинства видов возможна лишь по морфологии самцов. Имаго хирономид эфемеры, живут обычно 3—7 дней, личинки — от нескольких недель до 2 лет и играют важную роль в жизни пресных водоемов. Личинки не только служат кормом для многих видов рыб, водоплавающей птицы, хищных насекомых и других беспозвоночных, но и принимают самое активное участие в процессах трансформации органического вещества и, следовательно, в самоочищении пресных вод. Они могут использоваться как индикаторы качества воды. Некоторые виды хирономид как удобный модельный объект применяются при проведении специальных физиологических и эволюционно-генетических исследований.

Любое комплексное изучение биологических процессов в водоемах в той или иной степени включает исследование хирономид, которое всегда начинается с определения их видовой принадлежности. К сожалению, для многих широко распространенных и полиморфных видов хирономид, особенно рода *Chironomus*, достоверная идентификация личинок по внешней морфологии крайне затруднительна, а иногда и невозможна. Для выявления видовой принадлежности применяется метод воспитания личинок до имаго и ассоциации, таким образом, преимагинальных и половозрелых стадий; метод электрофореза, позволяющий изучить видоспецифичность белков гемолимфы, и кариологический метод, позволяющий оценить видоспецифичность структуры хромосом и кариотипа. Следует отметить, что иногда при определении стенобионтных, номоморфных хирономид достаточно классического морфологического метода. Широко распространенные полиморфные виды надежно диагностируются с использованием, по крайней мере, двух методов: классического морфологического и кариологического.

В настоящее время для имаго хирономид выделено около 180, для куколок — около 40, для личинок — около 70 таксономически значимых пластических и морфологических признаков [Saether, 1980], использованных при составлении международным коллективом авторов определителей родов личинок и куколок хирономид Голарктики [Chironomidae..., 1983, 1986, 1989].

Личинки хирономид (рис. 1, В) имеют хорошо развитую головную капсулу и сегментированное тело, состоящее из трех грудных и десяти брюшных сегментов. Для опознания личинок преимущественно используются детали строения головы, ротового аппарата и придатков тела. I груд-

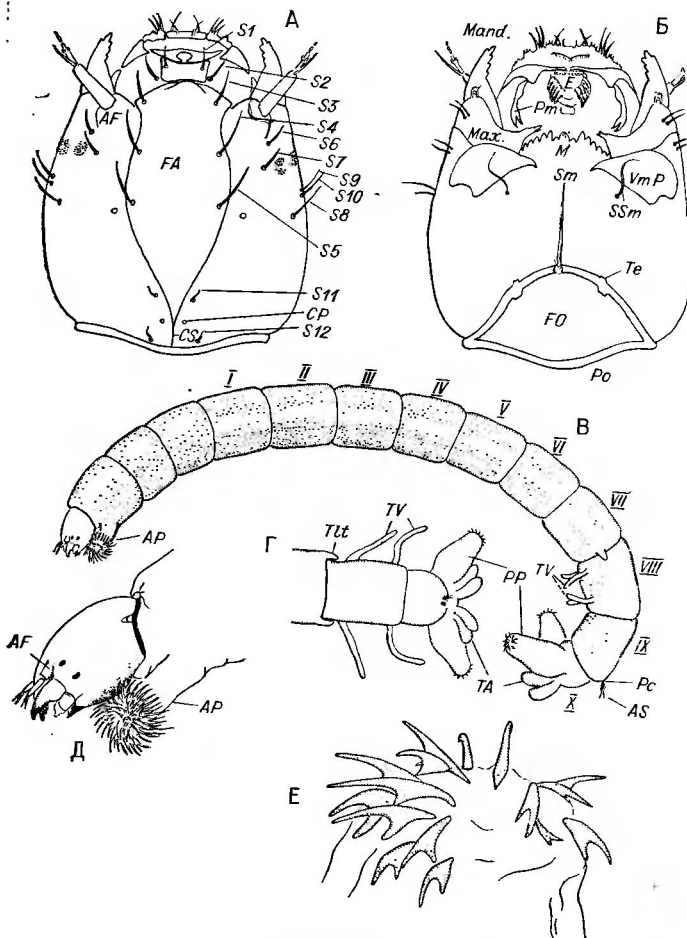


Рис. 1. Личинка трибы Chironomini.

А — голова сверху; Б — то же, снизу; В — общий вид личинки сбоку; Г — задний конец тела сверху; Д — голова и передние подталкиватели сбоку; Е — крючки задних подталкивателей. Здесь и далее римскими цифрами обозначены брюшные сегменты, остальные обозначения см. список сокращений.

ной и X брюшной сегменты несут передние (AP) и вадние (PP) подталкиватели (ложноножки), снабженные крючками. На задних подталкивателях их обычно не более 15, на передних огромное количество самой разнообразной формы и размера. У некоторых видов (*Chironomus*, *Camptochironomus*) на VII брюшном сегменте могут быть развиты латеральные отрост-

ки (*TLt*), на VIII — одна-две пары вентральных отростков (*TV*) разной формы и размера (*Chironomus*, *Camptochironomus*, *Lipiniella*, *Glyptotendipes*). На IX сегменте дорзально расположены анальные кисточки (*AS*) на коротких подставках (*Pe*). Длина последних не превышает их ширину. Между задними подталкивателями две пары анальных папилл (*TA*) (рис. 1, *B*, *Г*), над ними супраанальные щетинки (*Sa*).

Голова часто на $1/3$ втянута в I грудной сегмент, обычно удлинена (рис. 1, *Д*), ее наибольшая ширина меньше длины, редко равна ей или больше (*Lipiniella*). Сверху по бокам головы расположены один под другим личиночные глаза, по два с каждой стороны. Впереди них на коротких цоколях (*AF*) сидят антенны. Антенна (рис. 2, *A—Г*) состоит из базального членика (первого) и жгута. В базальной части первого членика находится крупная цора — кольцевой орган (*RO*), кроме него у некоторых видов дистальнее имеются поры малого размера. На вершине первого членика рядом со жгутом расположена расщепленная или простая сенсилла (*Bl*), равная длине жгута или короче его. Жгут обычно состоит из двух-шести члеников. Личинки большинства видов трибы *Chironomini* с антеннами из пяти члеников. На вершине второго членика (или первого членика жгута) антенны обычно имеются противостоящие лаутерборновы органы (*LO*) и палочковидная сенсилла (*PS*); иногда лаутерборновы органы чередующиеся: один на вершине второго членика, другой на вершине третьего (рис. 2, *В*). Сверху на головной капсуле (см. рис. 1, *А*) четко выделяется фронтальный склерит (*FA*), клипеус (*Cl*) развит (рис. 2, *З*) или срастается с фронтальным склеритом (см. рис. 1, *А*). Степень развития и форма склеритов лабрума (см. рис. 2, *З*) (верхней губы) важны для определения родов и видов. Число склеритов колеблется от одного до пяти (*SI—SI5*). Дорзально хетотаксия представлена 12 парами щетинок (см. рис. 1, *А*).

Ротовая полость располагается на нижней стороне головы, сверху и спереди ограничена верхней губой (лабрум) (см. рис. 2, *И*), несущей вентрально три пары (*SI—SIII*) щетинок, двойные сенсиллы лабрума (*SIV*), большая и малая (*SIVA*, *SIVB*), хетоиды (*Ch*), спинулы (*Sp*), премандибулярные щетинки (*SP*), расположенные на треугольном склерите (*TS*). Перед *SI* располагается пластинка лабрума (*LL*), а перед ней — эпифарингеальный гребень (*PE*) (рис. 2, *К*). Эпифаринкс (рис. 2, *К*) укреплен угулярным склеритом (*U*) и базальным (*BS*), а также несет многочисленные латеральные хетоиды (*ChL*). Премандибулы (*Pm*) с двумя-пятью зубцами близ вершины и премандибулярной щеткой в дистальной половине (*PmB*) (рис. 3, *В*; см. рис. 1, *Б*).

Снизу и сзади ротовая полость ограничена нижней губой (лабиум) (рис. 1, *Б*; 2, *Е*), от которой сохранился ментум (*M*) с зубцами по переднему краю, основание лабиума (субментум) (*Sm*) срастается с головной капсулой. Обычно граница между ментумом и субментумом редуцирована. Близ основания ментума располагаются субментальные щетинки (*SSm*), а по бокам ментума вентроментальные пластинки (*VmP*). Их форма, характер исчерченности и тонкая ультраструктура переднего края важны для диагностики видов, особенно рода *Chironomus*. Пременто-гипофарингеальный комплекс (ранее гиофаринкс) представлен нежной мягкой подушкой с разнообразными по форме и размеру сенсиллами. По бокам ротовая полость ограничена подвижными мандибулами (рис. 2, *Д*, 3, *А*), несущими на внутренней поверхности, близ вершины зубы: нижние (три-четыре) обычно темные, хорошо развитые, верхние (один-два) небольшие, окрашены как и мандибула. У основания последнего нижнего зуба расположена щетинка (*SSd*), размер и форма которой могут быть видоспецифичны. Близ основания мандибулы на внутренней поверхности прикрепляется внутренняя щетинка (*Si*), обычно сложно разветвленная, на наружной поверхности две простые наружные мандибулярные щетинки (*ExSM*). Сверху от основания зубцов к наружному краю у некоторых видов развит мандибулярный гребень из ряда хетоидов (*Pma*).

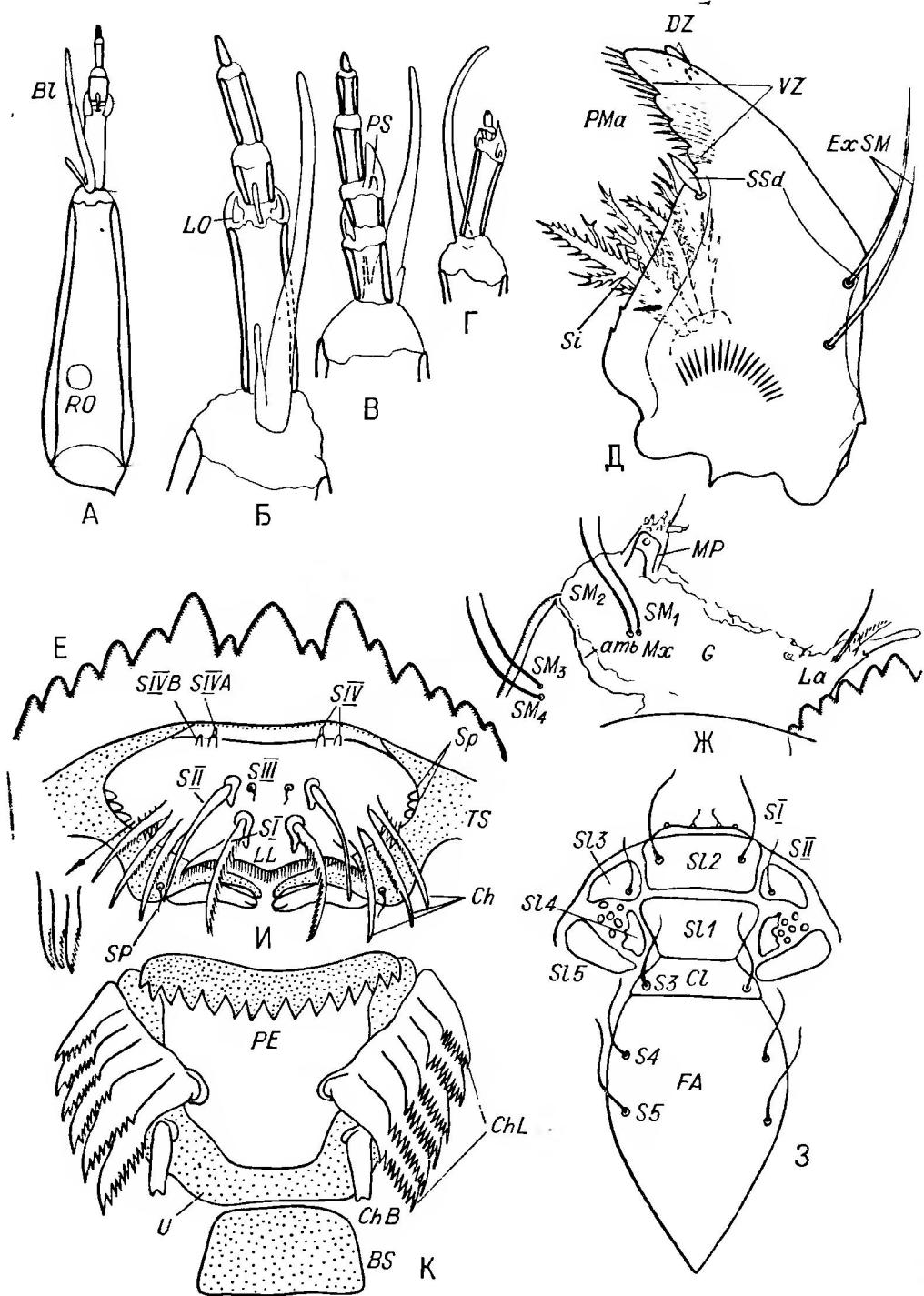


Рис. 2. Детали строения личинки трибы Chironomini.

А — антенна, общий вид; Б — Г — вершина базального членика и вариации строения жгута (2—5 члеников); Д — мандибула; Е — ментум; Ж — максилла; З — дорсальные (лабральные, клипеальный и фронтальный) склериты головы; И — лабрум снизу; К — эпифаринкс.

Основание максиллы (см. рис. 2, Ж) обычно склеротизировано и неподвижно, строение его переднего края (*ambMx*) важно для диагностики некоторых видов. Галеа (G) и лация (La) подвижны, несут многочисленные хетоиды, сенсиллы и хеты; снаружи прикреплен максилляр-

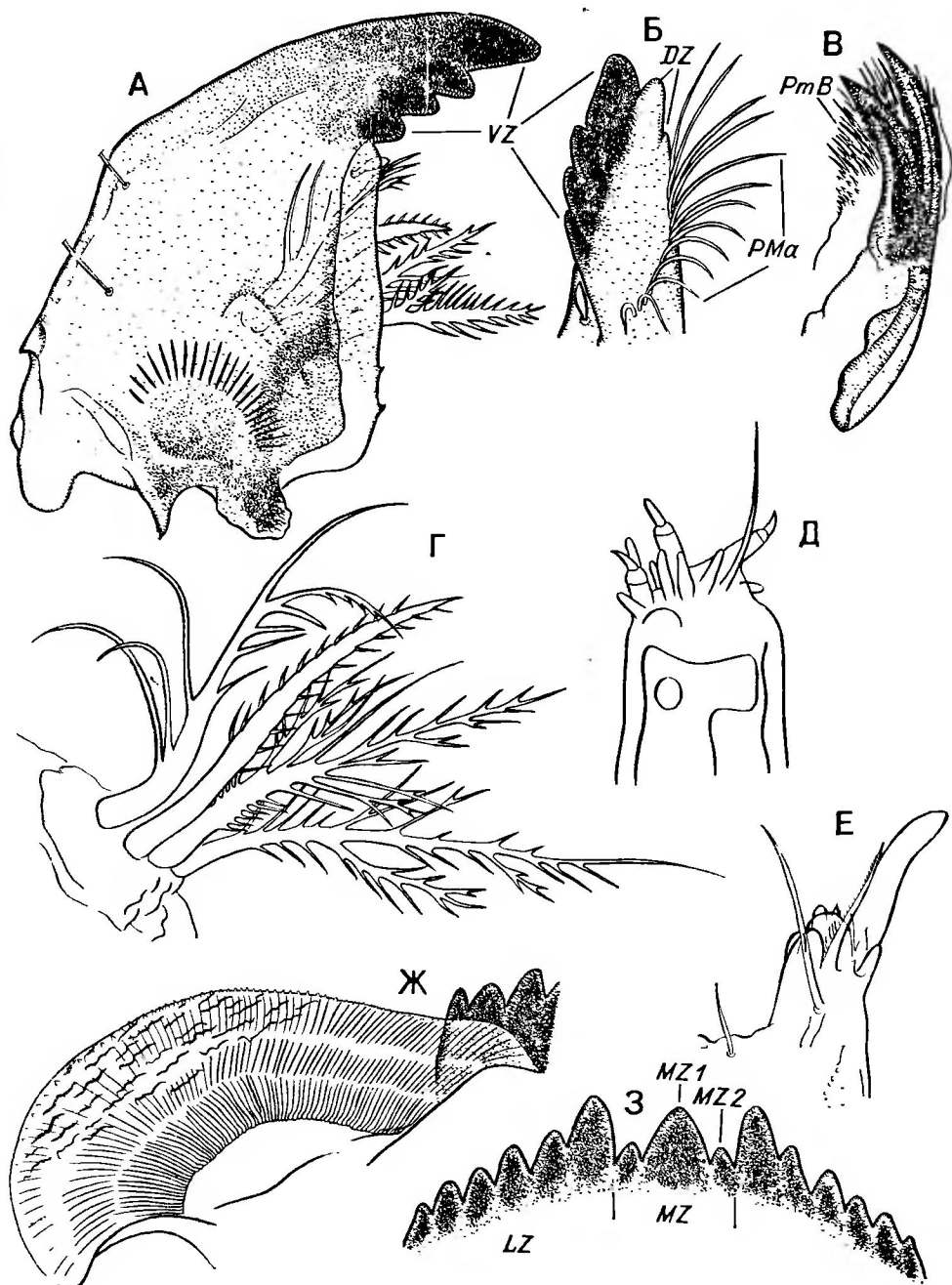


Рис. 3. Детали строения личинок рода *Chironomus* Mg.

А — общий вид мандибулы; Б — вершина мандибулы с внутренней стороны; В — премандибула; Г — внутренняя щетинка мандибулы; Д — щупик максиллы; Е — внутренний угол максиллы; Ж — вентроментальная пластинка личинок группы *phytosus*; 3 — ментум.

ный щупик (*MP*), несущий щетинку, одно- и двучлениковые сенсиллы, близ основания щупика могут быть развиты многочисленные хетулы различной формы. На основании максиллы и в ее передней части максиллярные щетинки (*SM*₁₋₄).

Сзади головы (см. рис. 1, Б) расположено затылочное отверстие (*FO*), окаймленное затылочным склеритом (*PO*). Строение и окраска последнего и тенториума (*Te*) могут быть использованы для определения таксонов разного ранга.

Таксономическую значимость используемых в систематике личинок хирономид внешних морфологических признаков однозначно оценить нельзя. Триба, роды и виды характеризуются комплексом признаков и выпадение одного из них может свидетельствовать о самостоятельности имеющегося таксона. Тщательное изучение особей на различных уровнях и различными методами, как правило, позволяет выделить надежные диагностические признаки и достоверно обосновать его самостоятельность.

Триба *Chironomini* хорошо отличается от двух других следующим признаками: теки *SI* четко обособлены, *SII* без цоколей, антеннальная щетинка базального членика не развита (см. рис. 2, *A*), если теки слиты *SII* сидят на цоколях, а базальный членик антенны несет сбоку щетинку то антенны состоят из шести члеников. Лаутерборновы органы сидячие обычно парные, расположены на втором членике (см. рис. 2, *B*), если на стебельке, то развит лишь один лаутерборнов орган, а стебелек прикреплен к крайне редуцированному третьему членику. Вентроментальные пластинки всегда развиты, с веерообразной или продольной штриховкой обычно широко разделены посредине, крайне редко сближены внутренними углами (*Lipiniella*). Как правило, щетинка под зубцами мандибулы короткая, не достигает вершины мандибулы. Крючки задних подталкивателей расположены венчиком (см. рис. 1, *E*). Длина тела 5—33 мм.

Роды четко отличаются строением ментума, хетотаксией лабрума, строением фронто-клипеально-лабрального отдела, максиллы, антенны и др. Однако значимость этих признаков для различных родов неодинакова. Например, для рода *Chironomus* характерен один тип ментума с шестью парами боковых зубцов и тройным срединным (см. рис. 3, 3), при этом дополнительные зубцы срединного всегда короче основного; другого типа ментум и вентроментальные пластинки у видов *Lipiniella* (см. рис. 32, 33). Различное строение ментума наблюдается у *Cryptochironomus* (см. рис. 34, 35) и *Endochironomus* (см. рис. 36—38).

Для идентификации родов вполне пригоден определитель голарктических хирономид [Pinder, Reiss, 1983]. При определении видов следует помимо отечественных определителей [Черновский, 1949; Калугина, 1961, 1963а, б, 1975; Панкратова, 1970, 1983; Шилова, 1976] использовать многочисленные региональные сводки и монографии по отдельным родам, сведения о которых приведены в библиографических указателях [Fittkau et al., 1976; Тагунова, Шилова, 1980; Hoffrichter, Reiss, 1981].

Диагностика видов *Chironomus* группы *plumosus* основана на комплексе морфологических, морфометрических признаков и окраске фронтального склерита, нижней поверхности головы, ментума, мандибулы. Все виды этой группы достоверно отличаются друг от друга, однако чисто морфологические отличия очень тонкие и выявляются лишь при тщательном сравнении структур близких видов. В эту группу входят 8 видов рода, определенных по имаго.

Исчерпывающие диагнозы родов по личинкам, синонимика и экология приведены L. C. V. Pinder, F. Reiss [1983] и P. Ashe [1983]. Мы принимаем их трактовку морфологических особенностей родов. Следует отметить только, что *Camptochironomus* рассматривается этими авторами как подрод рода *Chironomus*. Мы же считаем его самостоятельным таксоном родового ранга. Обоснование этого статуса будет дано особо на основании изучения всех стадий развития.

Группа *plumosus*

Длина личинок перед окукливанием 16—30 мм *. На VII брюшном сегменте всегда имеются латеральные отростки, на VIII — вентральные, которые могут быть полностью редуцированы (*C. nudiventris*, *C. agilis*) либо достигать длины 3 мм (*C. plumosus*). Голова с дорзальной стороны светлая, с вентральной — в разной степени пигментирована, наиболее интенсивно окрашен гулярный склерит. Затылочный склерит коричневый (*C. nudiventris*) или черный, близ коронарного шва светлый. Ментум темно-коричневый или черный, с 13 зубцами, срединный зубец всегда с хорошо обособленными добавочными. Высота боковых зубцов равномерно уменьшается к краям ментума. Вентроментальные пластинки с выступающими за передний край зубчиками. Наружная поверхность пластинок с морщинистой скульптурой. Количество радиальных бороздок на внутренней поверхности пластинок более 70 (до 145). Мандибула с четырьмя темными нижними зубцами и двумя светлыми верхними. У основания нижних зубцов 13—17 хетоидов, под зубцами находится листовидная щетинка, вторая ветвь внутренней щетинки несет короткие простые ветви, первая, третья и четвертая — длинные, обычно ветвятся. Максилла отличается бахромчатым по краю хетоидом, расположенным на лацинии близ внутреннего угла. Щупик несет три двучленистых придатка, один щетинковидный и семь пальцевидных. Строение антенн, лабрума и премандибул обычное для рода.

Chironomus plumosus (Linnaeus) (рис. 4) **

Длина личинки перед окукливанием 20—28 мм. Длина вентральных отростков варьирует (0,48—3,00 мм). Ширина головной капсулы 690—990 мкм. Расстояние между цоколями антенны 270—360 мкм. Базальный членик антенны 162—222 мкм, у основания он заметно шире, чем у вершины. Сенсилла усика заходит за середину 4-го членика. $AR = 1,81—2,36$. Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между субментальными щетинками 319—394 мкм. Расстояние между вершиной срединного зубца ментума и задним краем затылочного склерита 406—516 мкм. Индекс головы 1,23—1,42. Гулярное пятно в форме усеченного ромба, с четкими границами. Пигментация других участков вентральной стороны головы сильно варьирует. Ментум черный с конусовидными зубцами. Зубчики на вентроментальных пластинках в виде равносторонних треугольников, расстояние между ними в 1—2 раза больше их ширины. Количество радиальных бороздок 79—107, обычно меньше 100.

Chironomus agilis Schobanov et Djomin (рис. 5)

Длина тела личинок перед окукливанием 20—24 мм. У большинства личинок редуцированы либо обе пары (*f. l. reductus*), либо только передние вентральные отростки (*f. l. plumosus-reductus*), у некоторых имеются короткие передние и задние отростки (*f. l. semireductus*). Ширина головной капсулы 680—910 мкм. Расстояние между цоколями антенн 202—281 мкм. Базальный членик антенны конусовидный, его длина 160—180 мкм. $AR = 2,00—2,29$. Апикальный конец сенсиллы усика заходит за середину четвертого членика, обычно достигая пятого. Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между субментальными щетинками 336—406 мкм. Расстояние между вершиной срединного зубца ментума и задним краем затылочного склерита 389—452 мкм. Индекс головы (отношение

* Длина тела остальных видов рода, приведенных в атласе, 15—17 мм.

** Рис. 4—48 см. в конце главы.

расстояния между вершиной срединного зубца ментума и затылочным склеритом к расстоянию между субментальными щетинками)— 1,04—1,21. Голова менее вытянута в длину, чем у других видов группы *plutosus*. Вентральная сторона головы интенсивно пигментирована. Кроме гулярного пятна, которое у затылочного склерита ограничено тенториумами и простирается до основания вентроментальных пластинок, выделяются две полосы, расположенные по бокам от гулярного пятна, начинающиеся от затылочного склерита латерально от тенториумов и оканчивающиеся близ наружных углов вентроментальных пластинок. Ментум черный с округлыми зубцами. Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок хорошо выражены, расстояние между ними обычно не превышает их двойной ширины. Количество радиальных бороздок 108—123.

Chironomus balatonicus Dévai,
Wülker, Scholl (рис. 6)

Длина тела личинок перед окукливанием 19—22 мм. Вентральные отростки развиты, из них задние часто длиннее передних. Ширина головной капсулы 770—900 мкм. Расстояние между цоколями антенны 202—247 мкм. Длина базального членика антенны 154—177 мкм, его основание заметно шире вершины. Сенсилла заходит за середину 4-го членика антенны. $AR = 2,0-2,31$. Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между субментальными щетинками 319—371 мкм. Расстояние между концами срединного зубца и задним краем затылочного склерита 394—464 мкм. Индекс головы 1,19—1,35. Гулярное пятно четко очерченное, окрашено равномерно. Участки, прилегающие к гулярному пятну, пигментированы гораздо слабее, щечный склерит светлый на всем протяжении. Ментум черный с конусовидными зубцами. Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок хорошо выражены. Количество радиальных бороздок 78—93.

Chironomus bonus Shilova et Djvarscheischvili
(рис. 7)

Личинки перед окукливанием достигают 28 мм. Длина вентральных отростков приблизительно равна или чуть превышает длину подталкивателей. Ширина головной капсулы 890—970 мкм. Расстояние между цоколями антенн 292—371 мкм. Длина базального членика антенны 181—208 мкм, его основание заметно шире вершины. Сенсилла антенны достигает до основания пятого членика или заходит за него. Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между субментальными щетинками 342—382 мкм. Расстояние между концом срединного зубца ментума и задним краем затылочного склерита 467—513 мкм. Индекс головы 1,28—1,39. Степень пигментации вентральной стороны головы неодинакова: в одних случаях окрашенным может оставаться только гулярное пятно, в других пигментирована почти вся вентральная сторона головы, за исключением щечного склерита в районе наибольшего расширения головной капсулы, гулярное пятно при этом остается более интенсивно окрашенным по сравнению с прилегающими участками. Зубцы ментума черные обычно заостренные. Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок шиловидные. Расстояние между ними в 3 раза и более превышает ширину их основания. Количество радиальных бороздок 71—85.

Chironomus borokensis Kerkis, Filippova,
Schobanov et al. (рис. 8)

Длина тела личинок перед окукливанием около 25 мм. Вентральные отростки обычно длиннее подталкивателей, иногда чуть короче. Ширина головной капсулы 730—850 мкм. Расстояние между цоколями антенн

224—316 мкм. Длина базального членика антенны 163—210 мкм, его основание шире вершины. Антеннальная сенсилла почти всегда заходит за середину четвертого членика. Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между субментальными щетинками 287—352 мкм. Расстояние между вершиной срединного зубца и задним краем затылочного склерита 379—472 мкм. Индекс головы 1,20—1,47. Гулярное пятно всегда интенсивно окрашено, его границы, идущие от тенториумов, ясно выражены. Пигментация прилегающих к гулярному пятну зон варьирует по интенсивности и занимаемой площади. Ментум черный с конусовидными зубцами. Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок в виде равносторонних треугольников. Расстояние между ними в 1—2 раза превышает ширину их основания. Количество радиальных бороздок 90—109.

Chironomus entis Schobanov (рис. 9)

Длина тела личинок перед окукливанием до 28 мм. Вентральные отростки обычно заметно короче подталкивателей, но иногда им равны. Ширина головной капсулы 770—1040 мкм. Расстояние между долями антенны 281—348 мкм. Первый членик антенны длиннее, чем у всех остальных видов группы *plumosus* — 210—260 мкм, в основании он гораздо шире, чем в апикальной части. Антеннальная сенсилла заходит за середину четвертого членика усика.

$AR = 2,37—2,79$. Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между субментальными щетинками 345—450 мкм. Расстояние между вершиной срединного зубца ментума и задним краем затылочного склерита 490—568 мкм. Индекс головы 1,25—1,44. Гулярное пятно в форме усеченного ромба, у его основания находятся пигментированные зоны, по интенсивности иногда не уступающие гулярному пятну. Щечный склерит всегда светлый. Ментум черный, первые боковые зубцы с резко выраженной асимметрией. Зубчики на вентроментальных пластинках хорошо выражены, расстояние между ними в 1—3 раза превышает их ширину. Количество радиальных бороздок пластинки 93—114.

Chironomus muratensis Ryser,
Scholl, Wülker (рис. 10)

Длина тела личинки перед окукливанием 16—20 мм. У большинства личинок вентральные отростки заметно короче подталкивателей, но у отдельных экземпляров такие же или чуть длиннее. Ширина головной капсулы 640—830 мкм. Расстояние между долями антенн 191—371 мкм. Базальный членик антенны короткий, 138—154 мкм, сечение его основания приблизительно равно сечению в апикальной части. Сенсилла антенны не достигает середины четвертого членика. $AR = 1,86—2,14$. Передний край основания максиллы прямой. Расстояние между субментальными щетинками 274—348 мм. Расстояние между вершиной срединного зубца ментума и задним краем затылочного склерита 354—441 мкм. Индекс головы 1,17—1,33. Гулярное пятно яркое, округлых очертаний с нерезкими границами. Иногда слабо окрашены участки, прилегающие к основанию гулярного пятна и затылочному склериту. Зубцы ментума черные высокие округлые, первые боковые почти симметричны. Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок хорошо выражены, расстояние между ними в 1—3 раза превышает их ширину. Количество радиальных бороздок 106—134.

Длина тела личинки перед окукливанием 16—20 мм. Вентральные отростки либо полностью редуцированы, либо в зачаточном состоянии. Ширина головной капсулы 720—830 мкм. Расстояние между цоколями антенны 191—270 мкм. Базальный членик антенны короткий, 151—165 мкм, ширина его верхней части приблизительно равна ширине основания. Сенсилла усика не достигает середины четвертого членика. $AR = 1,87-2,22$. Передний край основания максиллы прямой. Расстояние между субментальными щетинками 274—337 мкм. Расстояние между вершиной срединного зубца ментума и задним краем затылочного склерита 352—414 мкм. Индекс головы 1,14—1,33. Гулярное пятно часто бледное, расплывчатое, интенсивность пигментации уменьшается постепенно от центра к краям. Ментум темно-коричневый или черный с приземистыми округлыми зубцами. Зубчики на вентроментальных пластинках хорошо выражены, далеко выдаются за край. Количество радиальных бороздок 107—149.

Chironomus annularius Meigen * (рис. 12)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит темный: два почти черных округлых пятна посередине, более слабая пигментация по краям, заходящая иногда у затылочного склерита на дорзальную поверхность головной капсулы. На VII сегменте имеются латеральные отростки, на VIII — две пары длинных извитых вентральных отростков. Сенсилла антенны лишь немного не достигает конца последнего членика. $AR = 2,0$. Наружный зубец премандибулы узкий заостренный. Четвертый нижний зубец мандибулы хорошо обособлен, пигментирован немного слабее трех первых. Передний край основания максиллы прямой сглаженный. Срединный зубец ментума широкий, боковые края основного зубца выпуклые. Четвертый боковой зубец иногда меньше пятого.

Chironomus anthracinus Zetterstedt (рис. 13)

Головная капсула желтая. В области гулярного склерита два обширных круглых черных пятна, более слабая пигментация по бокам близ затылочного склерита, слегка заходящая на дорзальную поверхность головной капсулы. Латеральные отростки отсутствуют. На VIII сегменте — две пары вентральных отростков с округлыми концами. Сенсилла антенны заходит за вершину пятого членика. $AR = 1,77$. Наружный зубец премандибулы заметно длиннее внутреннего, узкий заостренный. Четвертый нижний зубец мандибулы заметно меньше третьего, пигментирован слабее. Щетинка под зубцами мандибулы узкая длинная стилетовидная. Передний край основания максиллы ровный, сглаженный. Срединный зубец ментума довольно узкий с небольшими добавочными зубцами. Основной зубец расширен в средней части, сужен у вершины, «луковичеобразной» формы. Четвертый боковой зубец явно меньше пятого.

Chironomus cingulatus Meigen (рис. 14)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит темно-коричневый, боковые участки головы у затылочного склерита пигментированы слабее. На VII сегменте отсутствуют латеральные отростки, на VIII — две пары длинных извитых вентральных отростков. Сенсилла антенны не достигает конца четвертого членика. $AR = 1,89$. Наружный зубец премандибулы

* Длина тела личинок этого и приведенных ниже видов рода *Chironomus*, не относящихся к группе *plumosus*, 13—16 мм.

узкий заостренный. Четвертый нижний зубец мандибулы заметно меньше третьего, пигментирован слабее. Щетинка под зубцами мандибулы листовидной формы, расширена в средней части. Передний край основания максиллы слегка выпуклый. Срединный зубец ментума довольно широкий. Боковые края округлого основного зубца могут быть в разной степени выпуклые. Добавочные зубцы небольшие. Четвертый боковой зубец едва меньше пятого.

Chironomus melanotus Keyl (рис. 15)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит черный, боковые участки головы пигментированы слабее. На VII сегменте присутствуют латеральные отростки, на VIII — длинные извитые вентральные отростки. Сенсилла антенны не достигает конца последнего членика. $AR = 1,89$. Наружный зубец премандибулы длинный узкий заостренный. Мандибула с тремя черными нижними зубцами и одним светлым. Передний край основания максиллы чуть выпуклый. Срединный зубец ментума имеет характерное строение: наибольшая ширина основного зубца — в его средней части, добавочные зубцы небольшие.

Chironomus obtusidens Goetghebuer (рис. 16)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит темный, пигментация в виде двух почти черных пятен посередине и небольших более светлых пятен по бокам близ затылочного склерита. На VII сегменте латеральные отростки отсутствуют, на VIII — две пары прямых саблевидных вентральных отростков, заходящих за подталкиватели. Сенсилла антенны не достигает конца последнего членика. $AR = 1,95$. Четвертый нижний зубец мандибулы хорошо обособлен, пигментирован слабее первых трех. Передний край основания максиллы слегка выпуклый в средней части. Срединный зубец ментума узкий. Добавочные зубцы маленькие асимметричные, выглядят как зарубки основного зубца. Четвертый боковой зубец значительно меньше пятого. Субментальные щетинки сильно разветвлены.

Chironomus piger Strenzke (рис. 17, 18)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит затемнен близ затылочного склерита. Форма пятна и интенсивность его окраски могут варьировать у разных личинок вида. На VII сегменте латеральные отростки отсутствуют, на VIII — две пары изогнутых отростков, они обычно длиннее подталкивателей. Сенсилла антенны не достигает конца последнего членика. $AR = 2,29$. Все четыре нижних зубца мандибулы хорошо пигментированы. Рядом со щетинкой под зубцами мандибулы находится довольно крупная зарубка. Передний край основания максиллы слегка выпуклый. Срединный зубец ментума с хорошо обособленными добавочными зубцами. Основной зубец довольно широкий, часто с прямыми боковыми краями и суженой вершиной. Боковые зубцы равномерно уменьшаются от середины к краям.

Chironomus riparius Meigen,
syn. *C. thummi* Kieffer (рис. 18)

Очень близок к *C. piger*. Головная капсула желтая или светло-коричневая. $AR = 1,91$. Гулярный склерит окрашен значительно интенсивнее, чем у *C. piger*. Форма и размер пятен на вентральной поверхности головной капсулы варьируют. Строение ротовых частей головы, отростков тела личинок сходно с таковыми у *C. piger*. Имеются некоторые отличия в строении срединных и первых боковых зубцов ментума.

Chironomus aprilius Meigen (рис. 19)

Головная капсула темно-желтая, гулярный склерит не пигментирован. На VII сегменте латеральные отростки отсутствуют, на VIII — две пары коротких вентральных отростков с закругленными концами, передние немного короче задних. Сенсилла антенны заходит за вершину пятого членика. $AR = 2,15$. Наружный зубец премандибулы длиннее внутреннего, узкий заостренный. Четвертый нижний зубец мандибулы хорошо обособлен, заметно меньше третьего, пигментирован слабее других. Щетинка под зубцами мандибулы короткая заостренная. Передний край основания максиллы неровный «изломанный». Ментум темно-коричневый. Срединный зубец довольно высокий, ненамного ниже первых латеральных. Основной зубец округлый, с выпуклыми краями, добавочные зубцы крупные. Боковые равномерно уменьшаются от середины ментума к краям.

Chironomus dorsalis Meigen (рис. 20)

Головная капсула желтая, гулярный склерит не пигментирован. На VII сегменте латеральные отростки присутствуют, на VIII — две пары длинных извитых вентральных отростков. Сенсилла антенны не достигает конца четвертого членика. $AR = 1,82$. Наружный зубец премандибулы длинный заостренный. Четвертый нижний зубец мандибулы хорошо обособлен, пигментирован лишь немного слабее трех первых. Передний край основания максиллы слегка выпуклый в средней части. Срединный зубец ментума довольно узкий, четвертый боковой зубец значительно меньше пятого.

Chironomus luridus Strenzke (рис. 21)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит не пигментирован. На VII сегменте латеральные отростки присутствуют, на VIII — две пары длинных извитых вентральных отростков. Сенсилла антенны не достигает конца последнего членика. $AR = 1,76$. Четвертый нижний зубец мандибулы пигментирован заметно слабее первых трех. Передний край основания максиллы заметно выпуклый в средней части. Щупик максиллы с четырьмя одночлениковыми, четырьмя двучлениковыми хетоидами и одной щетинкой. Срединный зубец ментума широкий, с хорошо обособленными, крупными, асимметричными добавочными зубцами. Боковые края основного зубца выпуклые. Четвертый боковой зубец может быть чуть меньше пятого.

Chironomus melanescens Keyl (рис. 22)

Головная капсула светло-коричневая. Гулярный склерит чуть затемнен близ затылочного склерита. На VII сегменте латеральные отростки отсутствуют, на VIII — две пары вентральных отростков с закругленными концами. Сенсилла антенны не достигает конца четвертого членика. $AR = 2,05$. Наружный зубец премандибулы довольно широкий, примерно той же длины, что и внутренний. Четвертый нижний зубец мандибулы хорошо обособлен, пигментирован слабее прочих. Щетинка под зубцами мандибулы длинная, узкая, слегка изогнута посередине. Передний край основания максиллы выпуклый в средней части. Срединный зубец ментума неширокий, с округлым основным зубцом. Боковые зубцы ментума равномерно уменьшаются от середины к краям. Субментальные щетинки разветвленные.

Chironomus pankratovae Grebenjuk,
Kiknadze et Belyanina (рис. 23)

Головная капсула светло-желтая, гулярный склерит не пигментирован. На VIII сегменте имеются две пары прямых, с закругленными концами отростков, не достигающих конца подталкивателей. Передние чуть короче задних. На VII сегменте латеральные отростки отсутствуют. Сенсилла антенны не достигает конца последнего членика. $AR = 2,04$. Четвертый нижний зубец мандибулы обособлен не четко, пигментирован слабо. Рядом со щетинкой под зубцом мандибулы — довольно крупная зарубка. Передний край основания максиллы выпуклый в средней части. Ментум темно-коричневый. Срединный зубец широкий, с хорошо обособленными, крупными, почти симметричными добавочными зубцами, сравнимыми по своей величине с основным. Боковые края основного зубца слегка выпуклые. Боковые зубцы равномерно уменьшаются от середины к краям.

Chironomus pseudothummi Strenzke (рис. 24)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит чуть затемнен у затылочного склерита. На VII сегменте латеральные отростки присутствуют, на VIII — две пары длинных извитых вентральных отростков. Сенсилла антенны не достигает конца последнего членика. $AR = 1,76$. Четвертый нижний зубец мандибулы хорошо обособлен, лишь немного меньше третьего, пигментирован слабее, чем три первых зубца. Передний край основания максиллы слегка выпуклый в средней части. Щупик максиллы несет четыре одночлениковых, пять двучлениковых хетоидов и одну щетинку. Срединный зубец ментума широкий, с хорошо обособленными крупными добавочными зубцами. Боковые края основного зубца выпуклые. Два первых боковых зубца заметно сближены, четвертый боковой едва меньше пятого.

Chironomus parathummi Keyl (рис. 25)

Головная капсула желтая. Гулярный склерит не пигментирован. Латеральные отростки VII сегмента очень крупные, суженные на концах, иногда доходят почти до середины VIII сегмента. Вентральные отростки VIII сегмента длинные извитые. Сенсилла антенны не достигает конца четвертого членика. $AR = 1,9$. Четвертый нижний зубец мандибулы обособлен не очень четко, пигментирован слабее первых трех. Передний край основания максиллы прямой, без выпуклостей. Щупик максиллы с пятью одночлениковыми, четырьмя двучлениковыми хетоидами и одной щетинкой. Срединный зубец ментума широкий. Основной зубец с ровными, прямыми боковыми краями, добавочные — крупные, почти симметричные, хорошо обособлены от основного. Боковые зубцы равномерно уменьшаются по величине от середины к краям, образуя ровный «пилообразный» край.

Р о д *Camptochironomus* Kieffer

Camptochironomus tentans (Fabricius) (рис. 26)

Личинка длиной 18—27 мм, ярко-красная. Голова яйцевидная, ее длина немного больше ширины; дорзально светло-коричневая с четко выделяющимся коричневым или темно-коричневым фронтальным склеритом; вентрально в передней половине близ ментума желтая и темно пигментирована в задней, близ затылочного склерита; за основаниями вентральных пластинок темное удлиненной формы пятно, задний край кото-

рого немного не доходит уровня затылочного склерита; ширина головы 840—895 мкм. II—VII брюшные сегменты длиннее своей ширины. На VII сегменте имеется пара коротких латеральных отростков; на VIII — две пары вентральных отростков, которые всегда значительно длиннее подталкивателей. Длина базального членика антенны 164—204 мкм, его крупный кольцевой орган расположен на уровне первой трети от основания; третий членик едва короче четвертого; $AR = 2,1-2,3$. Лабрум и эпифаринкс как у *Chironomus*, но близ боковых краев лабрума лишь по два светлых коротких зубцевидных хетоида (*Sp*), а на эпифаринксе семь — восемь латеральных хетоидов. Премандибула с двумя короткими широкими равными вершинными зубцами. Мандибула с тремя хорошо развитыми черными нижними зубцами; четвертый зубец значительно меньше третьего и светлее окрашен; щетинка под зубцами плоская с заостренной вершиной, достигает заднего края третьего зубца; внутренний край близ основания мандибулы с двумя шипами. Передний край основания максиллы слабо волнистый, почти прямой. Ментум с одним широким срединным и шестью парами боковых зубцов, все зубы черные; добавочные зубцы срединного зубца маленькие, почти в 2,5 раза короче основного, основной зубец сужен к вершине, края прямые, общая ширина срединного и первого-второго боковых зубцов обеих сторон в 2,1—2,2 раза превышает общую ширину третьего — шестого зубцов одной стороны; вентральные пластинки с гладким передним краем, их ширина немного превышает ширину ментума.

Camptochironomus pallidivittatus (Malloch)
(рис. 27)

Личинка длиной 12—20 мм, красная. Голова светло-желтая, фронтальный склерит светло-коричневый; низ головы близ затылочного склерита светло-коричневый; за основанием вентроментальных пластинок коричневое пятно, задний край которого достигает лишь середины расстояния между ментумом и затылочным склеритом; ширина головной капсулы 607—685 мкм. Общий габитус брюшных сегментов тела, латеральные и вентральные отростки на VII—VIII сегментах как у *Camptochironomus tentans*. Длина базального членика антенны 149—186 мкм. $AR = 1,8-2,0$. Премандибула с двумя довольно узкими равными по длине вершинными зубцами, из которых наружный немного уже внутреннего. Мандибула как у *Camptochironomus tentans*; щетинка под зубцами мандибулы скальпелевидная, достигает вершины четвертого зубца; внутренний край мандибулы с тремя шипами. Срединный зубец ментума широкий, добавочные зубцы крупные, их вершины почти достигают середины длины основного. Основной зубец округлый, его ширина равна или немного меньше общей ширины первого и второго боковых зубцов; общая ширина срединного зубца и первого-второго боковых зубцов обеих сторон в 1,8—2,0 раза превышает общую ширину третьего — шестого боковых зубцов одной стороны.

Р о д *Glyptotendipes* Kieffer

Glyptotendipes barbipes (Staeger)
(рис. 28)

Личинка длиной до 15 мм, темно-красная. Вентральные отростки VIII брюшного сегмента хорошо развиты, почти равны длине IX сегмента. Голова темно-коричневая с более светлыми четырехугольными пятнами вокруг глаз. Ее ширина около 800 мкм. Базальный членик антенны с небольшим вздутием близ кольцевого органа или почти прямой. $AR = 1$. Сенсилла антенны доходит до основания четвертого членика. Чет-

вертый нижний зубец мандибулы желтый или светло-коричневый, часто нерезко отличается по цвету от третьего, который несколько светлее второго зубца. Передний край основания максиллы с внешней стороны с зубчиками. Срединный зубец ментума в 1,4—1,5 раза шире первого бокового, четвертый боковой зубец значительно уже и короче пятого. Вентроментальные пластинки шире ментума с редко сидящими зубчиками по переднему краю, расстояние между внутренними углами пластинок больше ширины срединного зубца.

Glyptotendipes glaucus (Meigen) (рис. 29)

Длина тела до 14 мм. Окраска зрелой личинки темно-пурпуровая с зеленоватым блеском. На VIII брюшном сегменте могут быть небольшие вентральные отростки, их длина варьирует. Головная капсула темно-коричневая, почти черная, у свежеперелинявших личинок коричневая с характерным рисунком на фронтальном склерите и близ него. Ее ширина 782 мкм (734—913 мкм). Базальный членик антенны прямой. $AR = 1-1,29$. Сенсилла антенны оканчивается в пределах третьего членика. Все четыре нижних зубца мандибулы черные, щетинка под зубцами мандибулы скальпелевидная. Передний край основания максиллы несет с внешней стороны шесть — семь закругленных зубцов. Зубцы ментума плавно переходят один в другой. Срединный зубец ментума широкий, его ширина 39—52 мкм, почти в 1,58 (1,30—1,90) раза шире первого бокового, четвертый боковой зубец уже и короче пятого. Вентроментальные пластинки почти равны по ширине ментуму, их ширина в 4 раза больше длины, внутренние углы пластинок широко расставлены, расстояние между вершинами углов больше ширины срединного зубца ментума, они располагаются под его первыми боковыми зубцами. Передний край вентроментальных пластинок в крупных пологих зубчиках, штриховка переднего края пластинок тонкая и частая, на каждый зубчик приходится по четыре тонких коротких штриха. На ширине первого бокового зубца ментума может уложиться пять — семь зубчиков переднего края вентроментальной пластинки, ширина 10 зубчиков 41—53 мкм. По цвету и размеру вид сходен с *G. barbipes*.

Glyptotendipes paripes Edwards (рис. 30)

Длина тела до 12 мм. Окраска как у *G. barbipes*. На VIII брюшном сегменте нет длинных вентральных отростков, у анально-латеральных краев имеются утолщения-валики, оканчивающиеся вентрально бугорком или небольшим сосочком. VIII сегмент брюшка с дорзальной стороны имеет лировидные очертания. Головная капсула темно-коричневая с более светлыми боковыми пятнами, почти доходящими до затылочного склерита. Ширина ее около 600 мкм. На базальном членике антенны с медиальной стороны под кольцевым органом всегда имеется значительное вздутие. $AR = 1$. Сенсилла антенны оканчивается близ вершины третьего членика. Четвертый нижний зубец мандибулы желтый или светло-коричневый, резко отличается по цвету от черных первого и третьего зубцов. Щетинка под зубцами мандибулы скальпелевидная. Передний край основания максиллы с внешней стороны с многочисленными (до девяти) зубчиками. Срединный зубец ментума в 1,5—1,9 раза шире первого бокового, часто с надсечками по бокам, четвертый боковой зубец уже и короче пятого. Расстояние между внутренними углами вентроментальных пластинок не менее ширины срединного зубца ментума. Их передний край зубчатый, форма зубцов как у *G. barbipes*, но расположены они плотнее.

Длина тела до 12 мм. Окраска тела как у *G. glaucus*, но чуть светлее. Вентральные отростки VIII брюшного сегмента не развиты. Головная капсула светло-коричневая, без заметного рисунка, ее ширина 521—701 мкм. Базальный членик антенны прямой. $AR = 1-1,33$. Сенсилла антенны оканчивается в пределах дистальной половины четвертого членика или его вершины. Мандибула как у *G. glaucus*. Передний край основания максиллы с внешней стороны почти гладкий, с двумя-тремя небольшими зубчиками. Срединный зубец ментума неширокий (26—32 мкм), он лишь в 1,28 (1,13—1,50) раза шире первого бокового зубца, четвертый боковой зубец уже, короче и ниже пятого. Вентроментальные пластинки в 1,5 раза шире ментума, их ширина в 5 раз больше длины. Внутренние углы пластинок сближены, расстояние между ними меньше ширины первого бокового зубца ментума. Передний край вентроментальных пластинок зубчатый, округлые зубчики резко ограничены друг от друга, углубления между ними остроугольные, штриховка под зубцами редкая, крупная: один штрих отходит от углубления между соседними зубцами, один — от середины зубца. На ширине первого бокового зубца ментума укладывается 10—11 зубчиков переднего края пластинки, ширина 10 зубчиков 22—30 мм.

Р о д *Lipiniella* Shilova

Lipiniella arenicola Shilova (рис. 32)

Личинка длиной 8—14 мм, ярко-красная. Некоторые особи с зеленоватым, мраморным рисунком на грудных сегментах. Вентральные отростки VIII брюшного сегмента редуцированы. Голова очень широкая (600—800 мкм), ее ширина равна длине. Головная капсула желтая, вентрально близ затылочного склерита с двумя темными пятнами, затылочный склерит черный, сзади фронтального — светлый. Лабрум, клипеус и фронтальный склерит слиты. Участок фронтотемпалы от $S3$ до $S4$ с нежной складчатой и ячеистой скульптурой. Антенны пятичлениковые. Сенсилла едва достигает вершины третьего членика. $AR = 1,4-1,5$. Цоколи антенн низкие, с внутренней стороны с небольшим коричневатым бугорком. Лабрум с обычным набором щетинок, SI рассеченные. Боковые участки лабрума снабжены многочисленными длинными прямостоящими и изогнутыми (серповидными) хетоидами. Первые хетоиды с гладкими или слабо бахромчатыми близ вершины краями, вторые — бахромчатые по внутреннему краю. Кнаружи от них группа коротких зубцевидных хетоидов. Эпифарингеальный гребень с 20 и более зубцами. Премандибула с пятью зубцами, из них не менее двух темно-коричневые, почти черные. Мандибула с одним желтым верхним и четырьмя темно-коричневыми нижними почти черными зубцами. На наружной стороне мандибулы ближе к основанию имеется округлый выступ. Ментум с четырехраздельным срединным зубцом и шестью боковыми с каждой стороны. Центральные вершины срединного зубца выше крайних или одной с ними высоты. Шестой боковой зубец часто светлый, очень маленький, иногда редуцирован. Вентроментальные пластинки в 4 раза шире своей наибольшей высоты, с почти соприкасающимися внутренними углами, наружная треть пластинок изогнута к основанию головы. От внутреннего до внешнего угла срединная часть пластинки густо покрыта тонкой, четко выраженной продольной штриховкой.

Личинка длиной 8—10 мм, розово-красная. Близ задних углов VIII брюшного сегмента пара хорошо развитых вентральных отростков, их длина (330—360 мкм) значительно меньше длины задних подталкивателей и почти равна $1/2$ длины сегмента. Ширина головной капсулы 567—584 мкм. Голова светло-желтая, вентрально близ затылочного склерита с темным рисунком, меньшего, чем у *L. arenicola*, размера и чуть слабее выраженным. Затылочный склерит окрашен как у *L. arenicola*. Клипеус слит с лабрумом и фронтальным склеритом. Между *S3* и *S4* находится неправильной округлой формы пятно — слабо склеротизированный участок головной капсулы с морщинистой скульптурой. Антенна как у *L. arenicola*. $AR = 1,3$. Строение лабрума, мандибулы, максиллы, ментума и вентроментальных пластинок сходно с таковым *L. arenicola*.

Личинка *L. moderata* легко отличается от *L. arenicola* меньшими размерами тела и шириной головной капсулы, овальным пятном с морщинистой скульптурой на фронтоклипеусе между щетинками *S3* и *S4* и хорошо развитыми вентральными отростками VIII сегмента.

Р о д *Cryptochironomus* Kieffer

Cryptochironomus ussouriensis Goetghebuer (рис. 34)

Личинка длиной 15—23 мм, темно-красная, тело веретеновидное. Голова желтая, расширена у основания, ширина головной капсулы 780—816 мкм. Второй членик антенны едва короче третьего. $AR = 1,32—1,4$. Первые лабральные и клипеальные щетинки едва развиты; передний край лабрального склерита прямой, клипеальный склерит овальной формы. *SII* лабрума массивные, пластинчатые, клиновидной формы; *SI* и *SIII* простые, почти равной длины и немного короче *SII*; хетоиды лабрума не развиты. Боковые края эпифарингеального гребня с 10—11 маленькими зубцами. Концевой зубец премандибулы с заостренной, слабо загнутой вершиной. Передний край максиллы близ основания щупика с 9—11 светлыми зубцевидными хетулами. Мандибула с серповидно изогнутым вершинным зубцом, который в 4 раза длиннее общей ширины основания второго и третьего зубцов; третий зубец заметно длиннее второго; щетинка под зубцами мандибулы достигает второго зубца; гребень мандибулы состоит из трех разноразмерных плоских клиновидных хетоидов, передняя наружная щетинка мандибулы едва развита. Все зубцы ментума черные; срединный зубец широкий с зарубками по бокам и плоской вершиной; боковых зубцов шесть пар; вентроментальные пластинки в 4 раза шире своей длины. Узкие крючки задних подталкивателей с шишиками по внутреннему краю. Супраанальные щетинки IX сегмента близ основания папилл короткие, равны или едва превышают длину папиллы.

Cryptochironomus obreptans (Walker) (рис. 35)

Личинка длиной 12—15 мм, темно-красная, тело веретеновидное. Голова светло-желтая, вентрально близ затылочного склерита с небольшим темным пятном, ширина головной капсулы 450—476 мкм. Затылочный склерит узкий, дорзально темно-желтый или светло-коричневый, вентрально и по бокам темно-коричневый. Фронтальный склерит узкий, длинный, его задний край значительно не доходит до затылочного. Лабральные и клипеальные щетинки обычные, из них *S3* наиболее длинные и расположены на заднебоковых краях клипеального склерита; передний край лабрального склерита с тремя зубцевидными выступами. Антенны

пятичлениковые, равны длине мандибул. $AR = 1,2-1,3$. Крупный кольцевой орган расположен на уровне дистальной трети базального членика. Сенсилла антенны отходит от дистальной части второго и достигает пятого членика, на вершине третьего членика имеется светлая сенсилла, равная длине четвертого членика, лаутерборновы органы отсутствуют. *SI* лабрума короткие пластинчатые с гладкими краями; *SII* в два раза длиннее *SI*, пластинчатые; *SIII* волосовидные, в 2 раза короче *SI*; *SIVA* двучлениковые на высоком основании; *SIVB* палочковидные; по обе стороны от *SI-SIII* имеется лишь по одному плоскому щетинковидному хетоиду. Эпифарингеальный гребень треугольной формы, состоит из трех пластинок, из них боковые пластинки по краям с пятью-шестью маленькими зубцами, средняя в виде одного длинного зубца с заостренной вершиной. По обе стороны от эпифарингеального гребня расположены по одному короткому мощному шиповидному хетоиду, пять узких длинных разноразмерных с гладкими краями и зазубренными вершинами, два массивных, из которых один зазубрен только по внутреннему краю, другой — с обеих сторон и два сидят под хетоидами на унгулярном склерите. Премандибула желтая с шестью зубцами, уменьшающимися в размере по направлению к основанию, из них концевой зубец лопатообразной формы. Мандибула желтая, с тремя черными зубцами, из них вершинный в 2—2,1 раза длиннее общей ширины второго и третьего; щетинка под зубцами мандибулы плоская, достигает вершины третьего зубца; внутренняя щетинка состоит из четырех разноразмерных ветвей, из них две дистальные более длинные, широкие, плоские, по внутреннему краю близ вершины с бахромой, две проксимальные немного короче, узкие с гладкими краями; гребень хетоидов мандибулы отсутствует; щетинки наружного края мандибулы короткие и мощные. Щупик максиллы почти в 4 раза больше его ширины; у основания имеется крупный кольцевой орган; на вершине с пятью простыми разноразмерными, двумя трехчлениковыми и одной двучлениковой сенсиллами. Передний наружный край максиллы близ основания щупика с четырьмя — шестью зубцевидными хетулами. Ментум с широким светло-желтым срединным зубцом и семью парами черных боковых; первые боковые зубы слиты воедино со срединным, второй — пятый четко обособлены, шестой-седьмой, сросшиеся в основании и разделены лишь в вершинной части неглубокой зарубкой; вершины всех боковых зубцов расположены по одной косой вогнутой линии и имеют вид гребешка. Вентроментальные пластинки почти равны ширине ментума и в 3,2—3,5 раза шире своей длины. Анальные папиллы удлинненно треугольной формы, значительно короче подталкивателей. Супраанальные щетинки X сегмента в 2 раза длиннее анальных папилл. Все крючки задних подталкивателей с ровными краями. В анальной кисточке восемь длинных щетинок.

Р о д *Endochironomus* Kieffer

Endochironomus albipennis (Meigen) (рис. 36)

Личинка длиной до 11 мм, желто-оранжевая или оранжевая. Головная капсула светло-желтая, ширина 550 мкм. Клипеус обособлен от фронтального склерита. Сенсилла антенны оканчивается в пределах трех-четырех члеников. $AR = 1,5$ (1,36—1,67). *SI* лабрума своеобразной формы, бахромчатая, *SII* — рассеченная, по бокам от щетинок группы хетоидов разного размера с ровными и рассеченными краями. Премандибулярная щетинка сходна по строению с *SII*. Эпифарингеальный гребень из пяти групп зубцов. Передний край основания максиллы несет близ медиального края несколько крупных закругленных зубцов. Мандибула с пятью нижними зубцами: четыре темно-коричневых истинных и один желтый или светло-коричневый ложный. Срединный зубец ментума двойной,

первые боковые чуть превосходят срединные или равны им, остальные довольно равномерно убывают по направлению к бокам ментума, второй и пятый зубцы едва короче следующих за ними третьего и шестого зубцов. Седьмой зубец значительно меньше шестого. Вентроментальные пластинки в 4 раза шире своей наибольшей длины.

Endochironomus tendens (Fabricius) (рис. 37)

Личинка длиной до 13 мм, суриково-красная. Головная капсула желтая, ширина 589 мкм. Сенсилла антенны оканчивается в пределах четвертого членика. $AR = 1,31$ (1,22—1,41). Хетотаксия лабрума как у *E. albipennis*. Эпифарингеальный гребень состоит из трех групп зубчиков, расположенных в два-три неправильных ряда. Все зубцы мандибулы, включая пятый ложный, черные. Передний край основания максиллы весь в крупных, закругленных зубцах. Срединный зубец ментума простой, его основание лежит значительно дистальнее оснований боковых зубцов; первые боковые зубцы равны по высоте срединному, второй короче третьего, пятый значительно меньше шестого, седьмой зубец маленький. Вентроментальные пластинки в 5—5,5 раза шире своей длины, их внешние углы сильно изогнуты к основанию головы и оканчиваются клювовидным зубчиком.

Endochironomus impar (Walker) (рис. 38)

Личинка длиной до 12 мм, красная с черно-зеленым мраморным рисунком на грудных сегментах. Головная капсула светло-коричневая, ее ширина 570 мкм. Сенсилла антенны оканчивается в пределах дистальной трети четвертого — пятого членика. $AR = 1,22$ (1,11—1,33). Хетотаксия лабрума как у *E. albipennis*. Эпифарингеальный гребень состоит из трех групп зубцов. Все пять нижних зубцов мандибулы черные, пятый зубец истинный, четко отделен от основания. Передний край основания максиллы слабо волнистый, сходен с таковым *E. albipennis*. В середине ментума два зубца, их основания лежат намного дистальнее оснований боковых зубцов, первые боковые зубцы явно крупнее срединных, второй немного меньше соседних. Пятый по размеру почти равен шестому, седьмой самый маленький. Вентроментальные пластинки почти в 4 раза шире своей длины.

Endochironomus donatoris Shilova (рис. 39)

Личинка длиной до 10 мм, суриково-красная. Головная капсула желтая, затылочный склерит черный, сзади фронтального светлый. Ширина головы 430—449 мкм. Антенна с крупными лаутерборновыми органами, сенсилла антенны оканчивается на уровне или чуть дистальнее пятого членика. $AR = 1,5$. Клипеус обособлен от фронтального склерита. Лабрум с обычной для рода хетотаксией. Эпифарингеальный гребень из трех групп зубцов. Премандибула обычная, с двумя крупными вершинными зубцами и одним маленьким базальным. Мандибула с одним, обычно светло-коричневым верхним зубцом и пятью нижними черными, пятый зубец ложный. Передний край основания максиллы прямой, близ основания максиллярного щупика группа хетул с бахромчатой вершиной. В середине ментума два зубца, первые боковые немного крупнее, второй, наоборот, мельче соседних. Вентроментальные пластинки почти равны ширине ментума или немного уже их. Наружные углы пластинок тупые. Анальные папиллы с перетяжками, почти в 2 раза длиннее задних подталкивателей.

Fleuria lacustris Kieffer (рис. 40)

Личинка длиной 10—12 мм, красная, тело стройное. Ширина головной капсулы 455—490 мкм. Голова яйцевидная, дорзально желтая, вентрально сильно пигментирована от ментума до затылочного склерита, затылочный склерит черный, позади фронтального светлый. Фронтальный склерит ланцетовидный, задним заостренным концом примыкает к затылочному, его передний край слабо выпуклый, латерально с небольшими выступами, на которых расположены клипеальные щетинки. Фронтальные щетинки в 2—3 раза длиннее клипеальных. Антенны пятичлениковые, крупный кольцевой орган расположен близ середины базального членика; длинная ветвь сенсиллы базального членика равна общей длине второго — пятого, взятых вместе; лаутерборновы органы на втором членике хорошо развиты, между ними имеется палочковидная сенсилла; третий членик в 2 раза короче четвертого. Передние щетинки лабрума с бахромой по внутреннему краю и лишь близ вершины по наружному; задние щетинки простые, пластинчатые, значительно длиннее передних; на поле между основанием тек передних щетинок и срединной частью пластинки лабрума имеется группа светлых шипиков; по обе стороны от передних и задних щетинок по три длинных и более коротких разноразмерных бахромчатых по внутреннему краю хетоидов; в заднебоковых углах по одному короткому зубцевидному хетоиду. Эпифарингеальный гребень с 14—18 разноразмерными зубцами, в срединной части зубцы более крупные, по краям узкие и мелкие; поверхность гребня близ переднего края покрыта очень мелкими нежными светлыми шипиками. Премандибула темно-коричневая с двумя светло-желтыми вершинными зубцами, из них наружный зубец узкий. Мандибула с четырьмя нижними коричневыми и двумя светло-желтыми верхними зубцами; концевой зубец темнее и крупнее остальных нижних зубцов; его длина равна или едва меньше ширины основания второго—третьего зубцов, взятых вместе; щетинка под зубцами мандибулы плоская, узкая в базальной части, расширена в срединной и заострена в вершинной, ее вершина достигает уровня заднего края третьего зубца; внутренняя щетинка состоит из четырех ветвей разного строения; внутренний край близ основания мандибулы с двумя шипами; поверхность близ основания мандибулы с радиальной штриховкой (12—13 лучей). Щупик максиллы короткий, его длина едва больше ширины, на вершине щупика одна щетинка, три двучлениковых и пять простых сенсилл. Ментум с одним срединным и шестью парами боковых зубцов, все зубцы коричневые, за их основаниями четко выделяются темно-коричневые полосы; срединный зубец широкий и значительно длиннее первых боковых, с округлой вершиной и прямыми косо направленными к основанию краями, близ вершины с мелкими зарубками; четвертый боковой зубец заметно уже и короче соседних; основания вентроментальных пластинок черно-коричневые, передний край гладкий, внутренние углы широко расставлены, расстояние между ними равно ширине основания срединного зубца. VIII брюшной сегмент без отростков. В анальной точке семь длинных щетинок. Анальные папиллы удлинненно-яйцевидной формы, из них дорзальные почти на $1/3$ короче вентральных, последние едва превышают $1/2$ длины подталкивателей.

Р о д *Stictochironomus* Kieffer

Stictochironomus crassiforceps (Kieffer)

(рис. 41)

Личинка длиной 8—10,5 мм, темно-красная. Ширина головной капсулы 330—390 мкм. Голова дорзально желтая, вентрально и по бокам близ затылочного склерита светло-коричневая; затылочный склерит узкий, коричневый, позади фронтального склерита светлый. Фронтальный и клипеальный склериты слиты, передний край фронто-клипеуса с широким низким П-образным выступом, боковые края с небольшими полукруглыми выступами, на которых расположены клипеальные щетинки; передний склерит лабрума трапециевидной формы с широким передним краем и вытянутыми впереди боковыми углами, а в срединной части склерита имеется эллипсовидное окно; задний заостренный край фронтального склерита достигает затылочного. Антенны шестичлениковые; длинная ветвь сенсиллы базального членика равна или едва длиннее второго — шестого члеников, взятых вместе; лаутерборновы органы чередующиеся, крупные, расположены на втором и третьем члениках; близ вершины третьего членика имеется палочковидная сенсилла; третий членик значительно короче второго и четвертого. $AR = 1,3$. *SI* и *SII* дистально расширены с бахромой на вершине и по краям; *SIII* короткие, волосовидные; близ основания тек щетинок *SI* имеется склеротизированное пятно треугольной формы; *LL* с хорошо развитой срединной частью, передний край которой штифтообразной формы достигает промежутка между унгулярными склеритами; по обе стороны от *SI*—*SII* и *LL* расположены 10 разноразмерных хетоидов, из них три медиальные с бахромой на вершине и по краям, семь латеральных с бахромой лишь по внутреннему краю. Эпифарингеальный гребень состоит из трех пластинок, из них средняя с тремя-четырьмя зубцами на переднем крае, боковые с пятью-шестью; на эпифаринксе восемь пар латеральных хетоидов. Премандибула желтая, с двумя равными по длине вершинными зубцами. Мандибула с одним узким, длинным, темным верхним зубцом и тремя желтыми или светло-коричневыми нижними, первый нижний зубец обычной формы (у личинки перед окукливанием часто стирается и имеет округлую форму), его длина равна или едва больше общей ширины основания второго и третьего зубцов. Щетинка под зубцами узкая, длинная, к вершине слабо изогнута, достигает второго зубца; внутренняя щетинка состоит из четырех ветвей, верхняя ветвь длиннее других, она имеет вид гребня, с 12—13 изогнутыми книзу узкими лопастями; остальные ветви одинаковой длины, кустарниковидно разветвленные; гребень мандибулы состоит из шести-семи щетинок. Внутренний край мандибулы близ основания с двумя шипами. Щупик максиллы короткий, его длина почти равна ширине; на вершине с одной щетинкой, тремя разноразмерными двучлениковыми и четырьмя палочковидными сенсиллами. Ментум с четырьмя приподнятыми срединными и шестью парами боковых зубцов, все зубцы желтые или светло-коричневые, под их основаниями ясная темно-коричневая или коричневая полоса; медиальные срединные зубцы узкие, значительно короче латеральных, общая их ширина равна ширине одного латерального (к концу возраста личинки срединные зубцы сильно стираются и часто их вершины расположены на одной прямой линии); первые боковые зубцы значительно уже и короче соседних; вентроментальные пластинки с неясной штриховкой близ переднего края. В анальных кисточках восемь длинных щетинок. Задние подталкиватели короткие, ширина их основания равна длине; поверхность близ основания крючков без ясных полей из мелких шипиков. Дорзальные анальные папиллы пальцевиidные, вентральные — треугольные с тупой вершиной, их длина превышает $1/2$ длины подталкивателей; супраанальные щетинки почти в 2 раза длиннее папиллы.

Stictochironomus rosenscholdi (Zetterstedt)
(рис. 42)

Вид близок к *S. crassiforceps*. Отличается более широким и черным затылочным склеритом. Низ головы близ затылочного склерита почти черный. $AR = 1,4-1,5$. Передний склерит лабрума в виде полукруга, его окно соответствует форме склерита. Склеротизированное поле в основаниях тек иной формы. Боковые пластинки эпифарингеального гребня с семью зубцами. Рукоятка премандибулы коричневая или черно-коричневая. Первый нижний зубец мандибулы лопатовидный, его длина меньше общей ширины основания второго и третьего зубцов; верхняя ветвь внутренней щетинки мандибулы иного строения. Близ венчика крючьев на задних подталкивателях имеются ясные поля мелких шипиков. В анальных кисточках семь длинных щетинок.

Р о д *Sergentia* Kieffer

Sergentia gr. *longiventris* Kieffer (рис. 43)

Личинка IV возраста длиной 10,5—12 мм, буровато-красная, красная (живая) или серовато-желтоватая (фиксированная этанолом). Латеральные и вентральные отростки брюшка отсутствуют. Голова желтая. Ширина головы 0,42—0,45 мм. Глазные пятна не соприкасаются. Антенна пятичлениковая, второй членик с хорошо заметными лаутерборновыми органами; щетинка антенны достигает основания или вершины пятого членика; кольцевой орган расположен в нижней трети базального членика. $AR = 1,6$. Премандибула с четырьмя зубцами. Мандибула коричневато-желтая в базальных двух третях, дистальная треть коричневая, темно-коричневая, все зубцы темно-коричневые; внешних зубцов пять, верхний из них наиболее крупный, остальные примерно одного размера; внутренний зубец короткий. Щетинка под зубцами длинная, дистально немного изогнута; внутренняя щетинка расщеплена на 9—10 дихотомически разветвленных долей. Ментум с двумя срединными и семью парами боковых темно-коричневых зубцов; срединные зубцы немного ниже первых боковых и примерно одной с ними ширины. Вентроментальные пластинки почти такой же ширины, как ментум, немного изогнуты.

Р о д *Polypedilum* Kieffer

Polypedilum nubeculosum (Meigen) (рис. 44)

Личинка длиной 6—10 мм, темно-красная. Голова дорзально желтая, вентрально от основания вентроментальных пластинок до затылочного склерита темно пигментирована. Ширина головной капсулы 450—540 мкм. Затылочный склерит широкий, черный, дорзально сзади фронтального светло-желтый. Глаз две пары, расположены на близком расстоянии один над другим. Клипеальный склерит слит с фронтальным; передний край фронтоклипеуса почти прямой с латеральными полукруглыми выступами, на которых находятся клипеальные щетинки. Антенны пятичлениковые; крупный кольцевой орган расположен в проксимальной четверти базального членика; малый кольцевой орган — близ вершины, лаутерборновы органы второго членика хорошо развиты; второй и третий членики равной длины, четвертый едва короче третьего, длинная ветвь сенсиллы базального членика с невысоким цилиндрическим основанием, ее вершина достигает пятого членика, $AR = 1,1-1,2$. *SI* лабрума широкие, ложковидные, с обеих сторон бахромчатые; *SII* простые, длинные; *SIII*, *SIV* и верхнегубной гребень обычного для рода

строения; *SP* простая; по обе стороны от *SI—SIII* три группы хетоидов: четыре длинных с бахромой по внутреннему краю в вершинной части, четыре более коротких с гладкими краями и два коротких широких зубцевидных. Эпифарингеальный гребень состоит из трех обособленных пластинок, из них средняя с тремя, боковые с четырьмя крупными разноразмерными зубцами; эпифаринкс с шестью парами пластинчатых латеральных хетоидов с бахромой по внутреннему краю. Премандибула желтая с тремя зубцами, вершинный наружный зубец едва уже внутреннего. Мандибула желтая с тремя темно-коричневыми нижними зубцами и одним ложным; верхний зубец крупный, коричневый, четко обособленный; щетинка под зубцами мандибулы узкая, длинная, к вершине слабо изогнута, достигает уровня заднего края второго зубца, гребень мандибулы состоит из пяти-шести плоских щетинок, внутренняя щетинка состоит из четырех ветвей; внутренний край близ основания мандибулы с тремя шипами. Щупик максиллы составляет $\frac{1}{3}$ длины базального членика антенны, его длина немного больше ширины; на вершине с одной щетинкой, двумя двучлениковыми и пятью-шестью простыми разноразмерными сенсиллами; в основании расположен кольцевой орган. Ментум с парным срединным и семью парами боковых темно-коричневых зубцов; второй боковой почти в 2 раза ниже соседних; шестой боковой крупнее предыдущего. Медиальные углы вентроментальных пластинок широко расставлены, ширина вентроментальной пластинки в 2,5—3 раза больше ее длины и равна или немного меньше ширины ментума. Передние и задние подталкиватели хорошо развиты, их крючки с гладкими краями; анальные папиллы конические, составляют около половины длины подталкивателей; супраанальные щетинки X тергита более чем в 2 раза превышают длину папилл.

Polypedilum bicrenatum Kieffer (рис. 45)

Личинка длиной 5—7,5 мм, красная. Голова дорзально желтая, вентрально от ментума до затылочного склерита светло-коричневая. Ширина головной капсулы 260—300 мкм. Антенны четырехчлениковые; длина базального членика 50—63 мкм; длинная ветвь сенсиллы базального членика на $\frac{1}{3}$ длиннее второго — четвертого, взятых вместе; на дистальном конце второго членика два крупных противостоящих лаутерборновых органа, на последнем (четвертом) расположен такой же орган, но меньшего размера, образующий конец антенны, второй членик почти такой же длины, как четвертый, третий очень маленький, его длина почти равна ширине. $AR = 1,35—1,40$. Все пластинки эпифарингеального гребня с тремя разноразмерными зубцами. Щетинка под зубцами мандибулы узкая, длинная, достигает вершины второго нижнего зубца; внутренний край близ основания мандибулы с тремя шипами. Зубцы ментума светло-коричневые, четвертый боковой зубец иногда короче пятого, общая ширина основания срединных и первых боковых зубцов равна ширине второго — шестого боковых зубцов одной стороны; ширина вентроментальной пластинки в 2,8—3,0 раза больше ее длины и равна ширине ментума. Дорзальные анальные папиллы удлинненно-яйцевидные, вентральные — конические, с перетяжкой близ середины, их длина немного короче подталкивателей; супраанальные щетинки X сегмента в 3,0—3,5 раза длиннее апальной папиллы.

Polypedilum scalaenum (Schrank) (рис. 46)

Личинка длиной 5,2—6,1 мм, красная. Голова вентрально и дорзально светло-желтая. Ширина головной капсулы 215—245 мкм. Антенны четырехчлениковые, длина базального членика 45—50 мкм; длинная ветвь сенсиллы базального членика в 1,7—1,9 раза длиннее второго — четвертого члеников, взятых вместе; второй членик на дистальном конце

с двумя противостоящими лаутерборновыми органами, его длина почти в 2 раза меньше длины базального, третий членик очень маленький, его длина в 2 раза меньше ширины и в 2,5 раза короче четвертого; четвертый членик близ вершины с перетяжкой, образующей невысокую выпуклую бородавку. $AR = 1,3-1,5$. Внутренний край близ основания мандибулы с двумя шипами. Ширина вентроментальной пластинки в 2,5 раза больше ее длины и в 1,25—1,4 раза ширины ментума. Анальные папиллы удлинненно-треугольной формы, равны по длине подталкивателям, с перетяжкой посредине.

Polypedilum cultellatum Goetghebuer (рис. 47)

Вид очень близок к *P. nubeculosum*. Отличается следующими признаками: голова дорзально и вентрально желтая, без пигментного пятна близ затылочного склерита; маленький кольцевой орган расположен в дистальной трети базального членика антенны, третий членик в 2,0—2,9 раза короче второго. $AR = 1,3-1,6$; *SI* лабрума с бахромой по краям в вершинной части; щетинка под зубцами мандибулы короткая, широкая, кинжаловидной формы, ее вершина достигает лишь уровня заднего края или середины третьего зубца. Первые боковые зубцы ментума в 2,5—2,8 раза ниже срединных и вторых боковых; ширина вентроментальной пластинки значительно меньше ширины ментума (36 : 42).

Р о д *Microchironomus* Kieffer

Microchironomus tener (Kieffer) (рис. 48)

Личинка длиной 5—6 мм, коричневато-зеленоватая. Ширина головной капсулы 290—320 мкм. Голова яйцевидная, светло-желтая, затылочный склерит узкий, светло-желтый; антенны пятичлениковые, сидят на относительно высоких конических цоколях; крупный кольцевой орган расположен в нижней трети базального членика; длинная ветвь сенсиллы базального членика значительно заходит за вершину пятого; добавочная ветвь достигает вершины второго; близ вершины второго членика отходит палочковидная сенсилла, лаутерборновы органы отсутствуют; второй членик немного длиннее третьего — пятого, взятых вместе; четвертый и пятый членики равной длины, третий едва короче их, граница между вторым и третьим члениками неясная. $AR = 1,4-1,5$. *SI* и *SII* простые, пластинчатые, из них *SI* почти в 2 раза короче *SII*; *SIII* короткие, волосовидные; *SIVA* и *SIVB* хорошо развиты; по обе стороны от *SI-SIII* расположены по три длинных простых разноразмерных хетоидов и один узкий, щетинковидный; премандибулярная щетинка обычная, пластинка лабрума и эпифарингеальный гребень отсутствуют; эпифаринкс с шестью парами разноразмерных бахромчатых по внутреннему краю латеральных хетоидов. Премандибула с двумя вершинными зубцами, из них наружный более узкий и едва длиннее внутреннего. Мандибула светло-желтая, с тремя нижними коричневыми зубцами, второй и третий зубцы очень низкие, с плоскими вершинами, границы между ними обозначены лишь мелкими засечками; концевой зубец массивный, его длина в 1,3 раза больше общей ширины второго и третьего, взятых вместе; щетинка под зубцами мандибулы палочковидная, ее вершина почти достигает уровня переднего края третьего зубца; гребешок мандибулы отсутствует; внутренняя щетинка мандибулы состоит из четырех разноразмерных ветвей; передняя щетинка наружного края не развита. Щупик максиллы немного меньше половины базального членика антенны, кольцевой орган расположен близ вершинной части; на дистальном конце щупика одна щетинка, три крупных двучлениковых и пять разноразмерных палочковидных сенсилл. Ментум с тройным срединным и шестью парами боковых зубцов, все зубцы черные; основной срединный зубец в 2—2,5 раза длиннее и шире добавочных; четвертый и шестой боковые зубцы очень маленькие, значительно короче соседних; вентроментальные пластинки веерообразные,

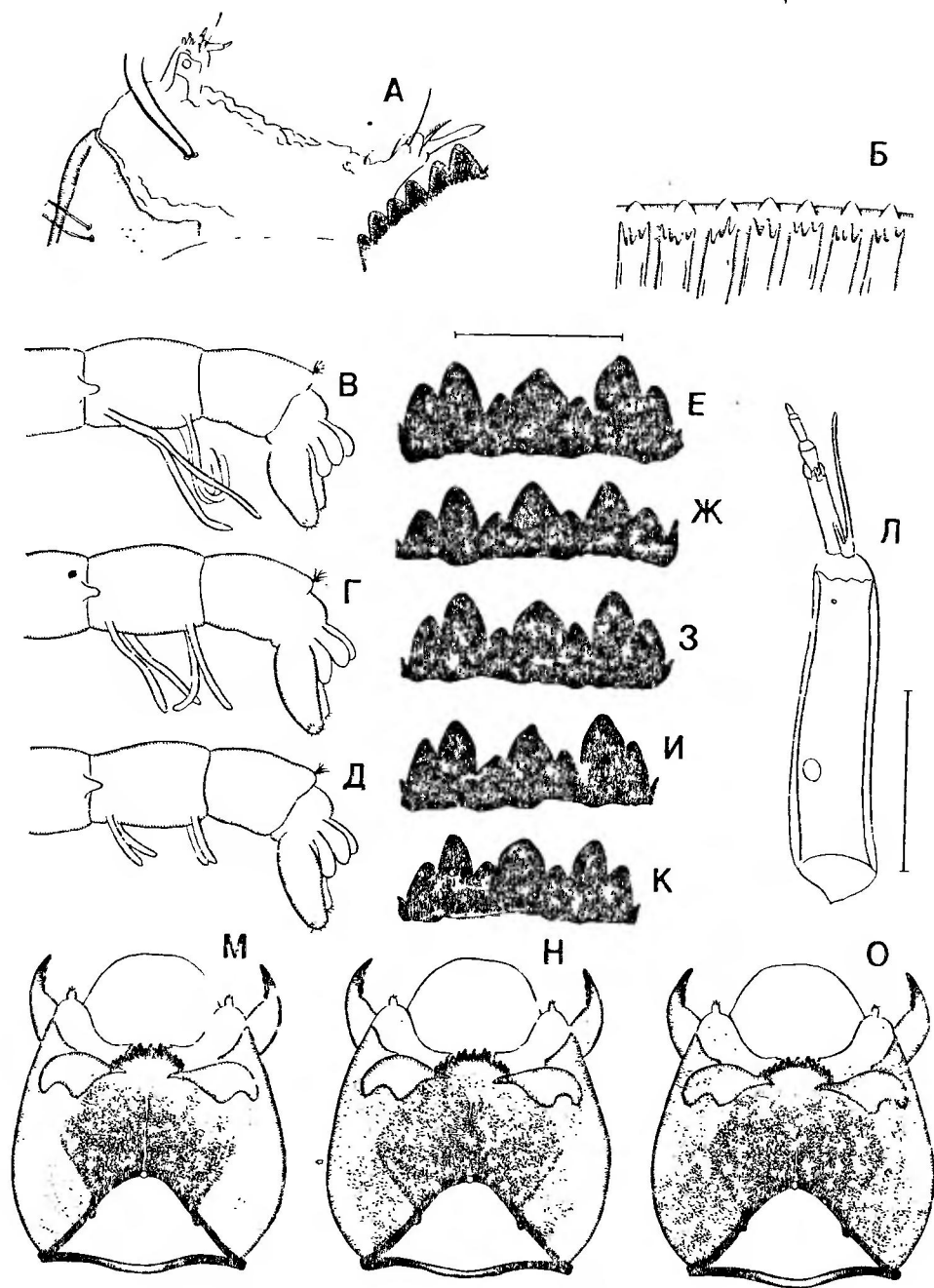


Рис. 4. *Chironomus plumosus* (L.).

А — максилла; Б — передний край вентроментальной пластинки (имитация изображения в электронном сканирующем микроскопе. $\times 4500$); В — Д — изменчивость вентральных отростков и Е — Ж — срединной части ментума; Л — антенна; М — О — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы. Здесь и на рис. 5—11 приведенные для ментума и антенны масштабные отрезки соответствуют 100 мкм.

с ясной штриховкой в основной части, их ширина значительно меньше ширины ментума. Анальные кисточки с шестью длинными щетинками. Анальные папиллы пальцевидные, значительно короче подталкивателей. Супраанальные щетинки длиннее, более чем в 3 раза превышают длину папиллы.

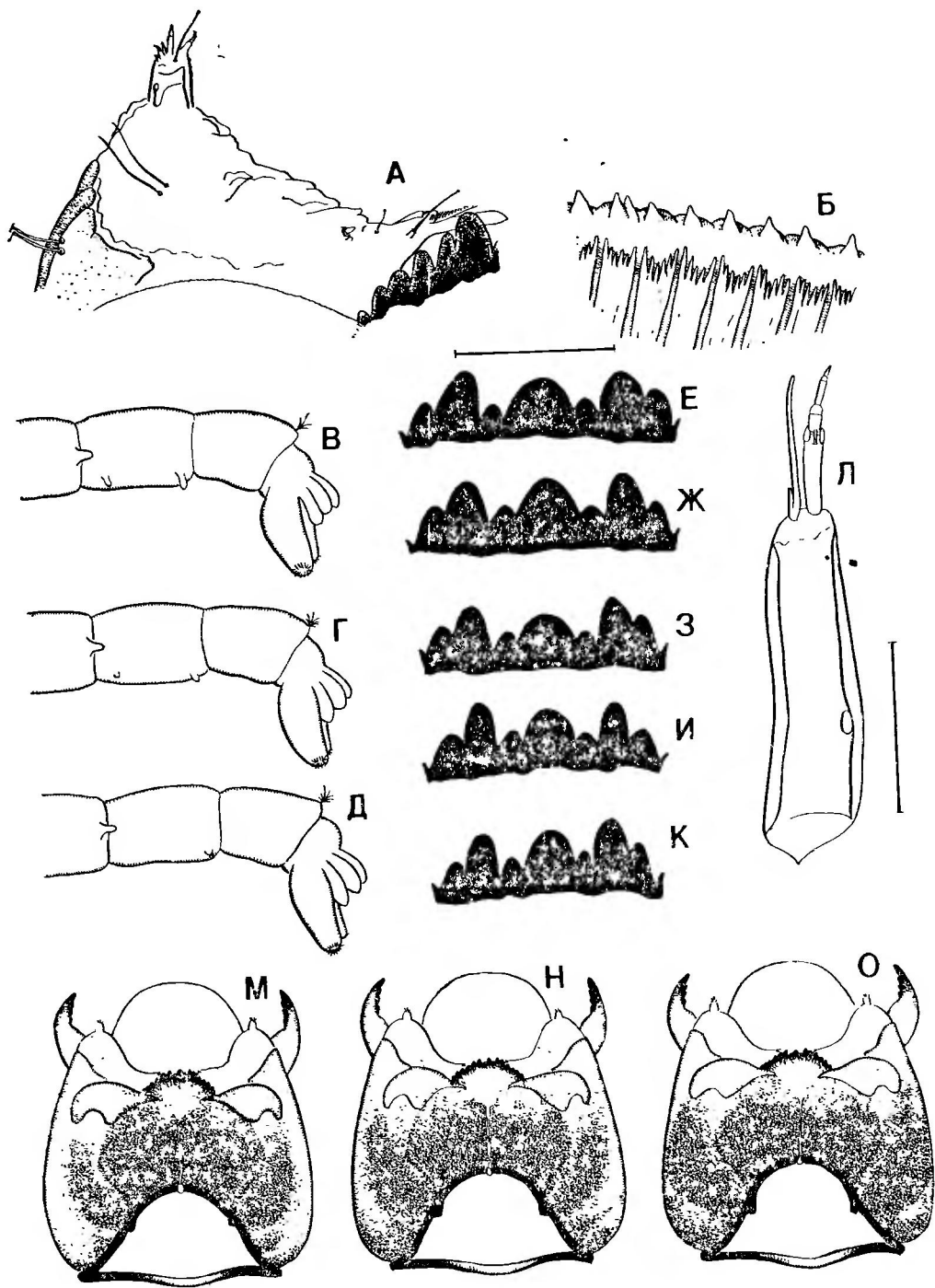


Рис. 5. *Chironomus agilis* Schobanov et Djomin.
 А — максилла; Б — передний край вентроментальной пластинки ($\times 7000$); В — Д — изменчивость вентральных отростков и Е — К — срединной части ментума; Л — антенна; М — О — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

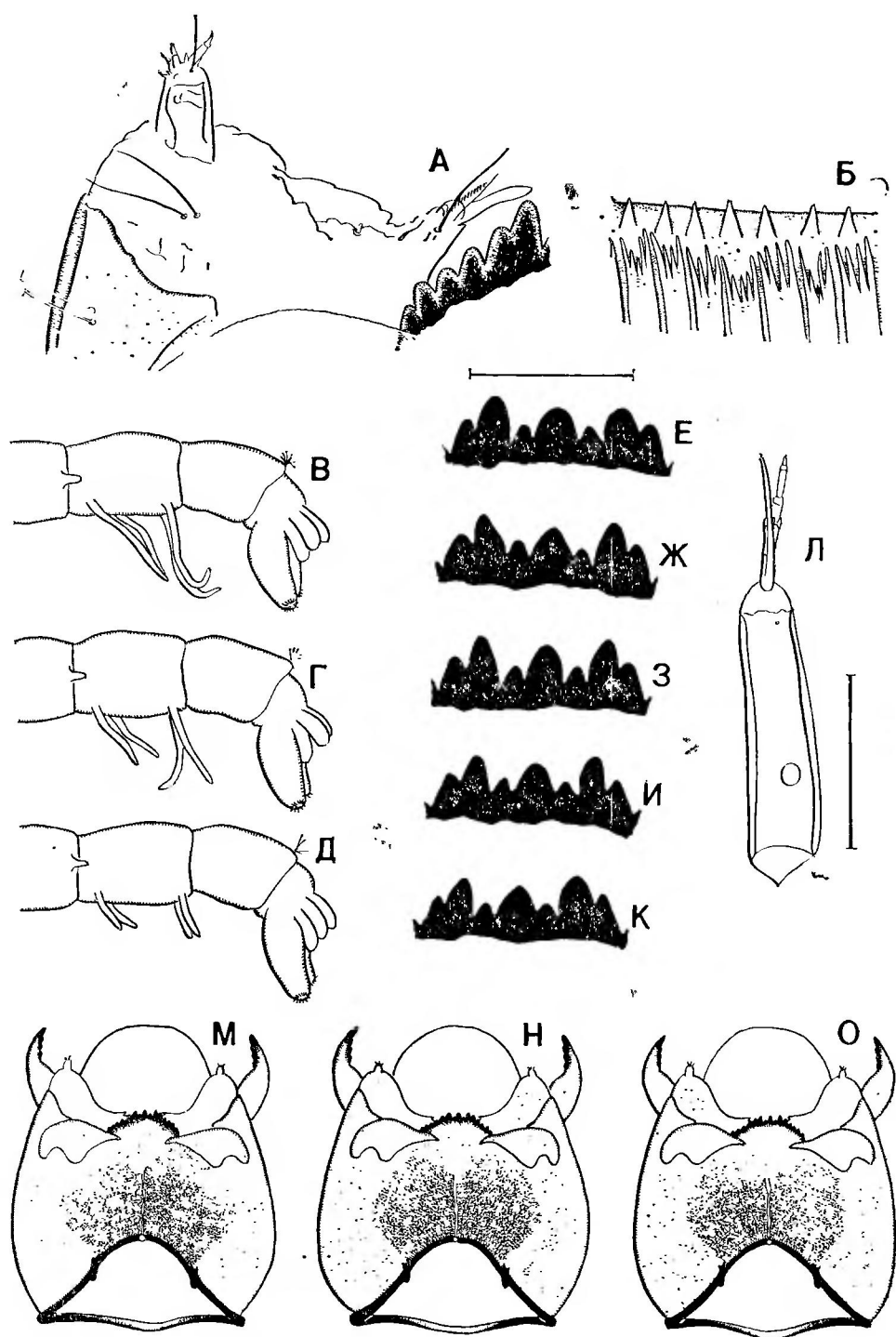


Рис. 6. *Chironomus balatonicus* Dévai et al.

А — максилла; Б — передний край вентроментальной пластинки ($\times 7000$); В — Д — изменчивость вентральных отростков и Е — К — срединной части ментума; Л — антенна; М — О — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

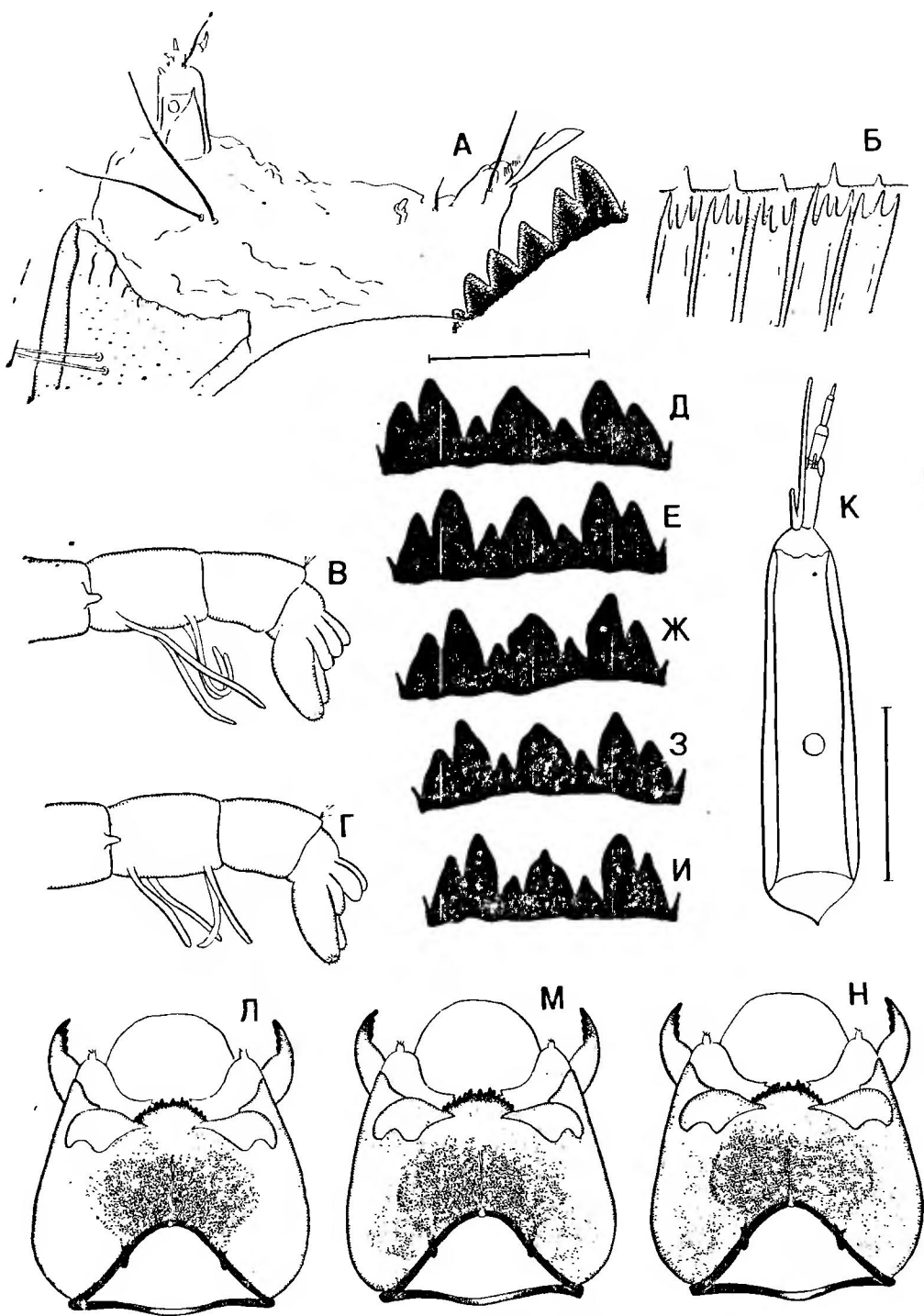


Рис. 7. *Chironomus bonus* Shilova et Djvarscheischvili.

А — максилла; В — передний край вентроментальной пластинки ($\times 4500$); В, Г — изменчивость вентральных отростков и Д — И — срединной части ментума; К — антенна; Л — Н — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

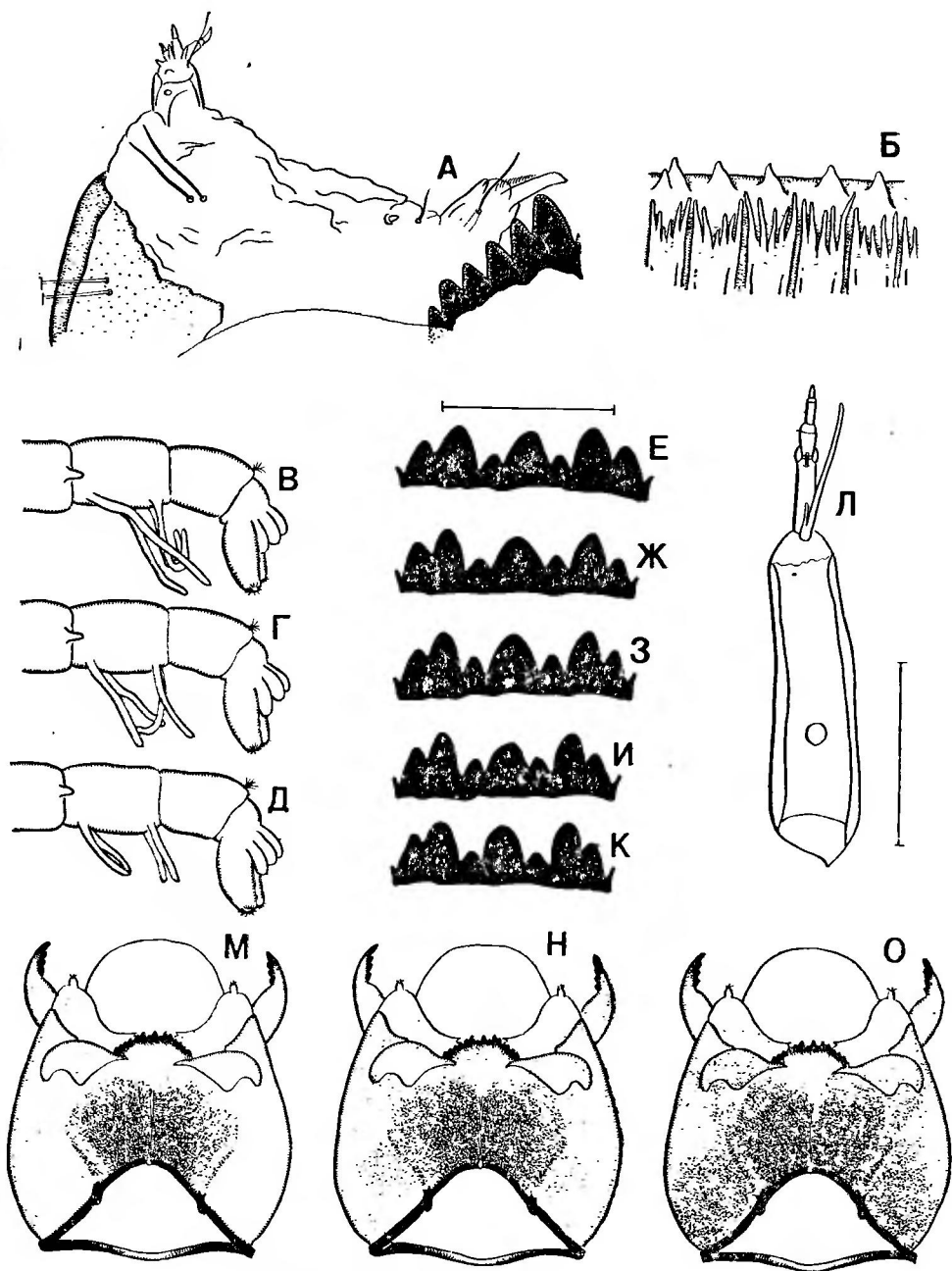


Рис. 8. *Chironomus borokensis* Kerkis et al.

А — максилла; Б — передний край вентроментальной пластинки ($\times 7000$); В — Д — изменчивость вентральных отростков и Е — К — срединной части ментума; Л — антенна; М — О — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

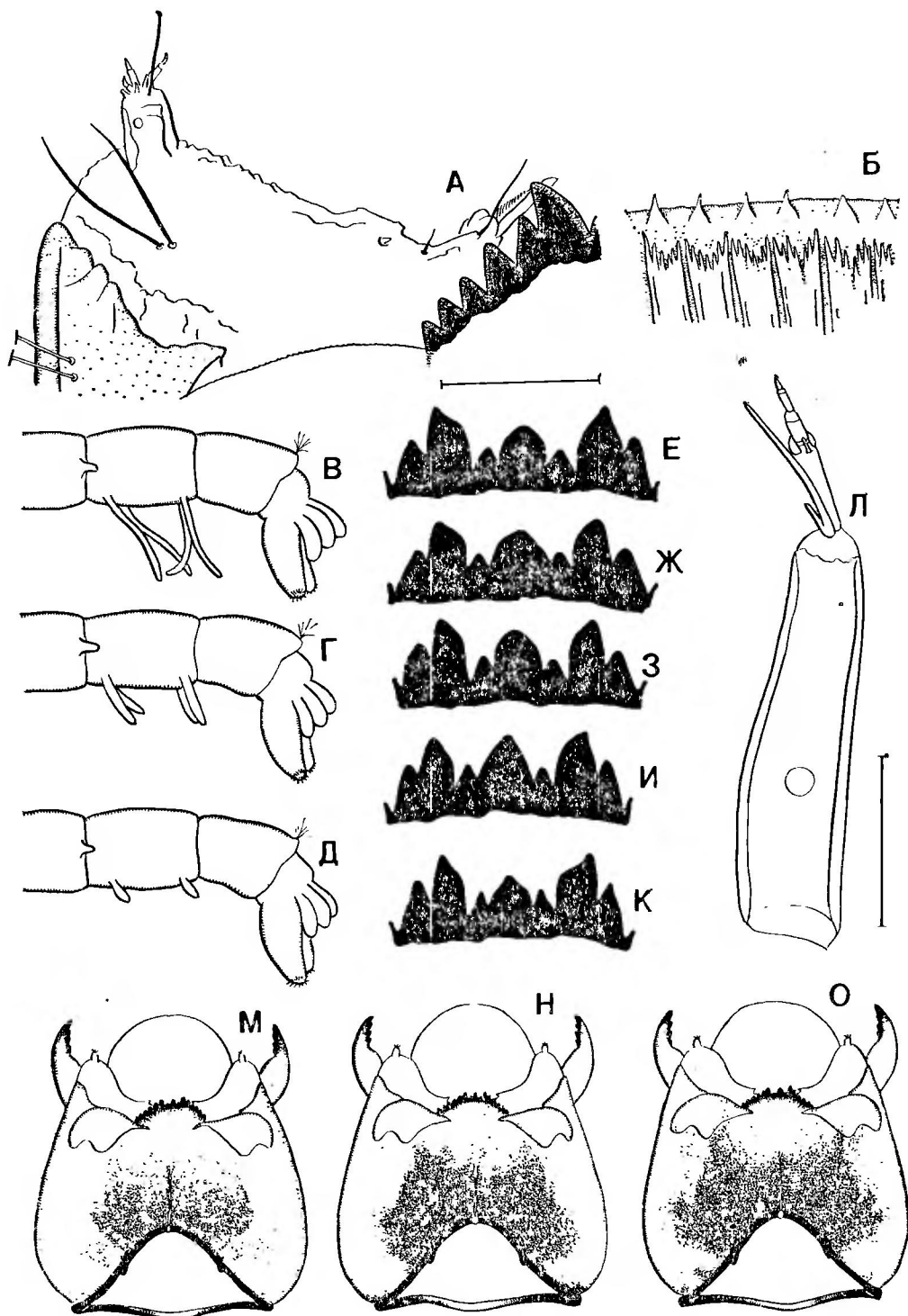


Рис. 9. *Chironomus entis* Schobanov.

А — максилла; Б — передний край вентроментальной пластинки ($\times 4500$); В — Д — изменчивость вентральных отростков и Е — К — срединной части ментума; Л — антенна; М — О — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

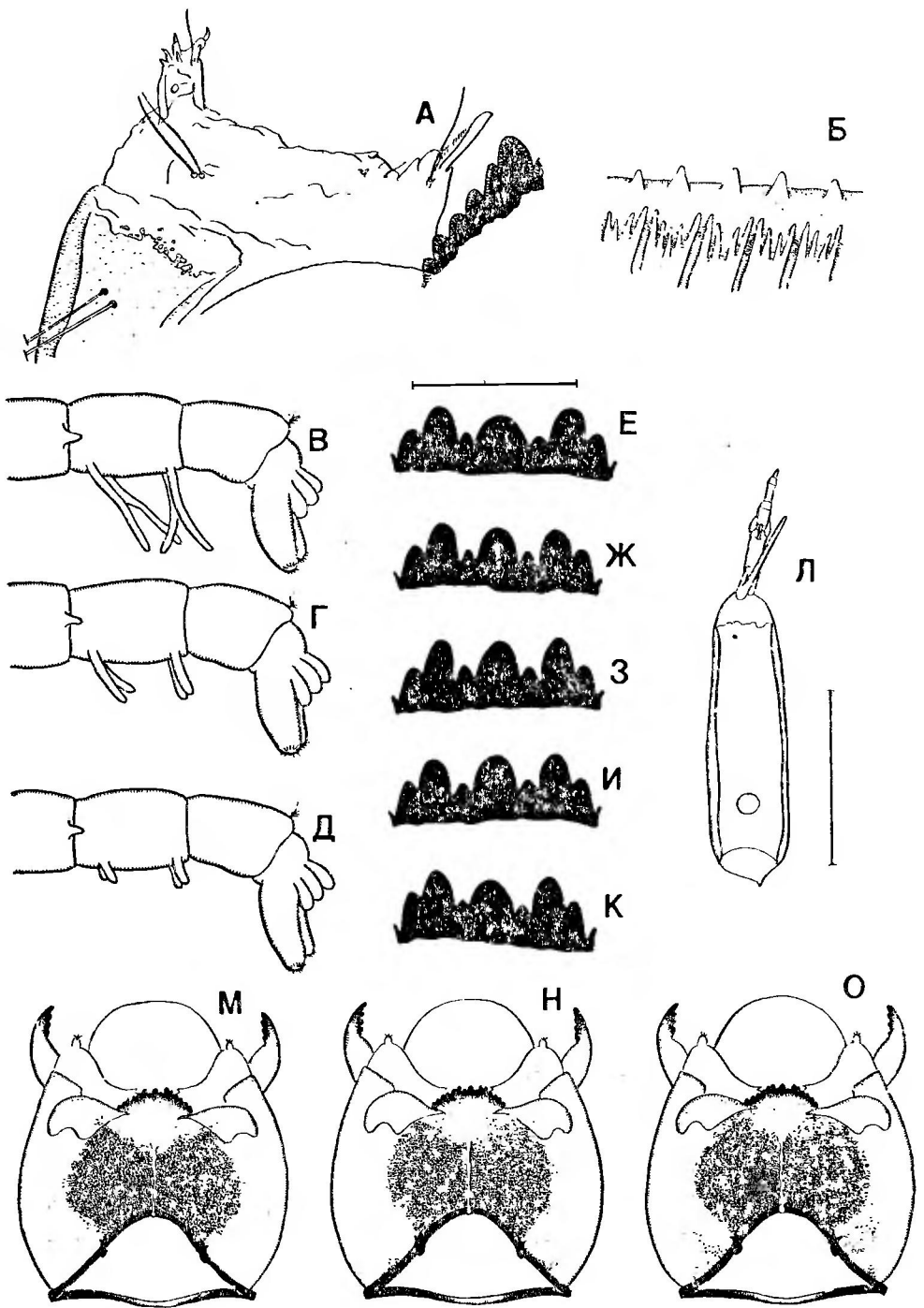


Рис. 10. *Chironomus muratensis* Ryser et al.

А — максилла; Б — передний край вентроментальной пластинки ($\times 7000$); В — Д — изменчивость вентральных отростков и Е — К — срединной части ментума; Л — антенна; М — О — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

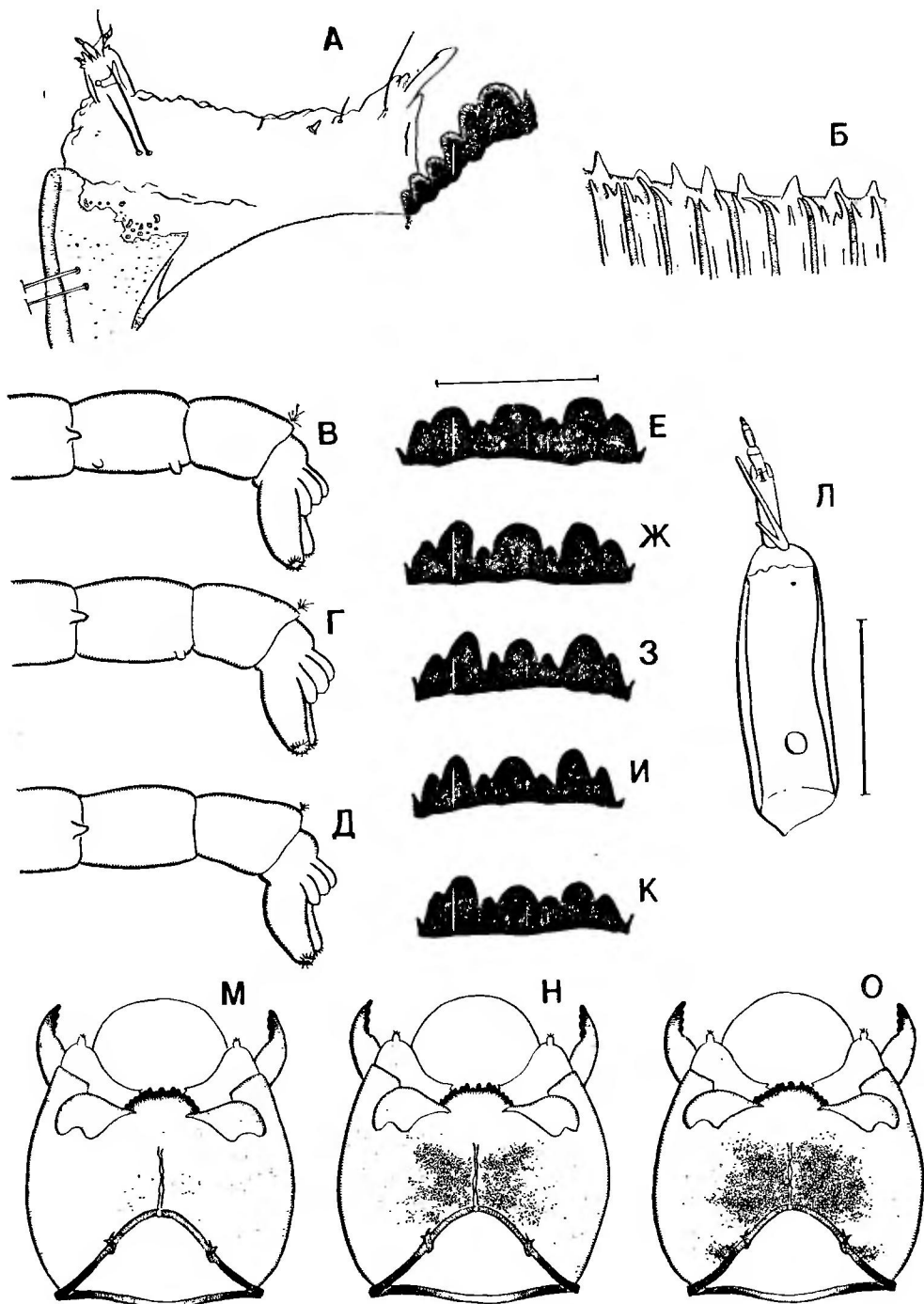


Рис. 11. *Chironomus nudiventris* Ryser et al.

А — максилла; Б — передний край вентроментальной пластинки ($\times 7000$); В — Д — изменчивость вентральных отростков и Е — К — срединной части ментума; Л — антенна; М — О — изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

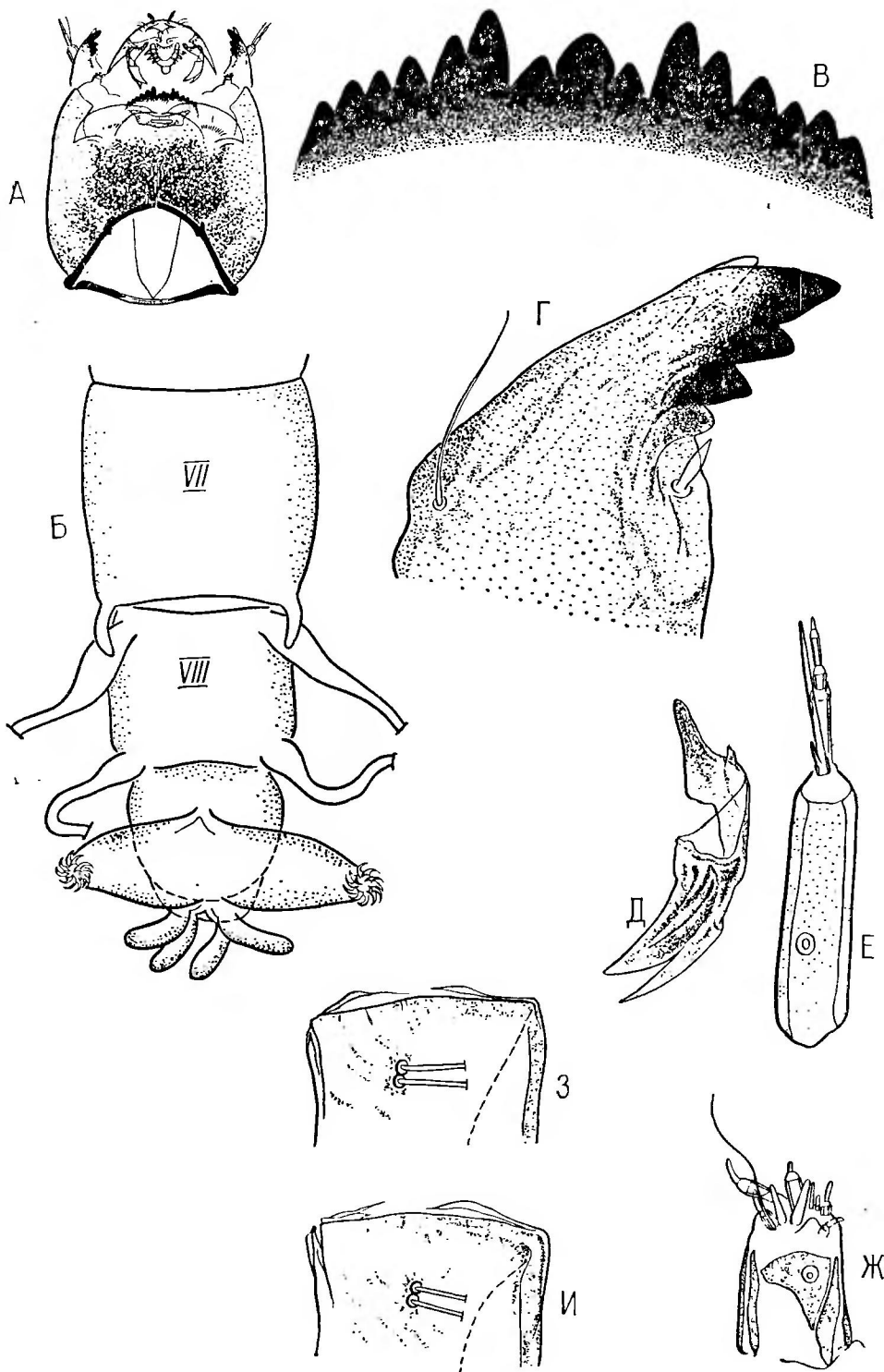


Рис. 12. *Chironomus annularius* Meigen.

А — голова снизу; Б — задний конец тела личинки; В — ментум; Г — мандибула; Д — премандибула; Е — антенна; Ж — щупик максиллы; З, И — вариации переднего края основания максиллы.

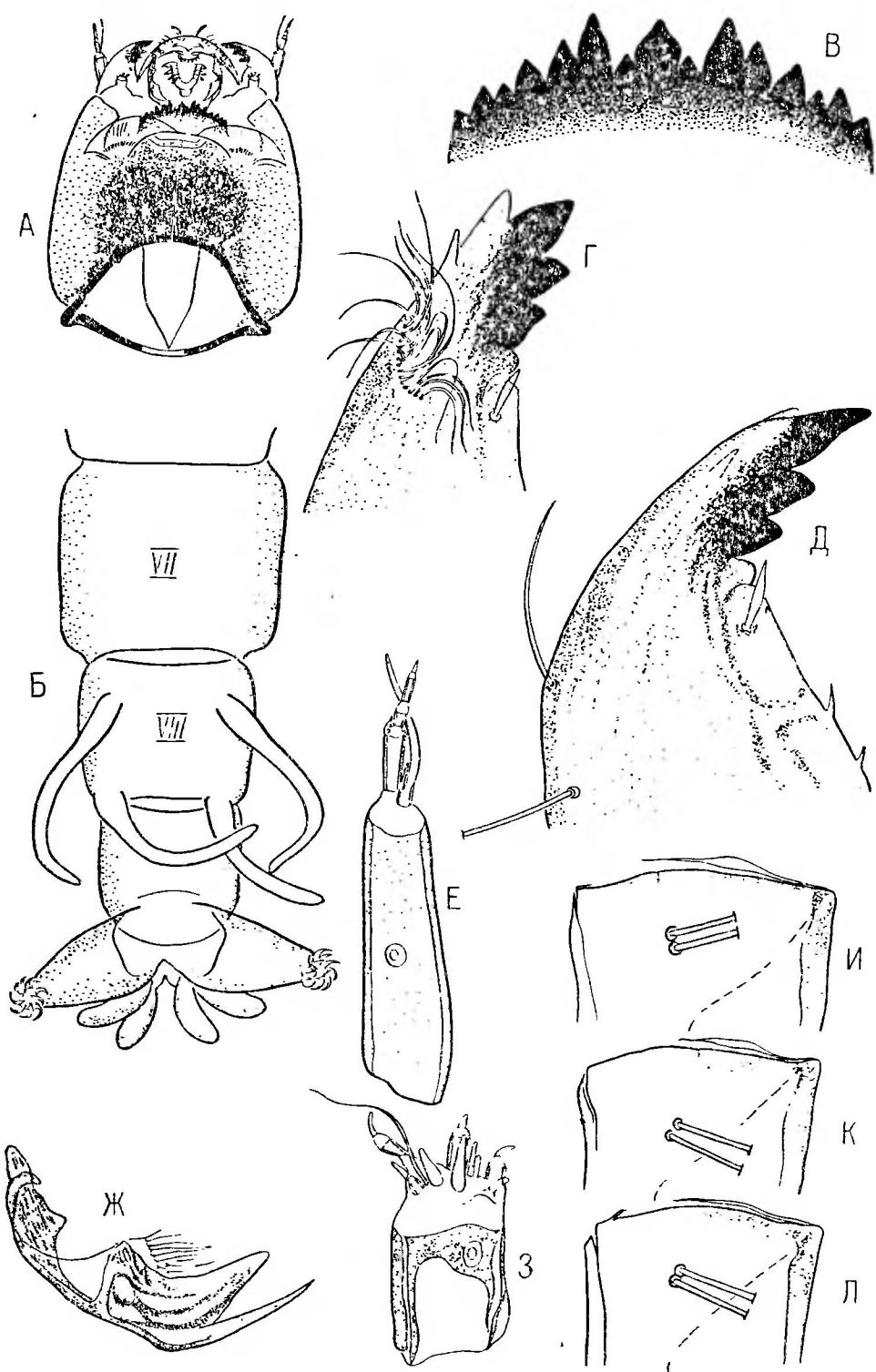


Рис. 13. *Chironomus anthracinus* Zetterstedt.

А — голова снизу; Б — задний конец тела личинки; В — ментум; Г, Д — мандибула; Е — антенна
 Ж — премандибула; З — щупик максиллы; И — Л — вариации переднего края основания максиллы.

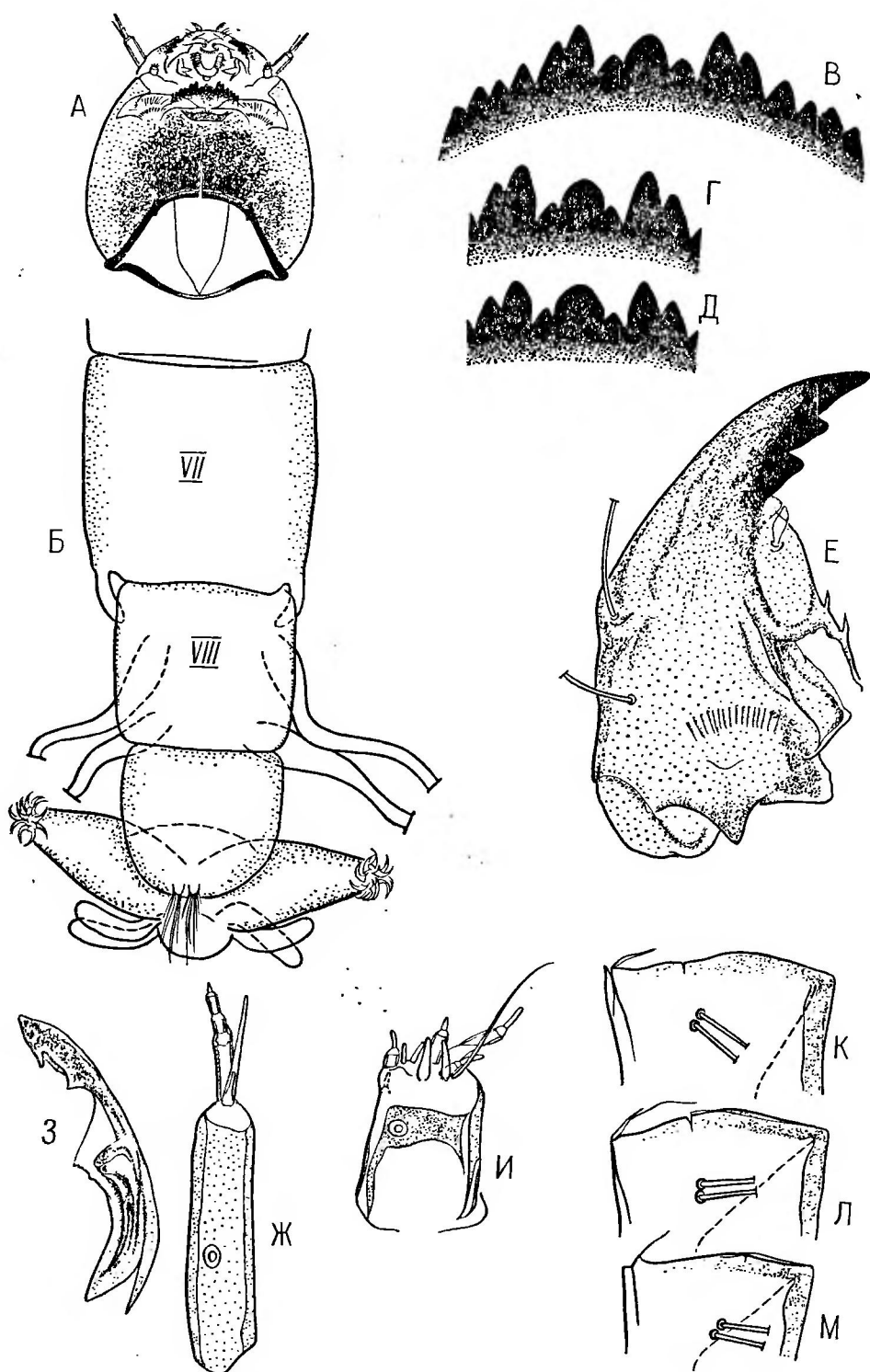


Рис. 14. *Chironomus cingulatus* Meigen.

А — голова снизу; Б — задний конец тела личинки; В — ментум; Г, Д — вариации срединного и двух боковых зубцов ментума; Е — мандибула; Ж — антенна; З — премандибула; И — щупик максиллы; К — М — вариации переднего края основания максиллы.

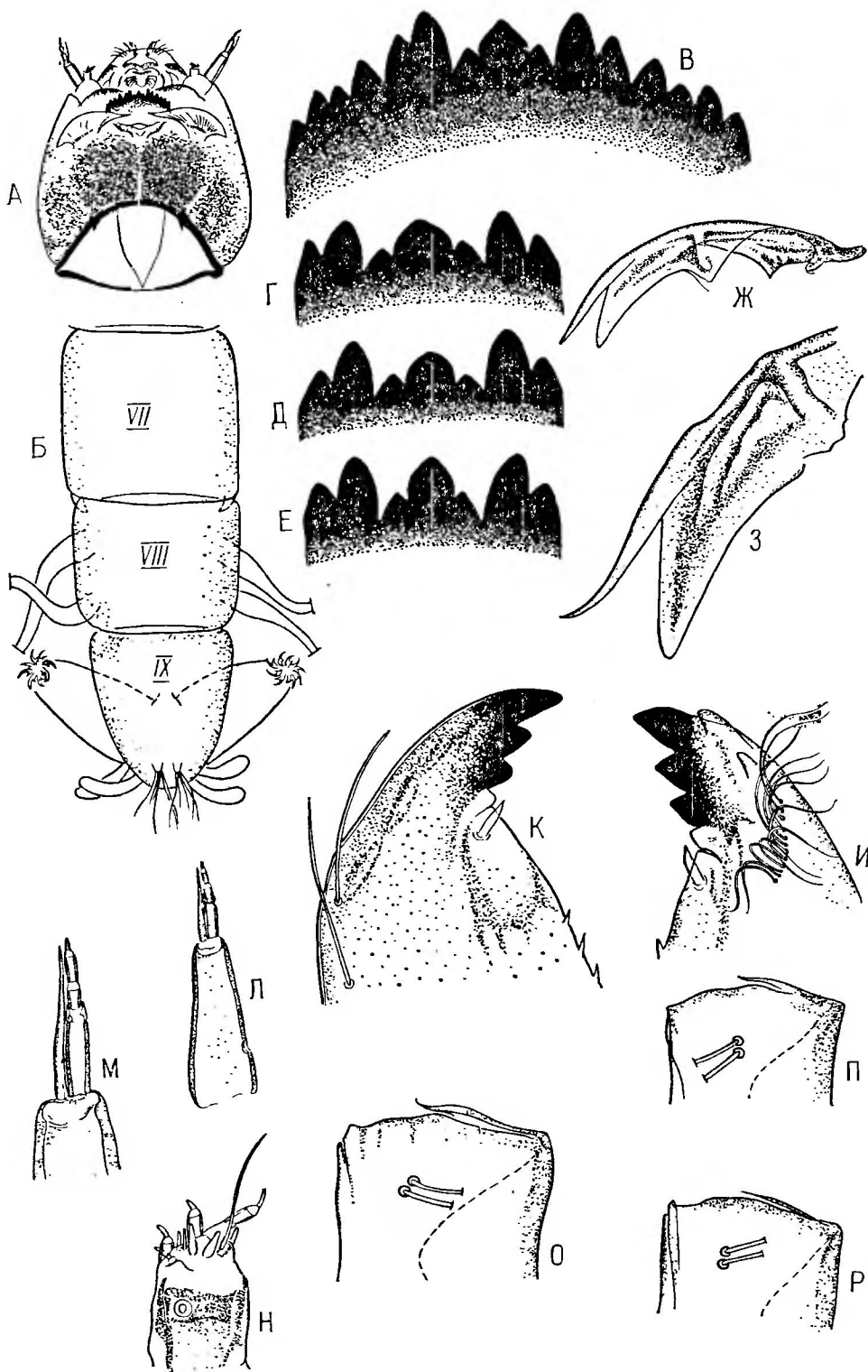


Рис. 15. *Chironomus melanotus* Keyl.

А — голова снизу; В — задний конец тела; В — ментум; Г — Е — вариации срединного и двух боковых зубцов ментума; Ж — премандибула, общий вид; З — то же, дистальная часть при большем увеличении; И — мандибула сверху; К — то же, снизу; Л — антенна; М — вершина базального и 2—5-й членики антенны; Н — щупик максиллы; О — Р — вариации формы основания максиллы.

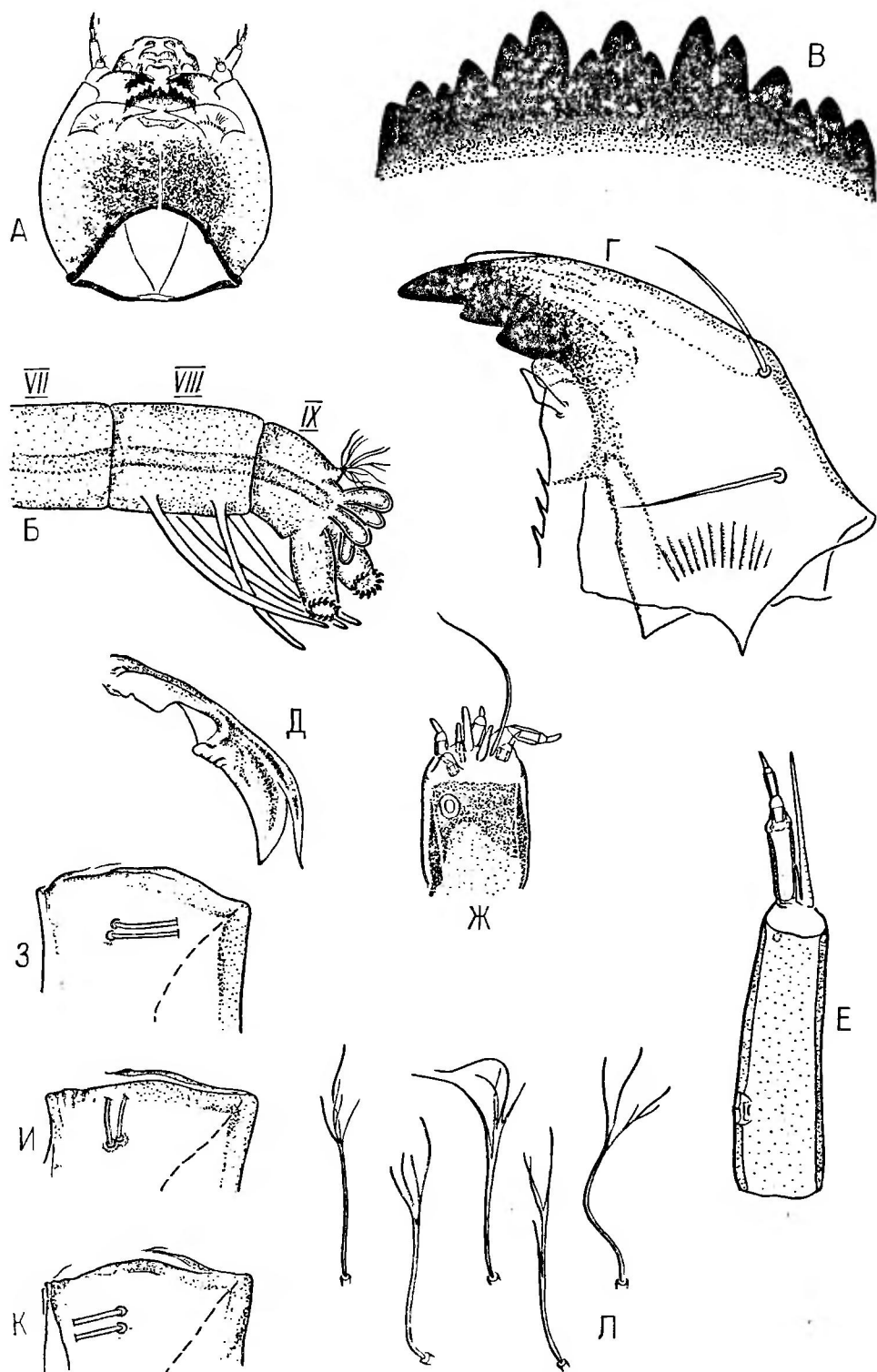


Рис. 16. *Chironomus obtusidens* Goetghebuer.

А — голова снизу; Б — задний конец тела; В — ментум; Г — мандибула; Д — премандибула; Е — антенна; Ж — щупик максиллы; З — И — вариации формы основания максиллы; Л — субментальные щетинки.

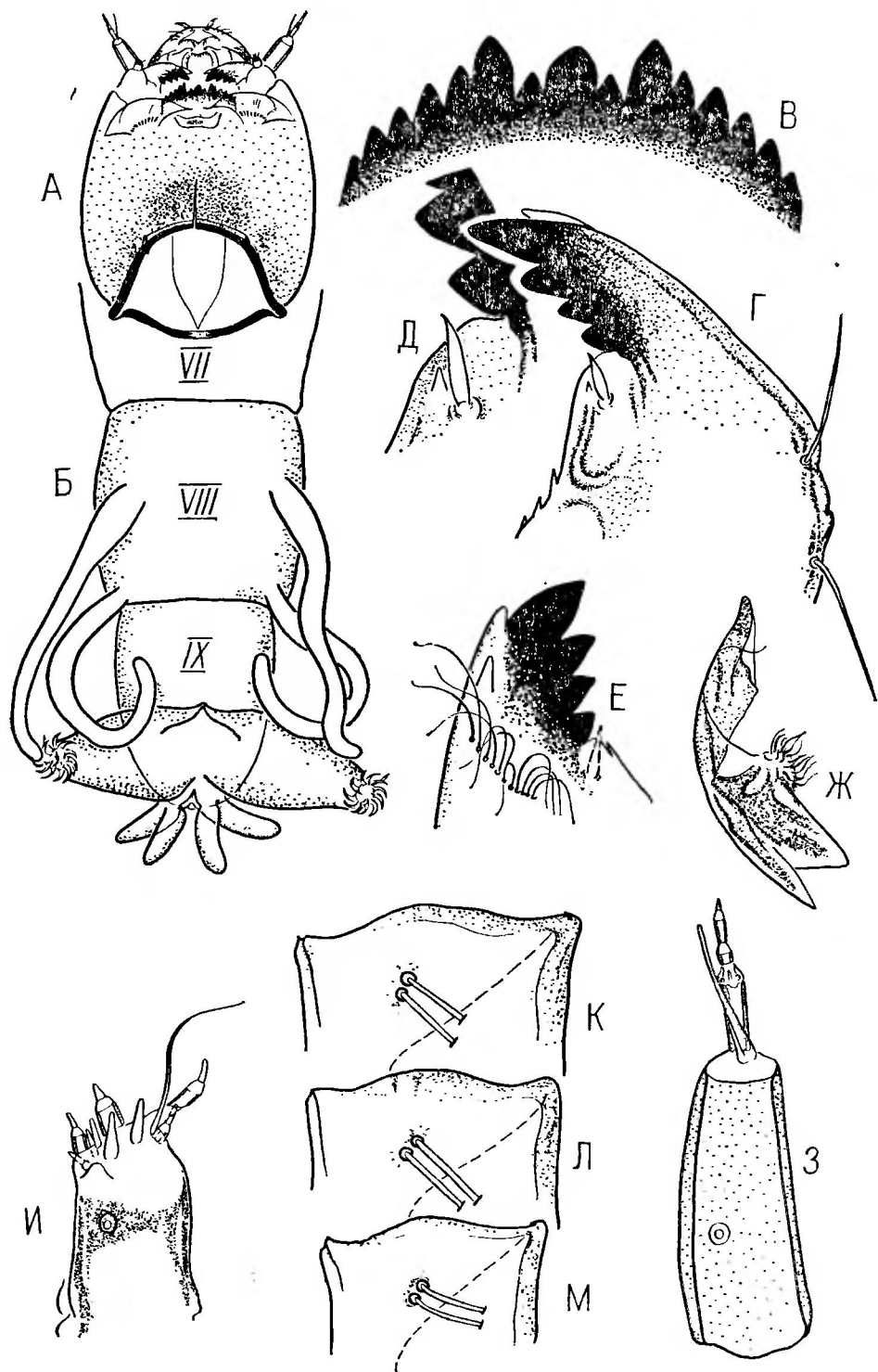


Рис. 17. *Chironomus piger* Strenzke.

А — голова снизу; Б — задний конец тела; В — ментум; Г — мандибула снизу; Д — часть мандибулы у основания нижних зубов; Е — вершина мандибулы сверху; Ж — премандибула; З — антенна; К — М — вариации формы основания максиллы; И — щупик максиллы.

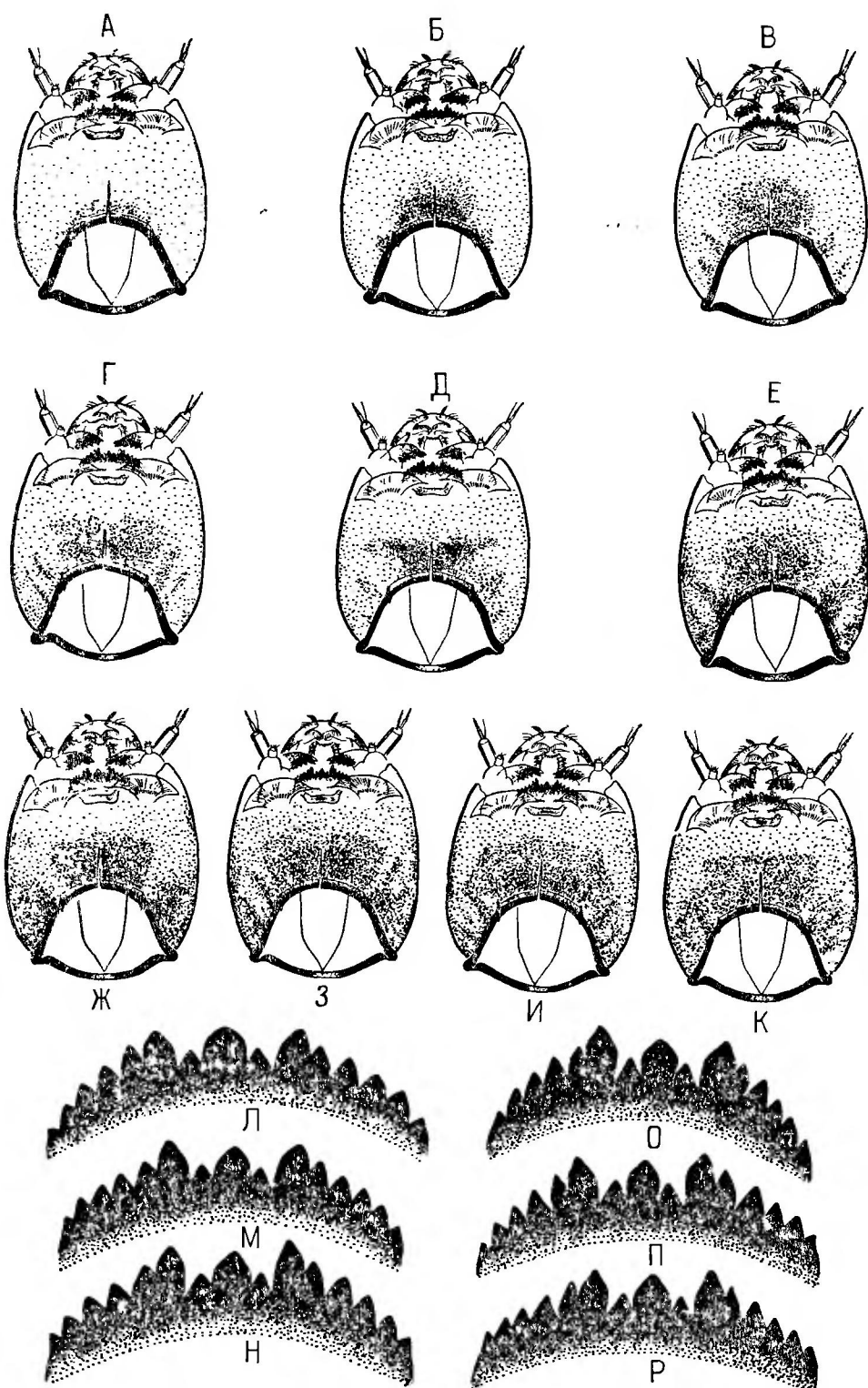


Рис. 18. Изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы (формы гуглярного пятна) и ментума (А — Д, Л — Н) — *Chironomus piger* Strenzke и (Е — К, О — Р) — *C. riparius* Mg.

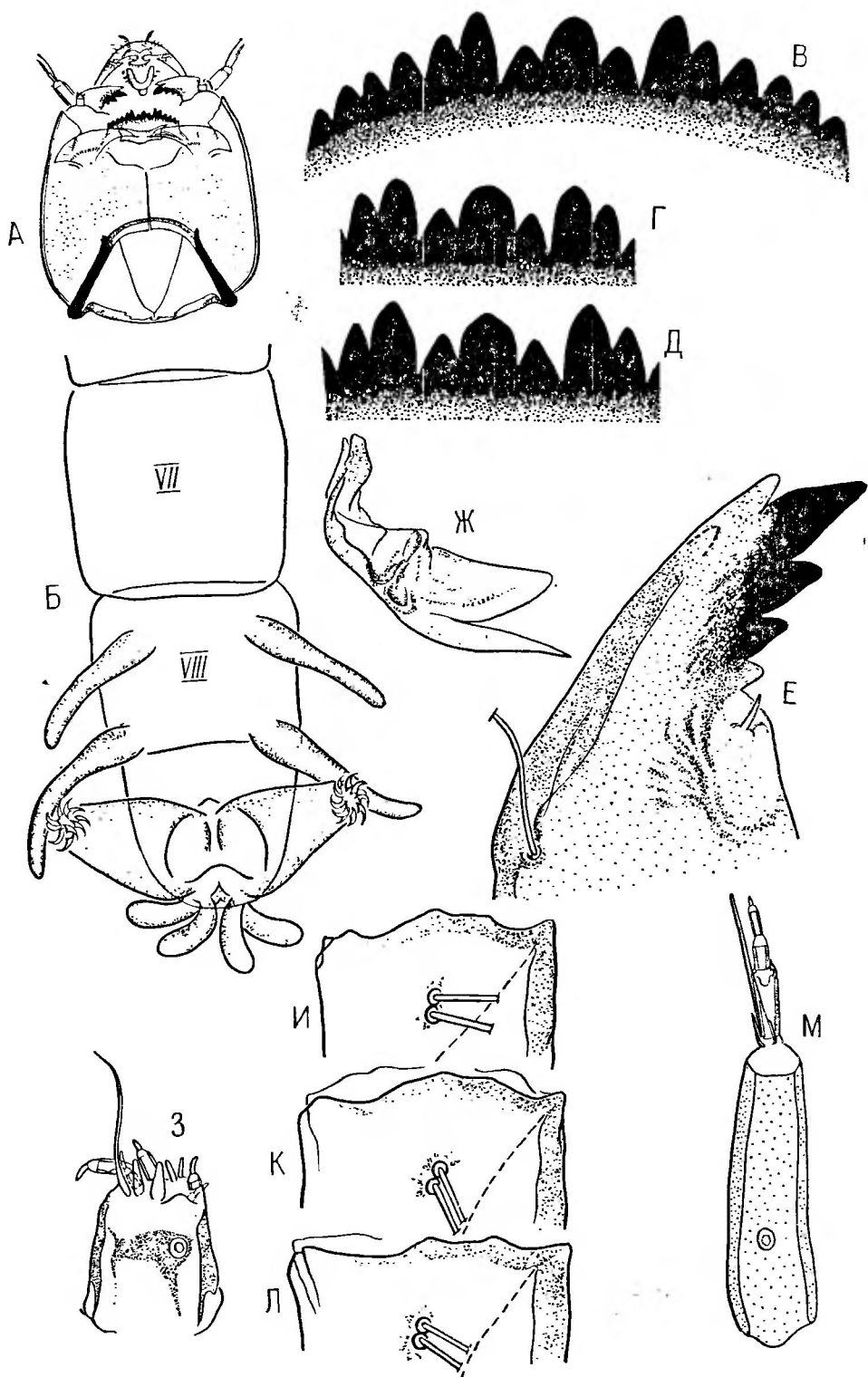


Рис. 19. *Chironomus aprilius* Meigen.

А — голова снизу; Б — задний конец тела личинки; В — ментум; Г, Д — срединный и два боковых зубца ментума; Е — мандибула; Ж — премандибула; З — щупик максиллы; И — Л — вариации переднего края основания максиллы; М — антенна.

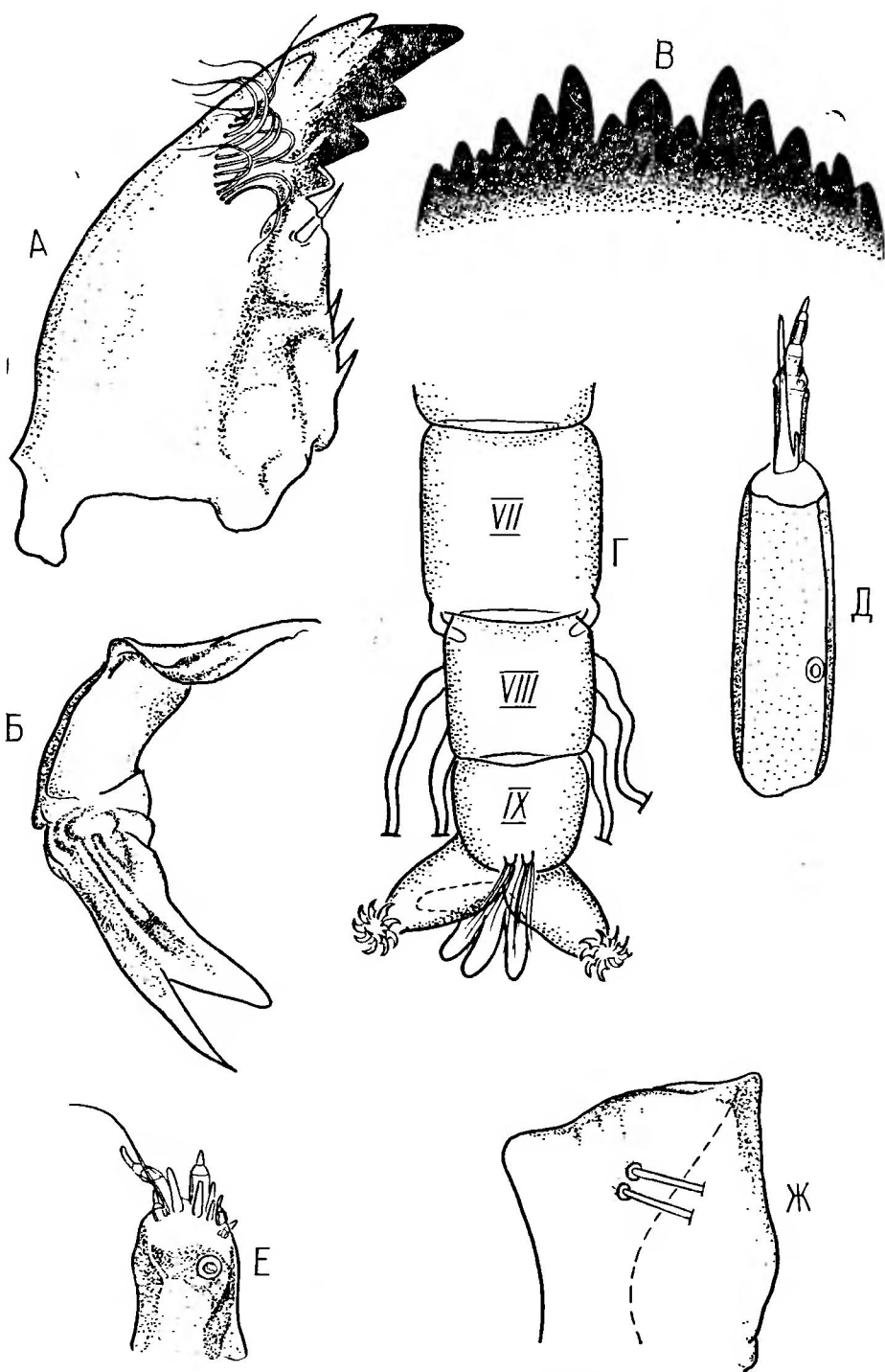


Рис. 20. *Chironomus dorsalis* Meigen.

А — мандибула сверху; Б — премандибула; В — ментум; Г — задний конец тела; Д — антенна; Е — щупик максиллы; Ж — основание максиллы.

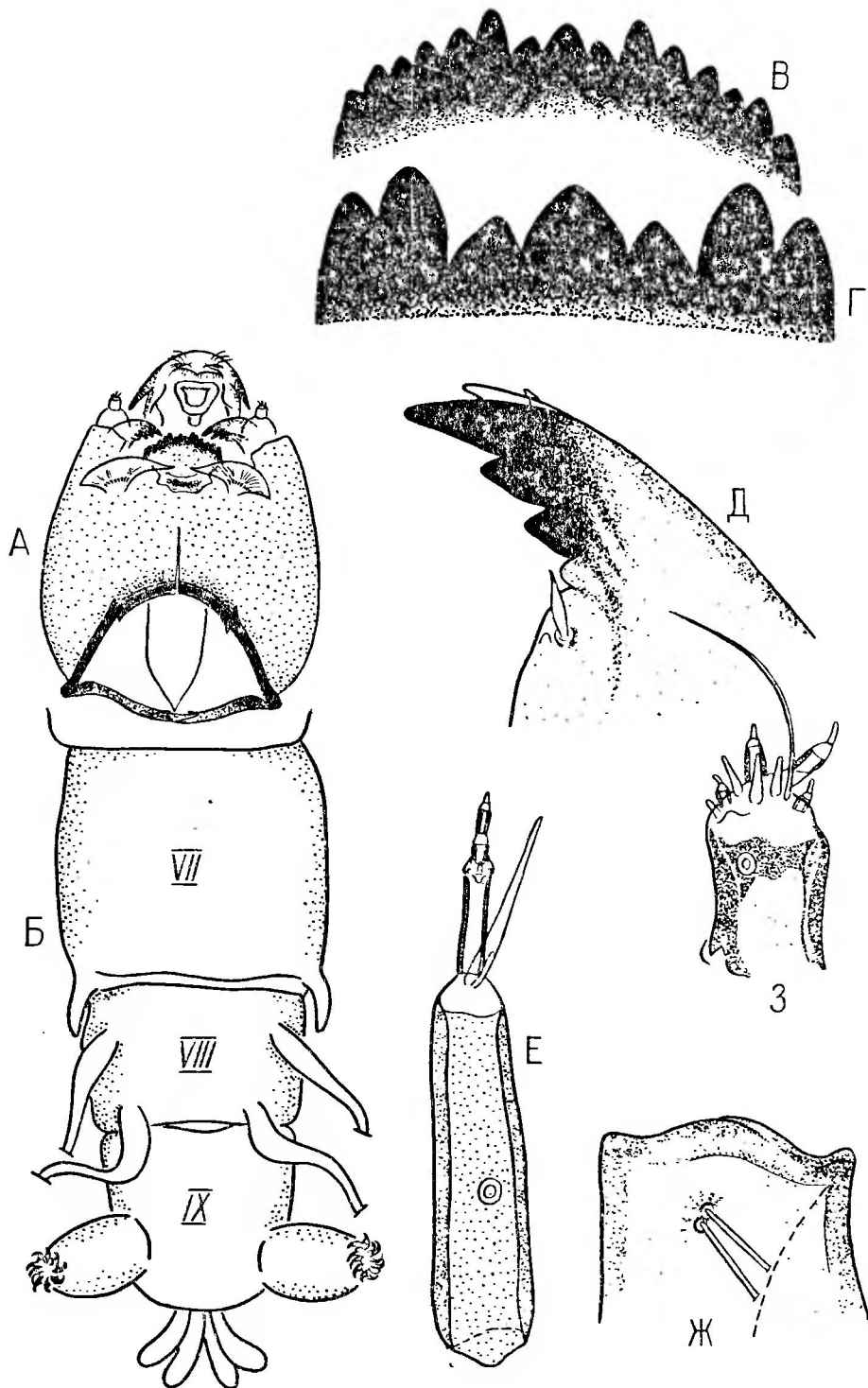


Рис. 21. *Chironomus luridus* Strenzke

А — голова снизу; Б — задний конец тела; В — ментум; Г — срединный и два боковых зуба ментума; Д — мандибула; Е — антенна; Ж — основание максиллы; З — щупик максиллы.

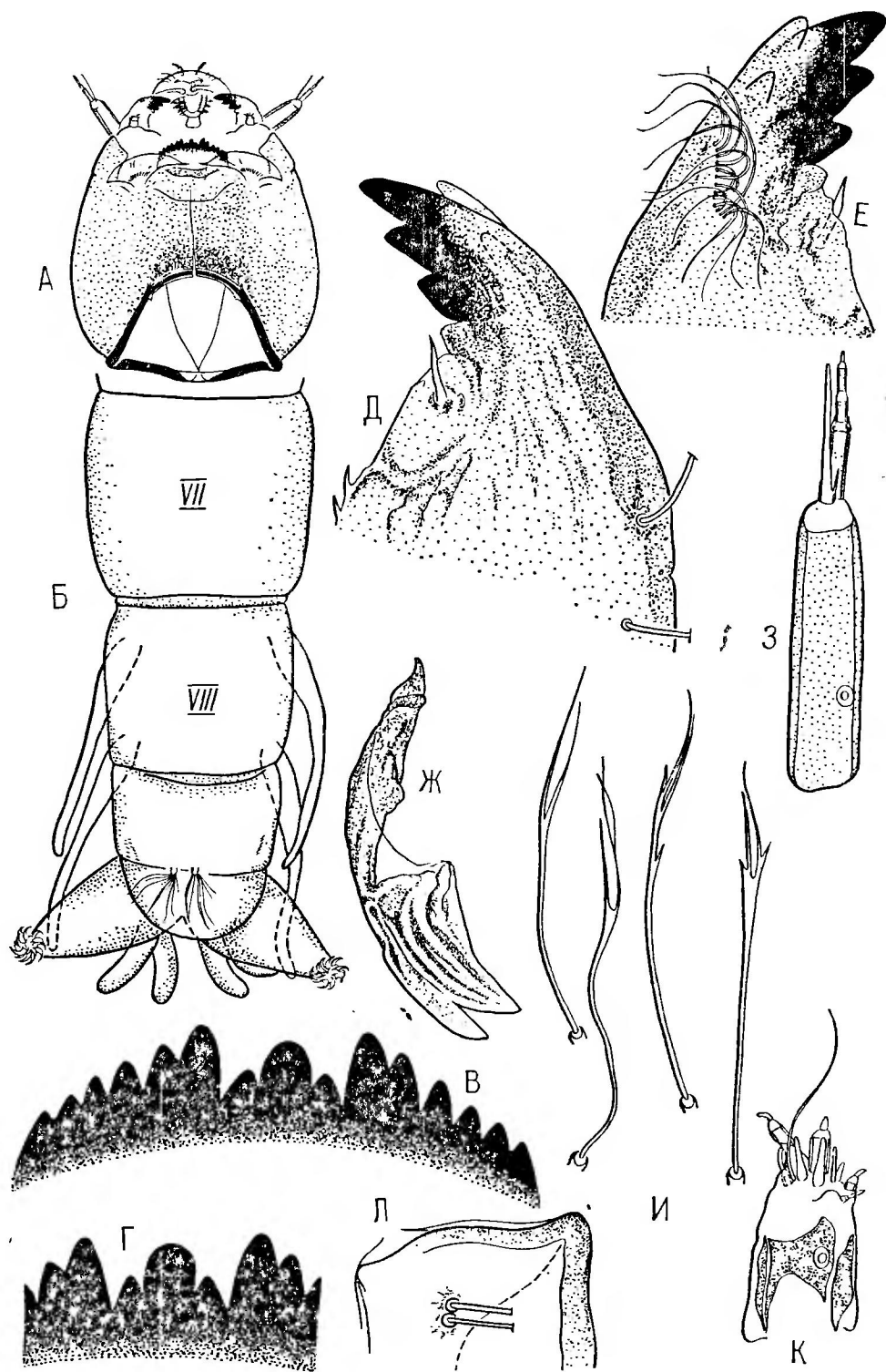


Рис. 22. *Chironomus melanescens* Keyl.

А — голова снизу; Б — задний конец тела личинки; В — ментум; Г — срединный и два боковых зубца ментума; Д, Е — мандибула; Ж — премандибула; З — антенна; И — субментальные щетинки; К — щупик максиллы; Л — передний край основания максиллы.

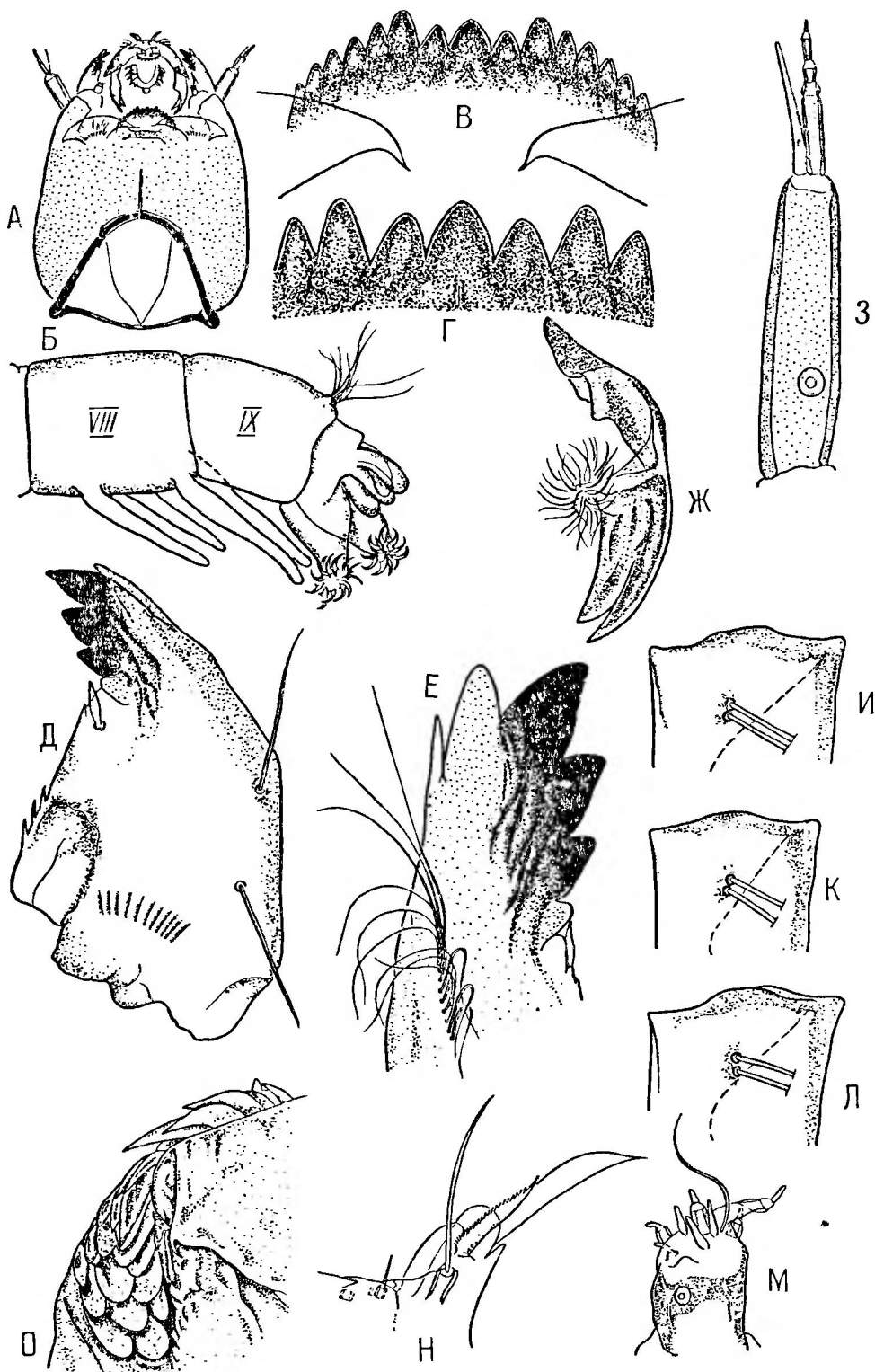


Рис. 23. *Chironomus pankratovae* Grebenjuk, Kiknadze et Belyanina.

А — голова снизу; Б — задний конец тела; В — ментум; Г — срединный и два боковых зубца ментума; Д — мандибула снизу; Е — то же, сверху; Ж — премандибула; З — антенна; И — Л — вариации формы основания максиллы; М — щупик максиллы; Н — лациния; О — хетулы у основания щупика максиллы.

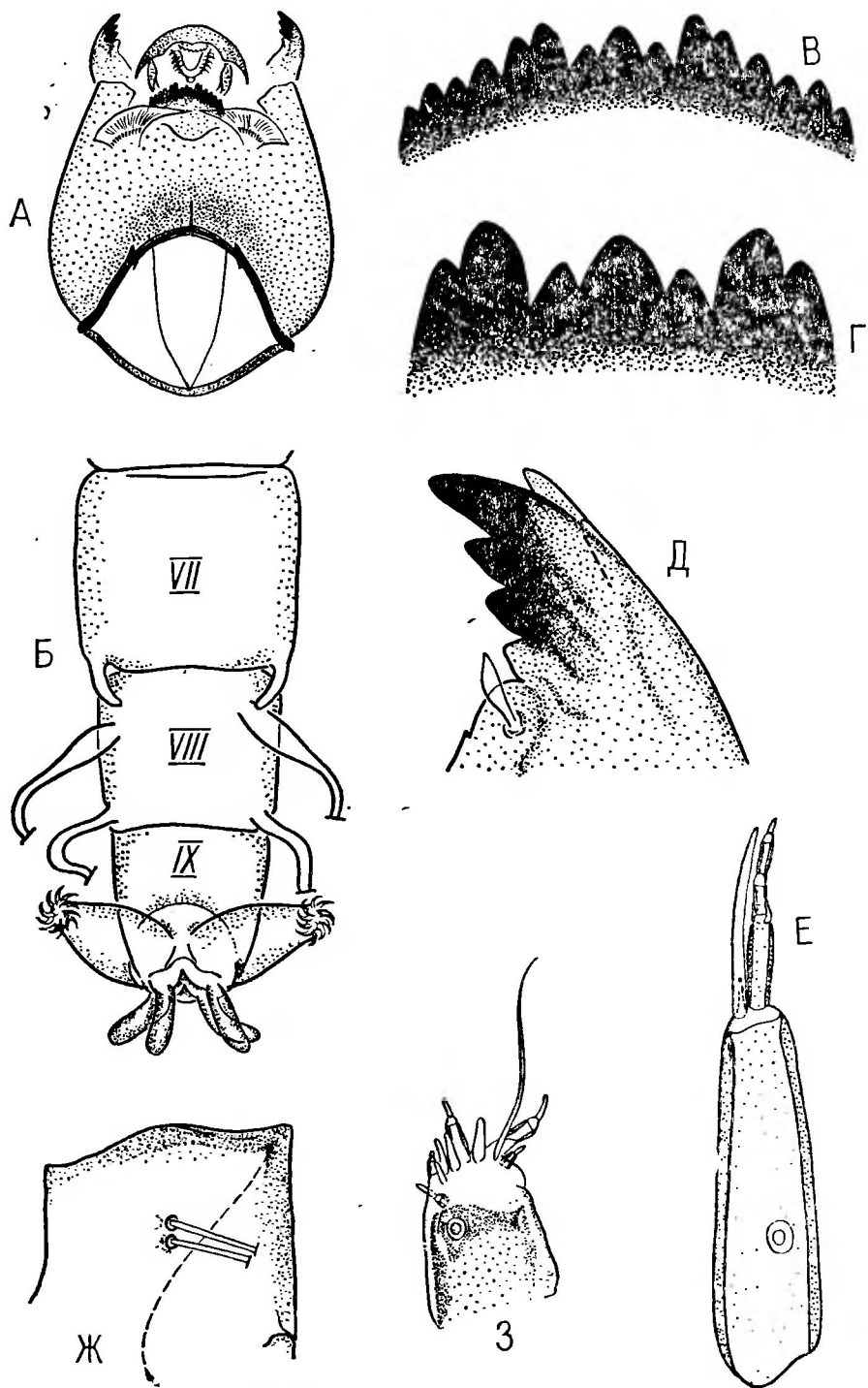


Рис. 24. *Chironomus pseudothummi* Strenzke.

А — голова снизу; Б — задний конец тела; В — ментум; Г — срединный и два боковых зубца ментума; Д — мандибула; Е — антенна; Ж — основание максиллы; З — щупик максиллы.

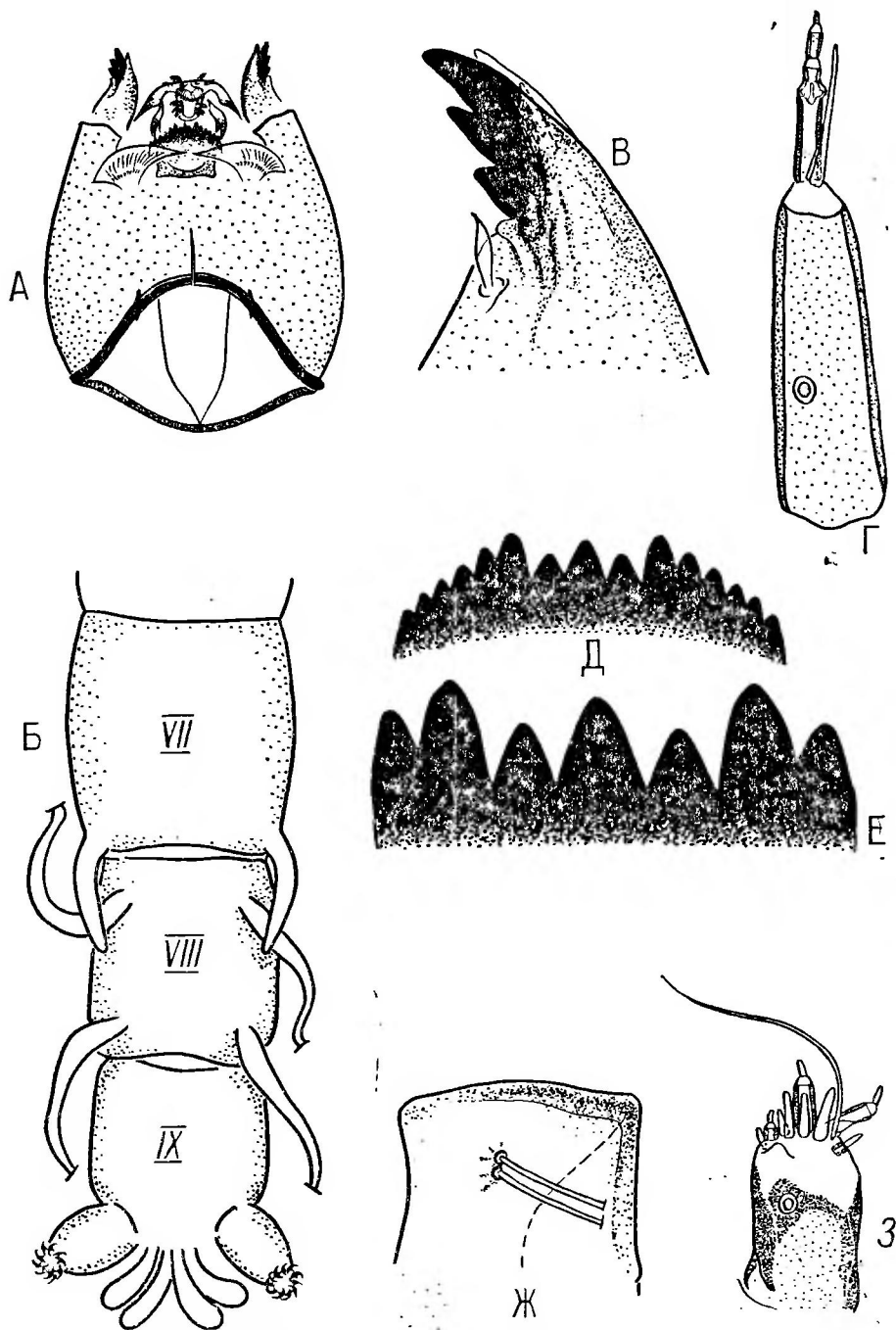


Рис. 25. *Chironomus parathummi* Keyl.

А — голова снизу; Б — задний конец тела; В — вершина мандибулы снизу; Г — антенна;
 Д — ментум; Е — срединный и два боковых зубца ментума; Ж — основание максиллы;
 З — щупик максиллы.

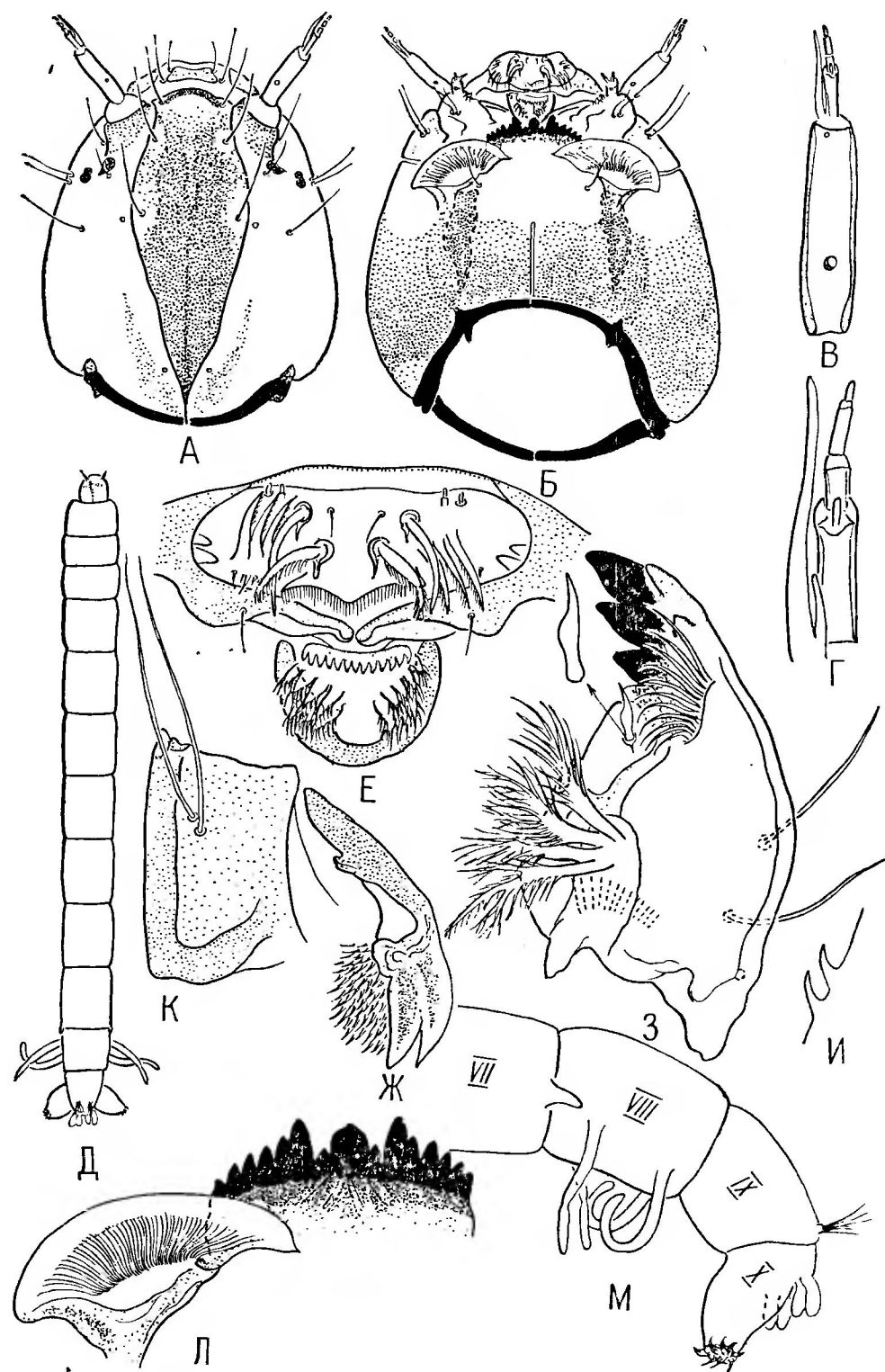


Рис. 26. *Camptochironomus tentans* (Fabricius).

А — голова сверху; Б — то же, снизу; В — антенна; Г — 2—5-й членики и сенсиллы антенны; Д — общий вид личинки сверху; Е — лабрум и эпифаринкс; Ж — премандибула; З — мандибула сверху; И — зубы внутреннего края близ основания мандибулы; К — основание максиллы; Л — ментум и вентроментальная пластинка; М — задний конец тела.

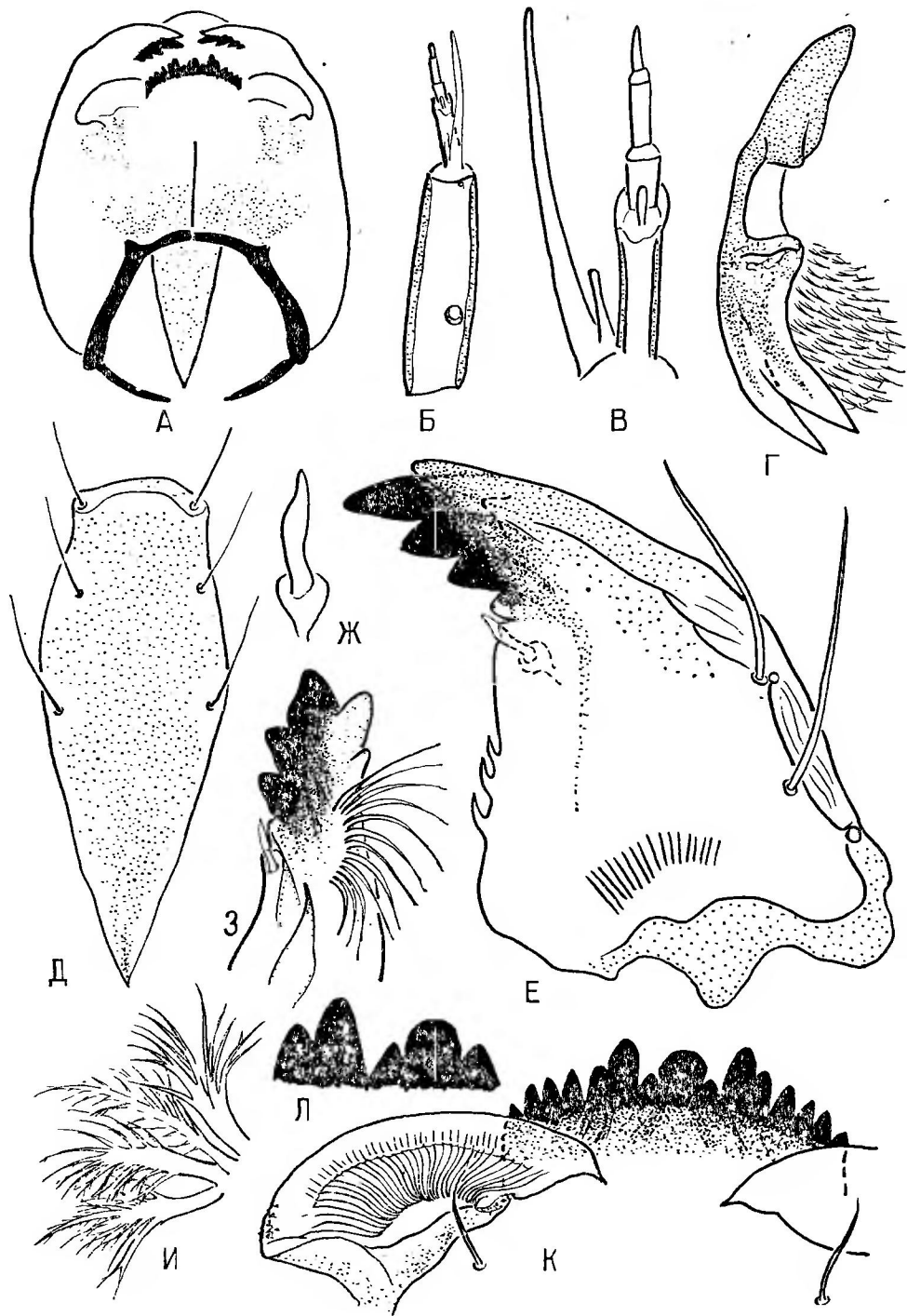


Рис. 27. *Camptochironomus pallidivittatus* (Malloch).

А — голова снизу (по: Калугина [1963]); Б — антенна; В — 2—5-й членики и сенсиллы антенны; Г — премандибула; Д — фронтальный склерит; Е — мандибула снизу; Ж — щетинки под зубцами мандибулы; З — вершина мандибулы; И — внутренние щетинки мандибулы; К — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки; Л — срединный и два боковых зубца ментума.

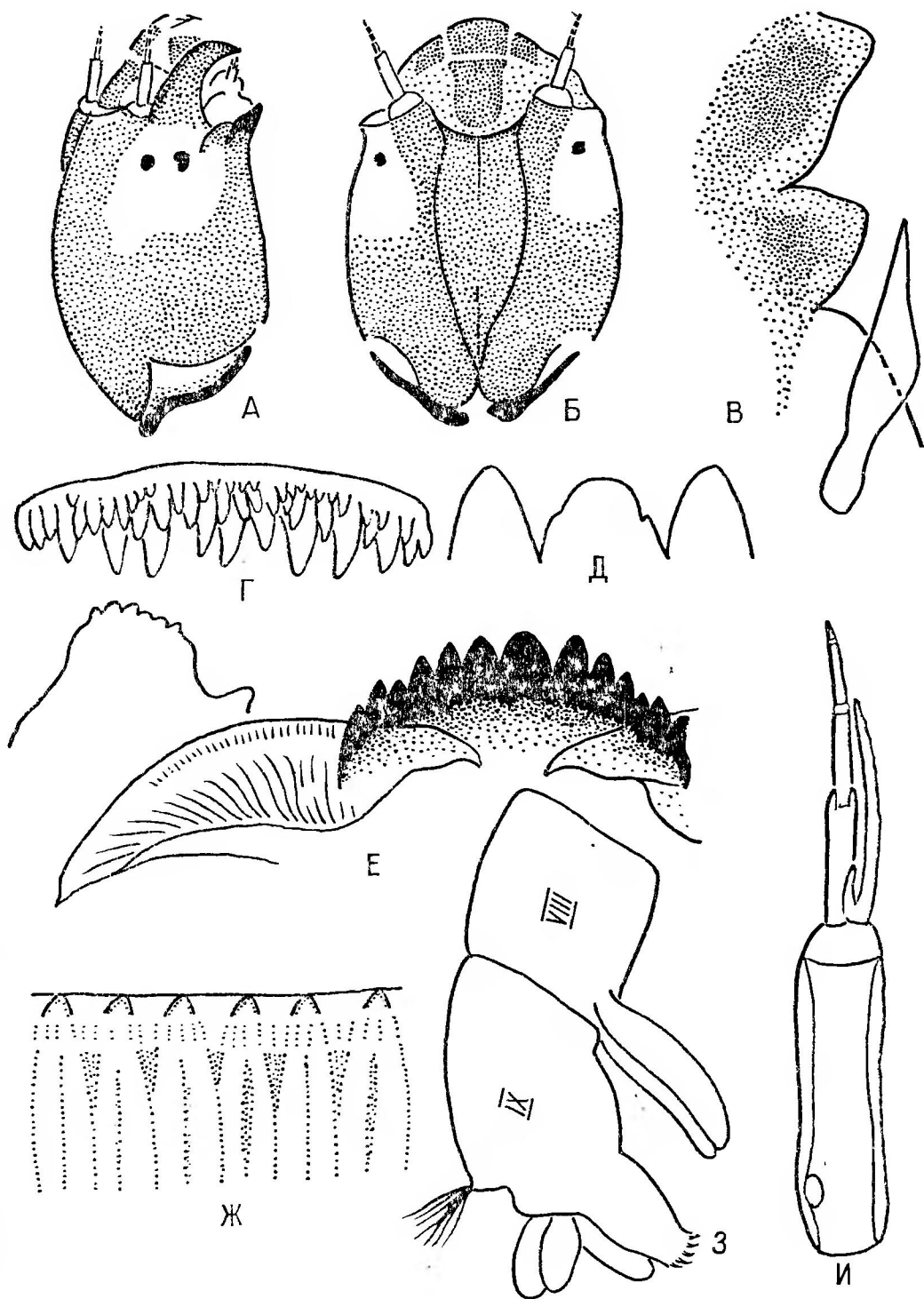


Рис. 28. *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) (A — B, E — И — по: Калугина [1975], Г, Д — по: Sublette, Sublette [1973]).

A — голова сбоку; B — то же, сверху; B — щетинка под зубцами мандибулы; Г — эпифарингеальный гребень; Д — срединный и 1-е боковые зубцы ментума; E — вентроментальная пластинка, ментум и основание максиллы; Ж — передний край вентроментальной пластинки; З — задний конец тела; И — антенна.

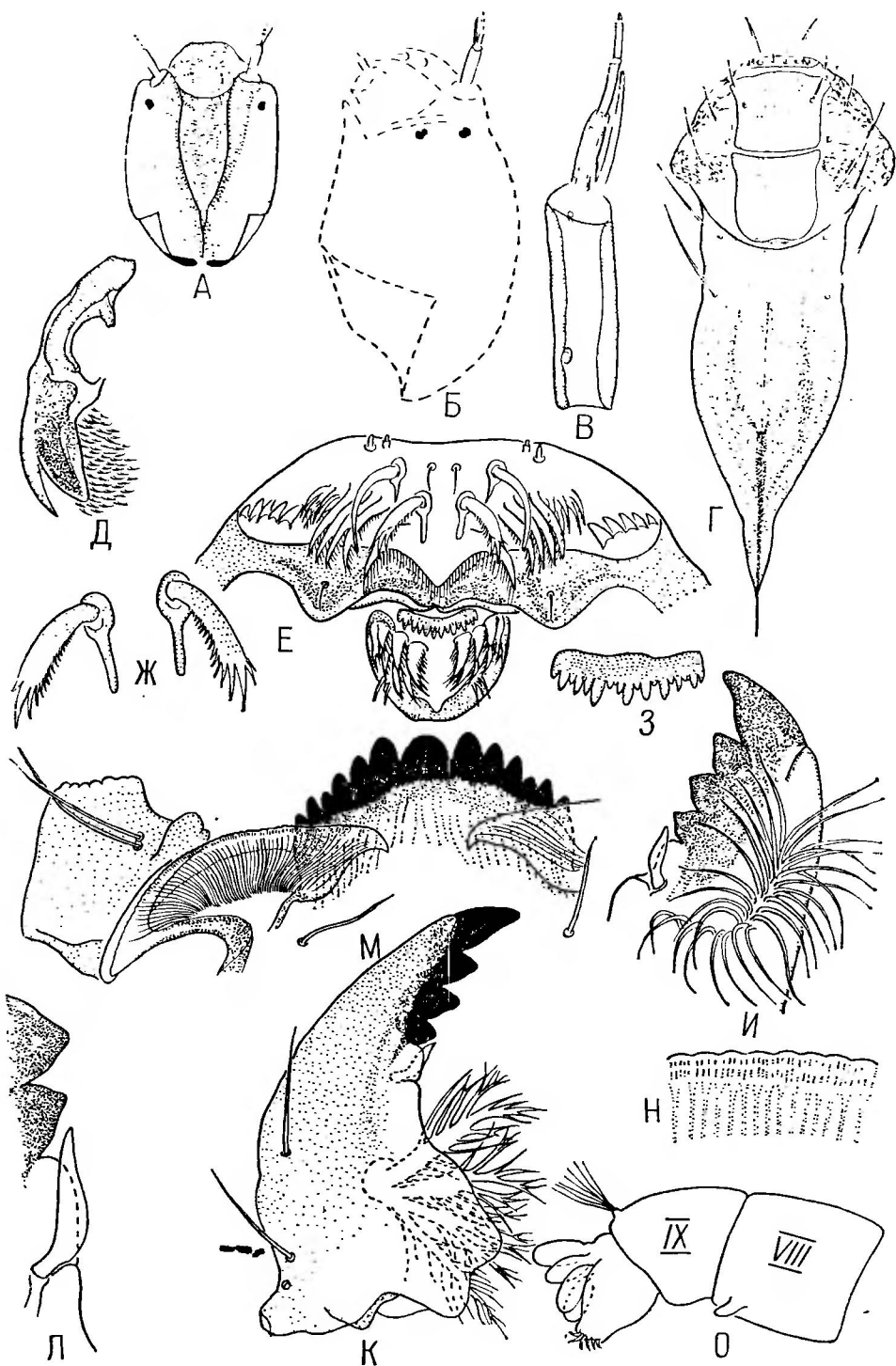


Рис. 29. *Glyptotendipes glaucus* (Meigen).

А — голова сверху и Б — то же, сбоку (по: Калугина [1963]); В — антенна; Г — дорзальные склериты головы; Д — премандибула; Е — лабрум и эпифаринкс; Ж — передние щетинки (SI) лабрума; З — эпифарингеальный гребень; И — вершина мандибулы сверху; К — мандибула снизу; Л — щетинка под зубцами мандибулы; М — ментум, вентроментальная пластинка, субментальные щетинки и основание максиллы; Н — передний край вентроментальной пластинки; О — задний конец тела.

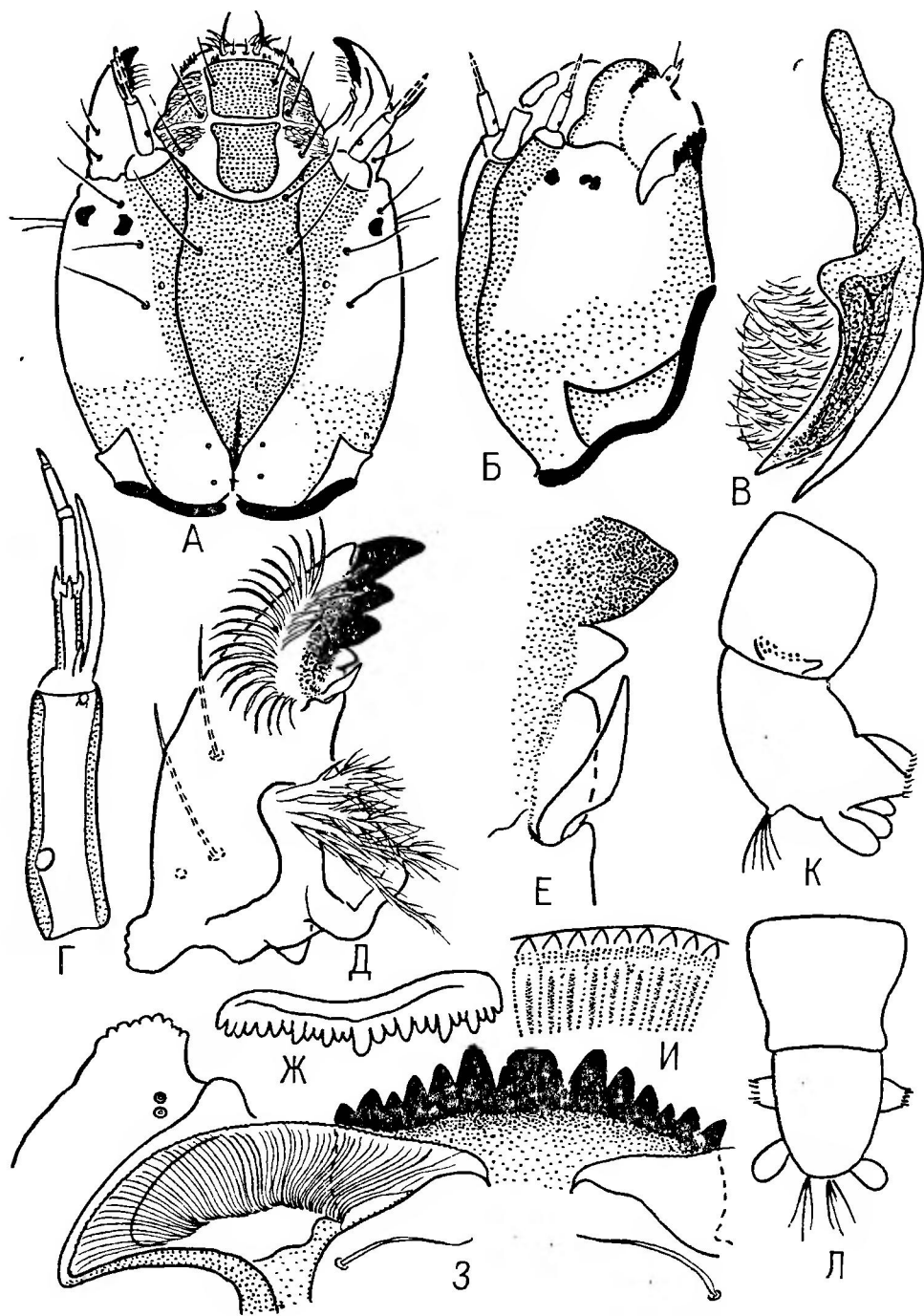


Рис. 30. *Glyptotendipes paripes* Edwards (Б, Е, И — Л — по: Калугина [1975]).
 А — голова сверху, Б — то же, сбоку; В — премандибула; Г — антенна; Д — мандибула сверху;
 Е — щетинка под зубцами мандибулы; Ж — эпифарингеальный гребень; З — ментум, вентромен-
 тальная пластинка, субментальные щетинки и основание максиллы; И — передний край вентро-
 ментальной пластинки; К — задний конец тела сбоку; Л — то же, сверху.

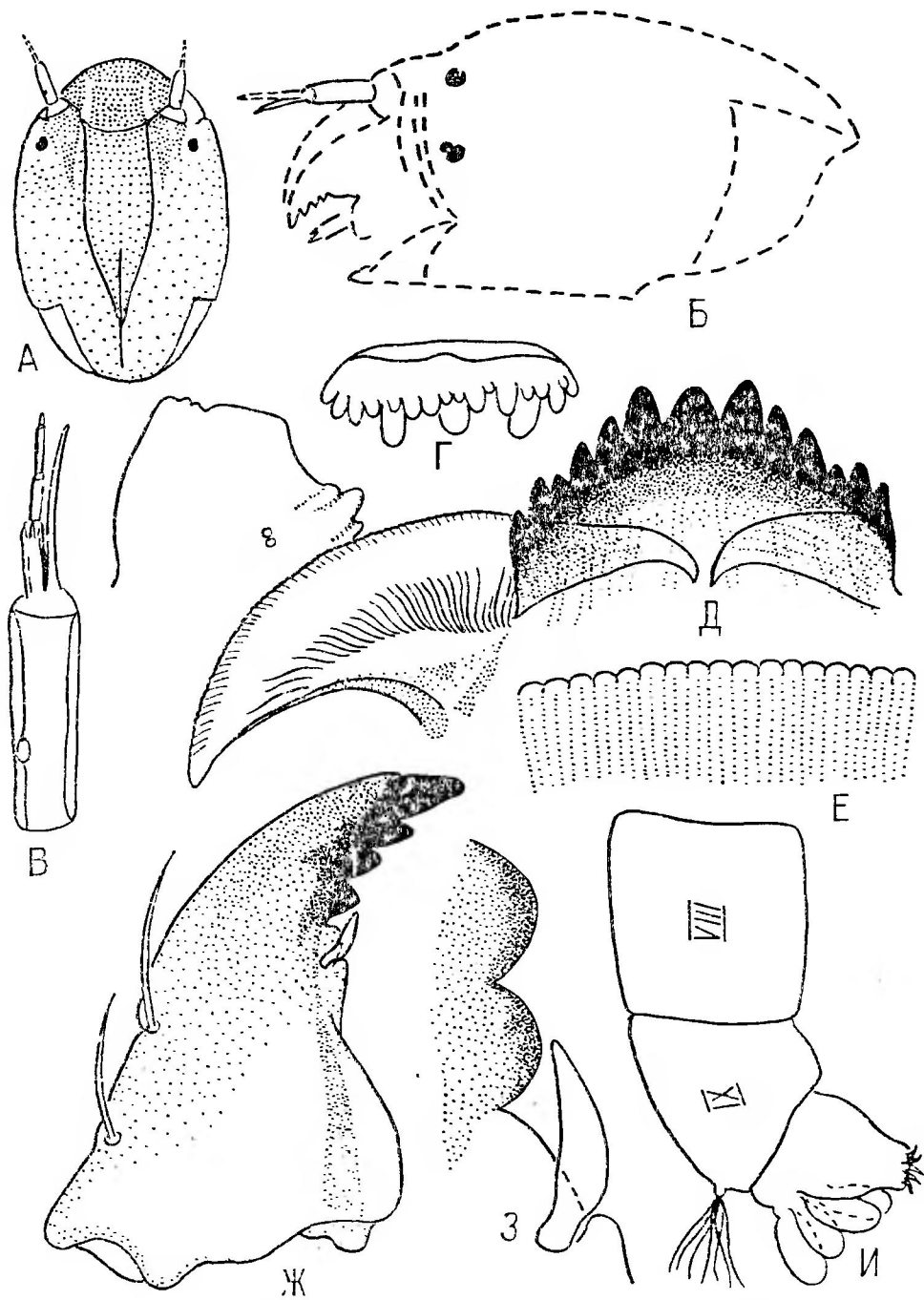


Рис. 31. *Glyptotendipes gripekoveni* Kieffer. (по: Калугина [1963, 1975]).
 А — голова сверху; Б — то же, сбоку; В — антенна; Г — эпифарингеальный гребень; Д — ментум, вентроментальная пластинка и основание максиллы; Е — передний край вентроментальной пластинки; Ж — мандибула снизу; З — щетинка под зубцами мандибулы; И — задний конец тела.

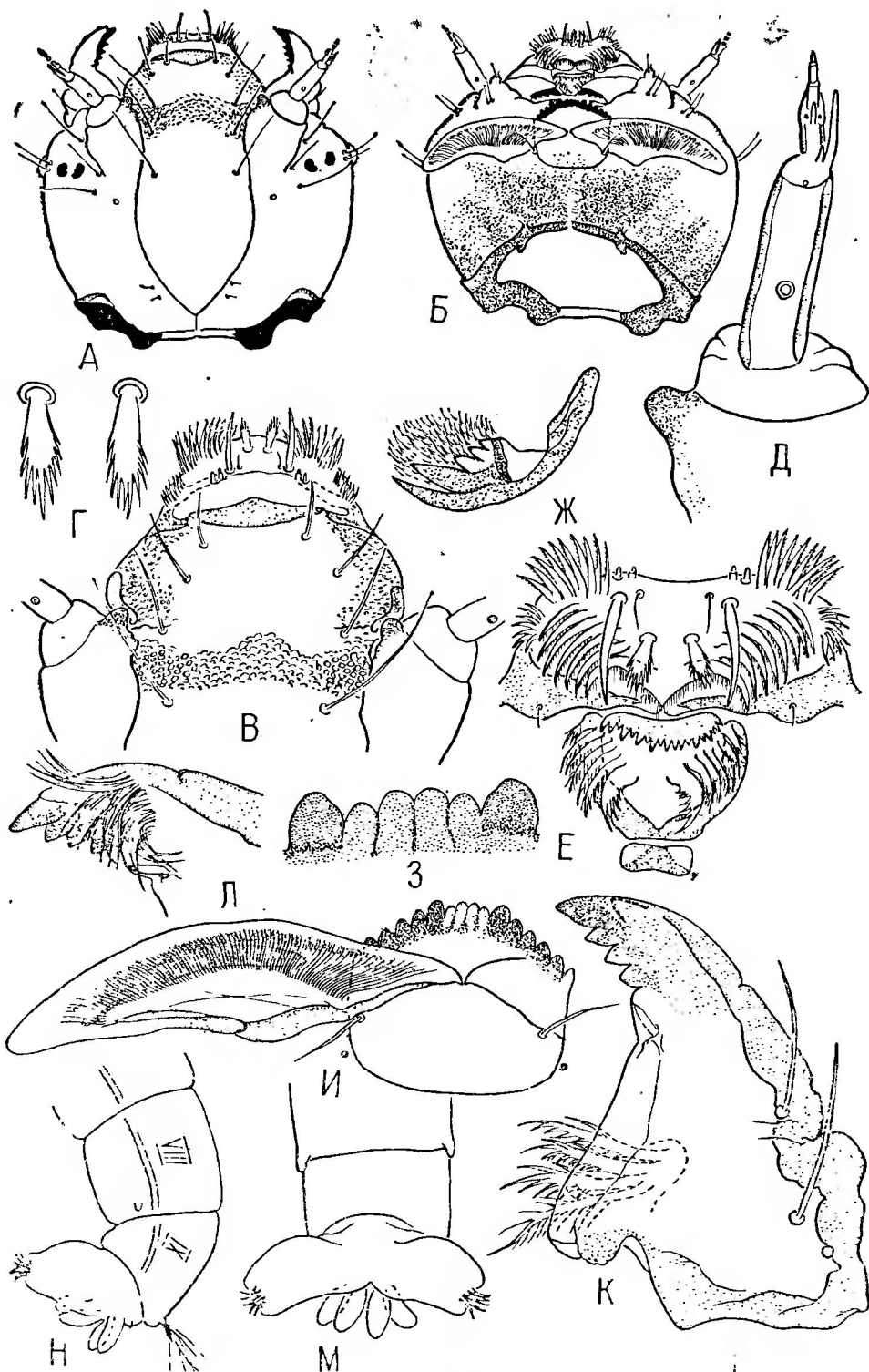


Рис. 32. *Lipiniella arenicola* Shilova.

А — голова сверху; Б — то же, снизу; В — клипеально-лабральный отдел и передняя часть фронтального склерита; Г — передние щетинки (SI) лабрума; Д — антенна; Е — лабрум и эпифаринкс; Ж — премандибула; З — срединные и 1-е боковые зубы ментума; И — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки; К — мандибула снизу; Л — вершинная часть мандибулы сверху; М — задний конец тела снизу; Н — то же, сбоку.

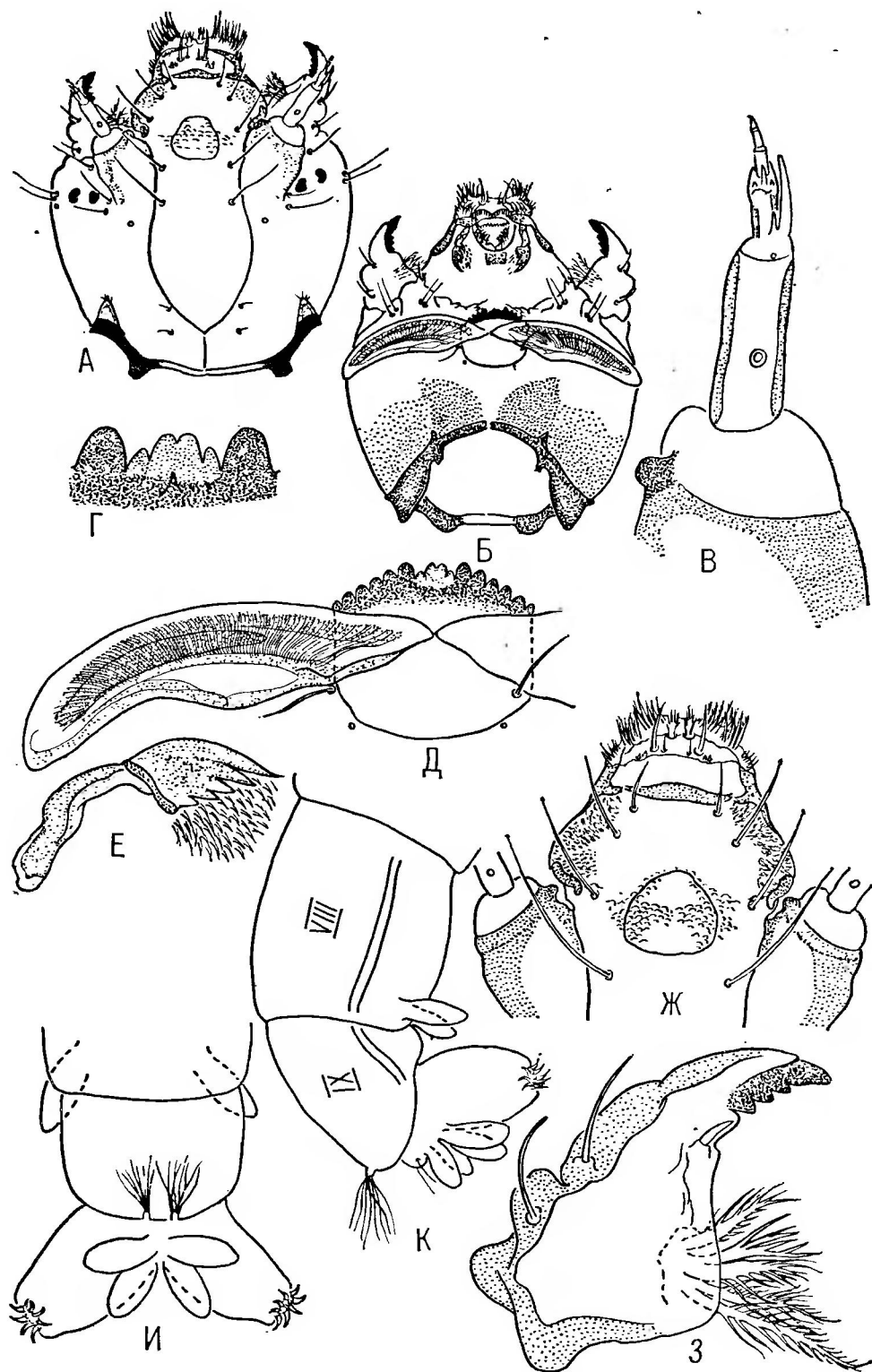


Рис. 33. *Lipintiella moderata* Kalugina.

А — голова сверху; Б — то же, снизу; В — антенна; Г — срединные и 1-е боковые зубы ментума; Д — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки; Е — премандибула; Ж — клипеально-лабральный отдел и передняя часть фронтального склерита; З — мандибула снизу; И — задний конец тела сверху; К — то же, сбоку.

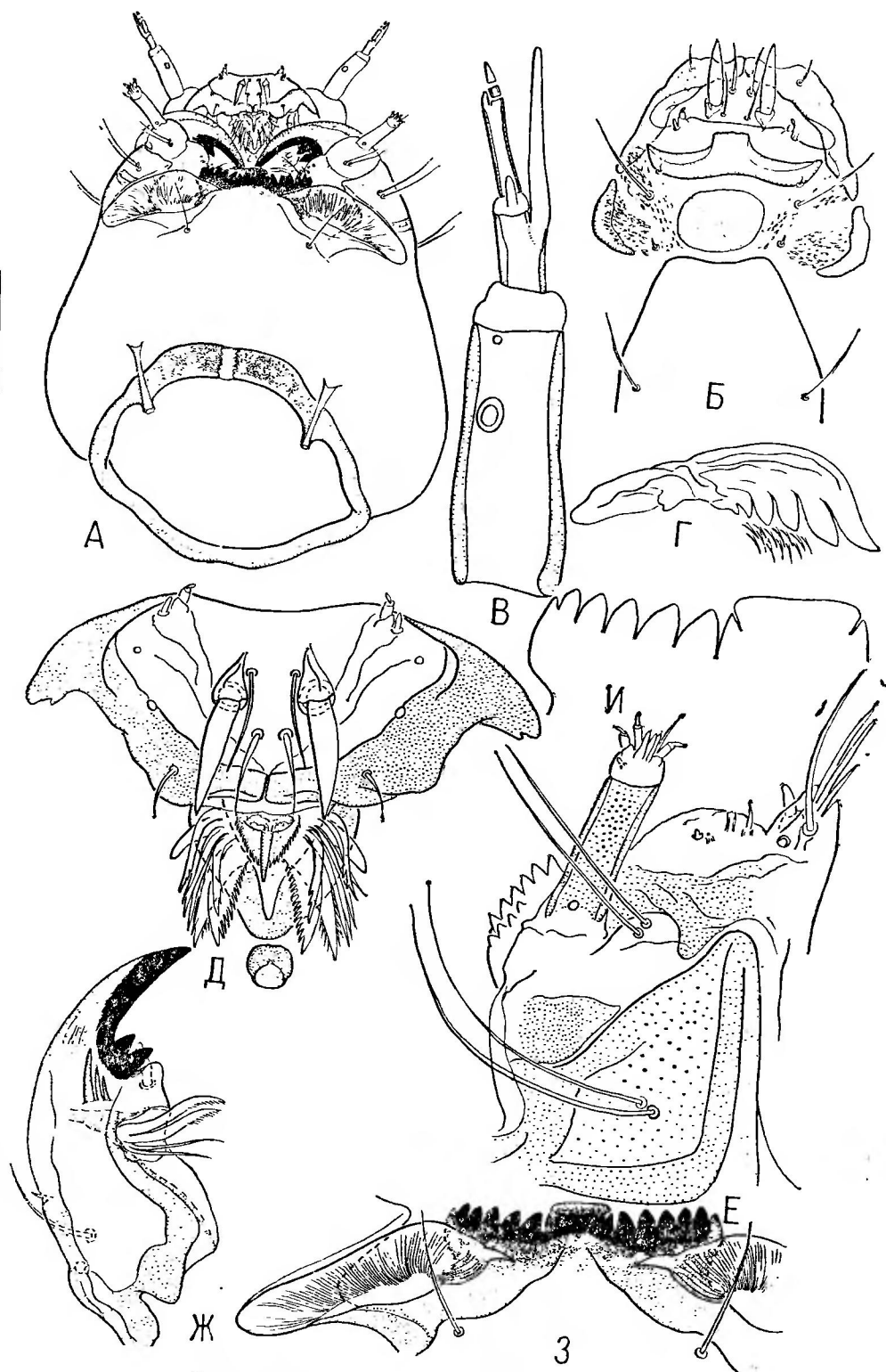


Рис. 34. *Cryptochironomus ussouriensis* Goetgh.

А — голова снизу; Б — толстые склериты лабрума: клипеус и передняя часть фронтального склерита; В — антенна; Г — промандибула; Д — лабрум и эпифаринкс; Е — максилла; Ж — мандибула сверху; З — ментум, вентролатеральные пластинки и субментальные щетины; И — срединный и 1—6-й боковые зубы ментума.

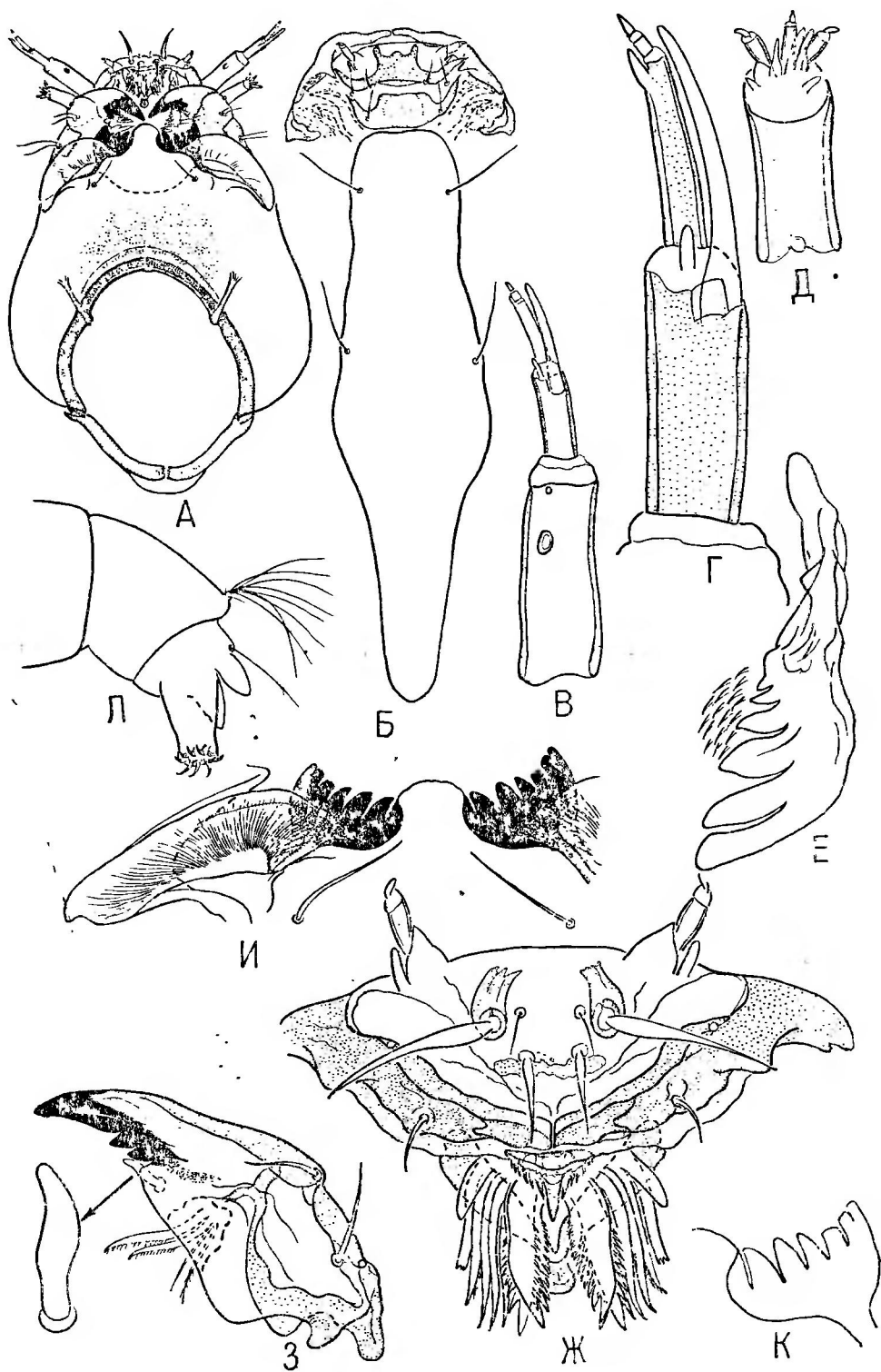


Рис. 35. *Cryptochironomus obreptans* (Walk.).

А — голова снизу; Б — дорзальные склериты головы; В — антенна; Г — 2—5-й членики антенны; Д — палец максиллы; Е — премандибула; Ж — лабрум и эпифаринкс; З — мандибула; И — ментум, вентроментальные пластинки и субментальные щетинки; К — часть срединного и 1—6-й боковые зубы ментума; Л — задний конец тела.

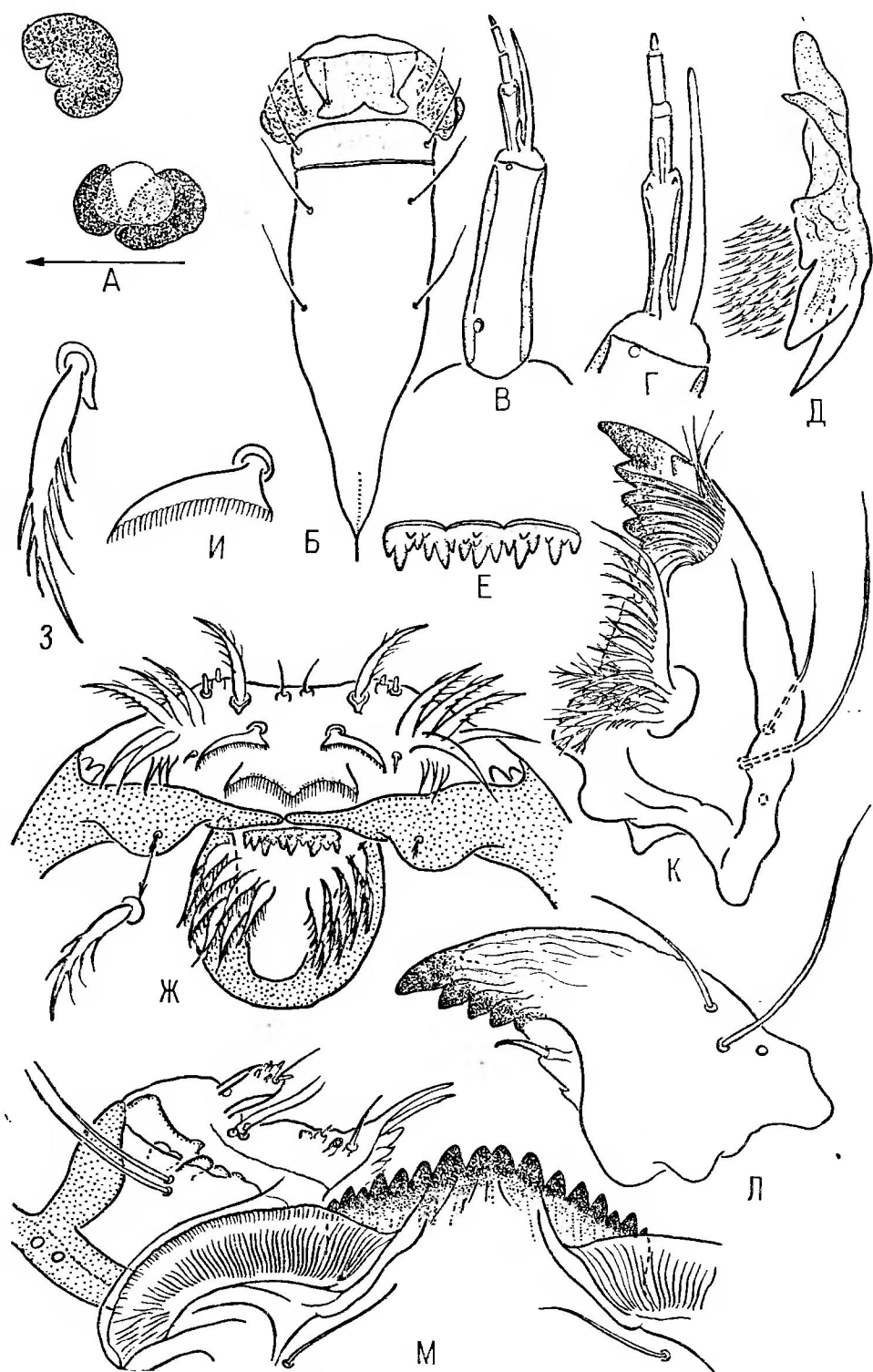


Рис. 36. *Endochironomus albipennis* (Meigen).

А — глаза; Б — дорзальные склериты головы; В — антенна; Г — вершина 1-го, 2—5-й членики и сенсилла антенны; Д — премандибула; Е — эпифарингеальный гребень (по: Калугина [1961]); Ж — лабрум и эпифаринкс; З — задняя щетинка (SI), И — передняя щетинка (SI) лабрума; К — мандибула сверху; Л — мандибула снизу; М — ментум, вентроментальная пластинка, субментельные щетинки и максилла.

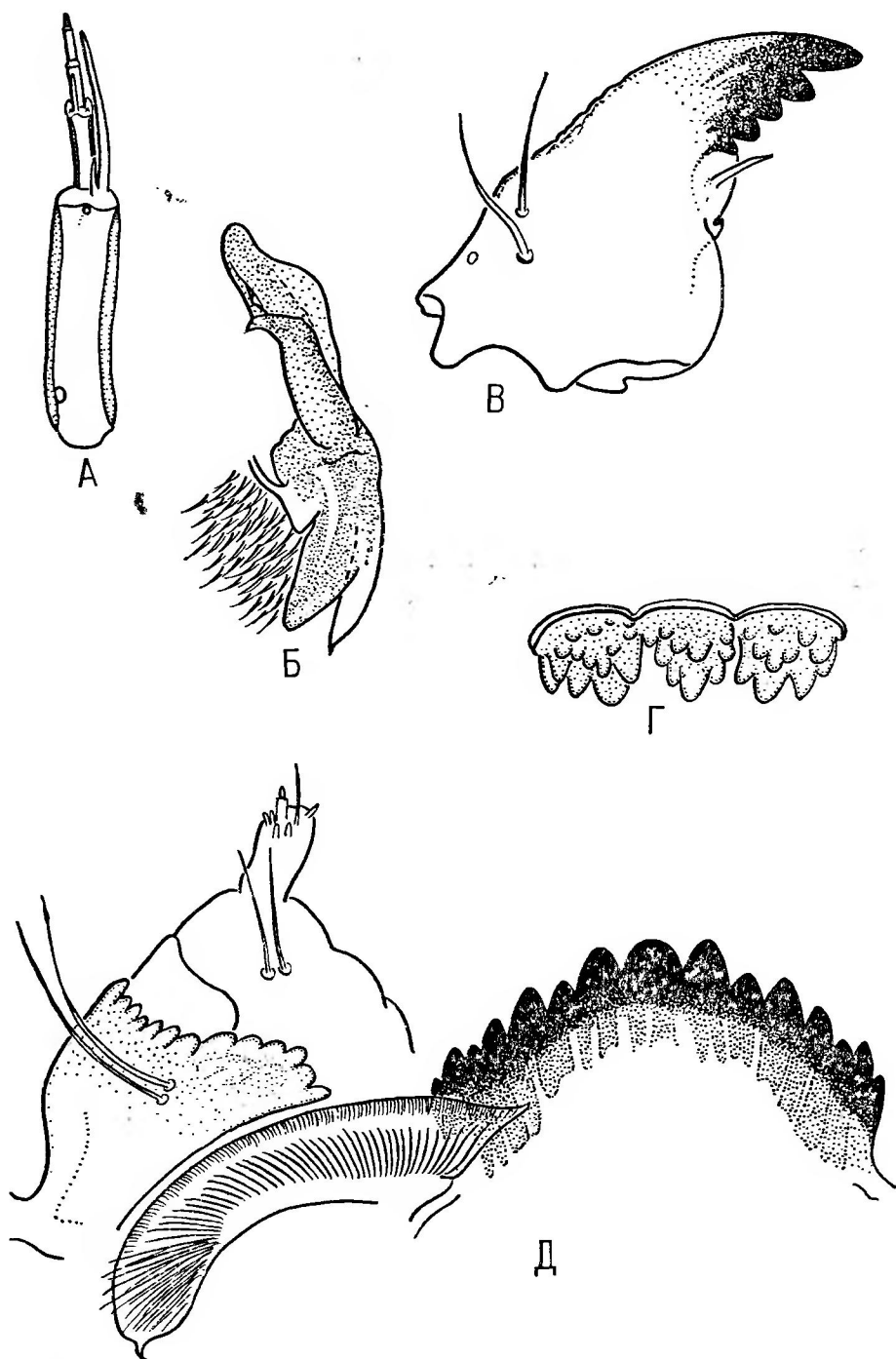


Рис. 37. *Endochironomus tendens* (Fabricius) (В — Д — по: Калугина [1961]).
 А — антенна; Б — премандибула; В — мандибула снизу; Г — эпифарингеальный гребень; Д —
 ментум, вентроментальная пластинка и часть максиллы.

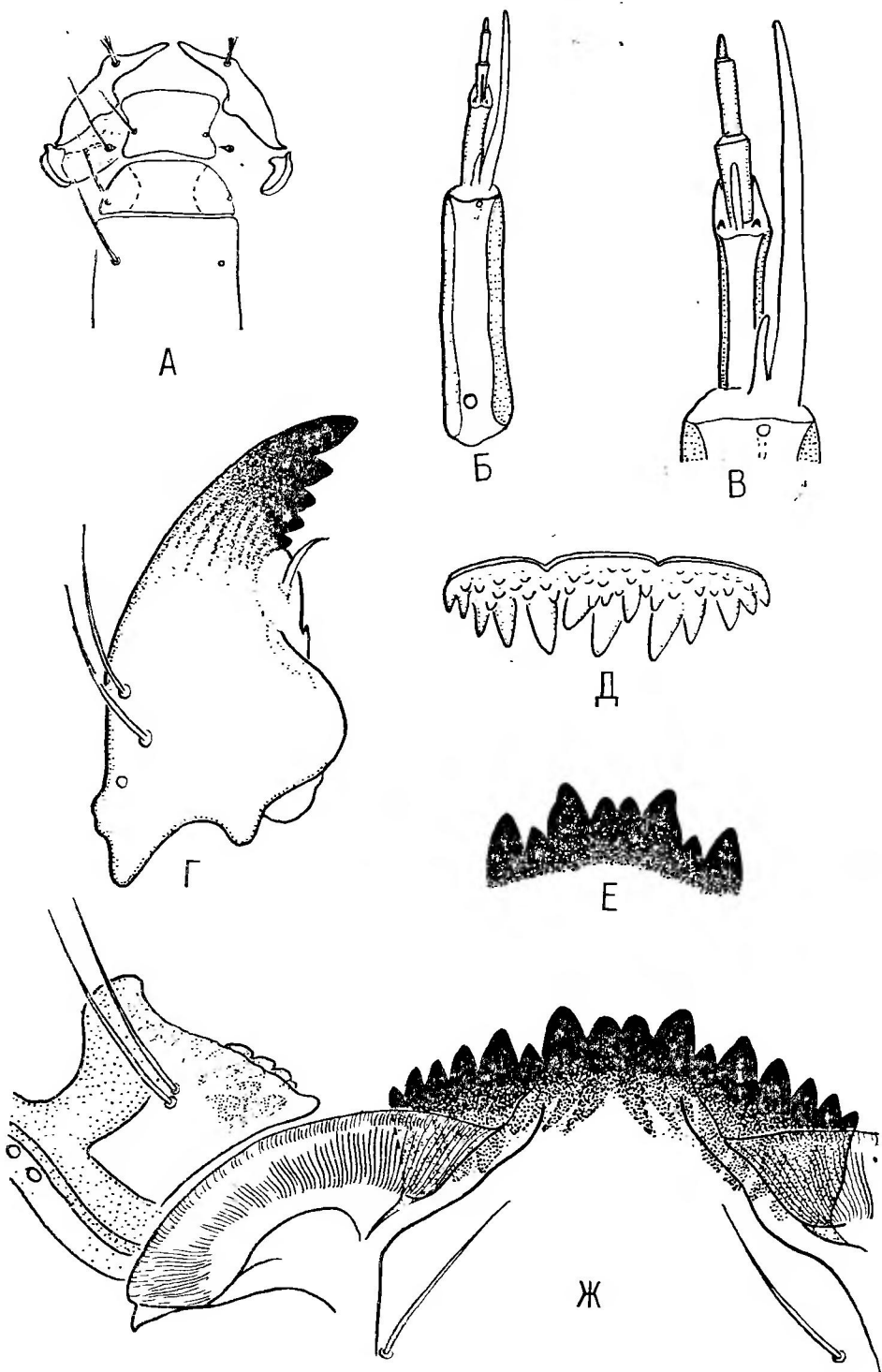


Рис. 38. *Endochironomus impar* (Walker) (A — по: Pinder, Reiss [1983], Г — Е — по: Калугина [1961]).

А — дорзальные склериты головы; Б — антенна: В — вершина 1-го, 2—5-й членики и сенсиллы антенны; Г — мандибула снизу; Д — эпифарингеальный гребень; Е — срединные и 1—3-й боковые зубы ментума; Ж — ментум, вентроментальная пластинка, субментальные щетинки и основание максиллы.

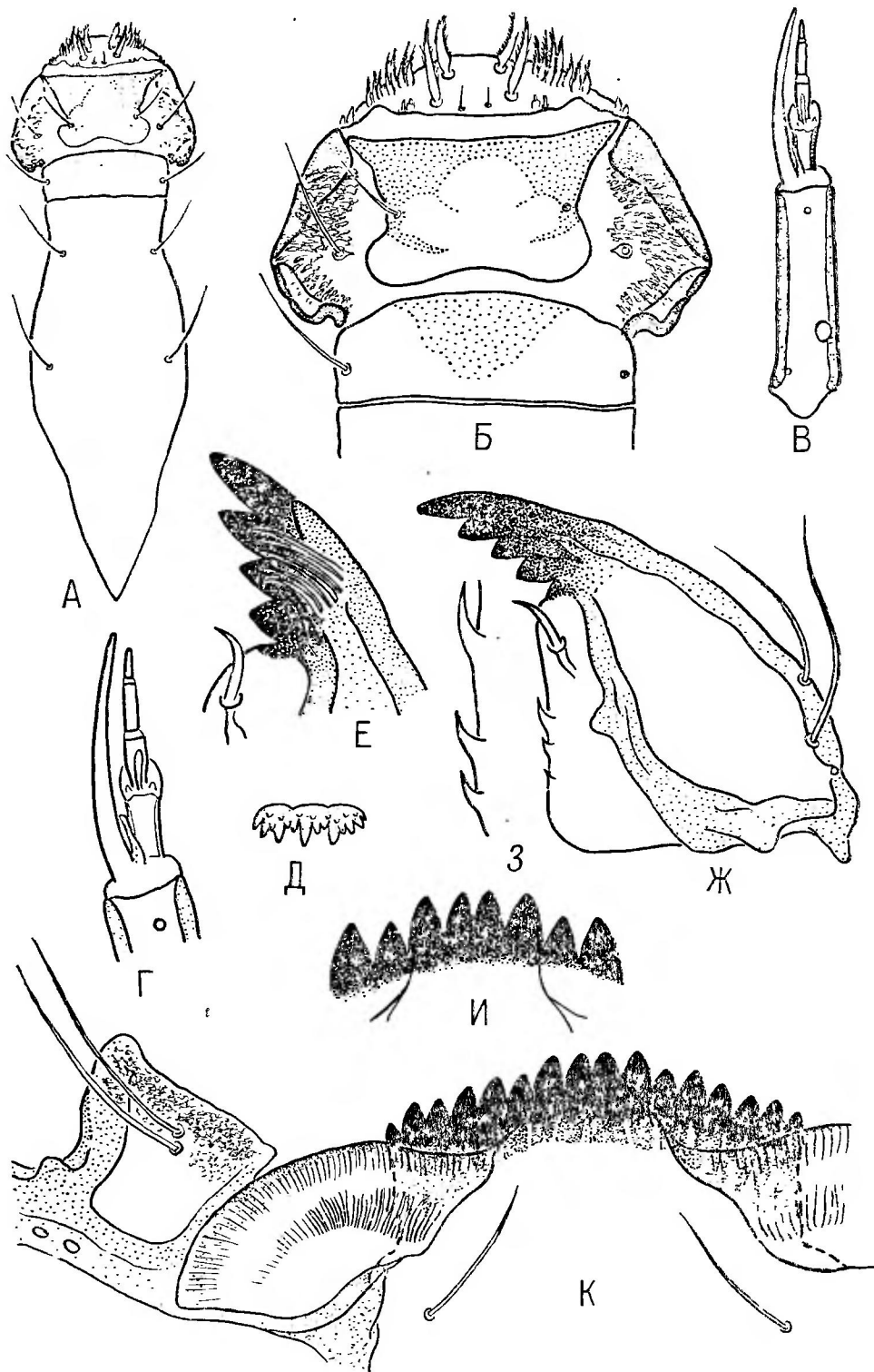


Рис. 39. *Endochironomus donatoris* Shilova.

А — дорзальные склериты головы; Б — клипеус и лабрум сверху; В — антенна; Г — вершина 1-го. 2—5-й членики и сенсиллы антенны; Д — эпифарингеальный гребень; Е — вершина мандибулы сверху; Ж — мандибула снизу; З — зубы внутреннего края близ основания мандибулы; И — срединные и 1—3-й боковые зубы ментума; К — ментум, вентроментальная пластинка, субментальные щетинки и основание максиллы.



Рис. 40. *Fleuria lacustris* Kieffer.

А — голова снизу; Б — дорзальные склериты головы; В — премандибула; Г — антенна; Д — лабрум и эпифаринкс; Е — эпифарингеальный гребень; Ж — лабральная пластинка и теки щетинок (SI) лабрума; З — щупик максиллы; И — мандибула сверху; К — ментум, вентроментальные пластинки и субментальные щетинки; Л — задний конец тела.

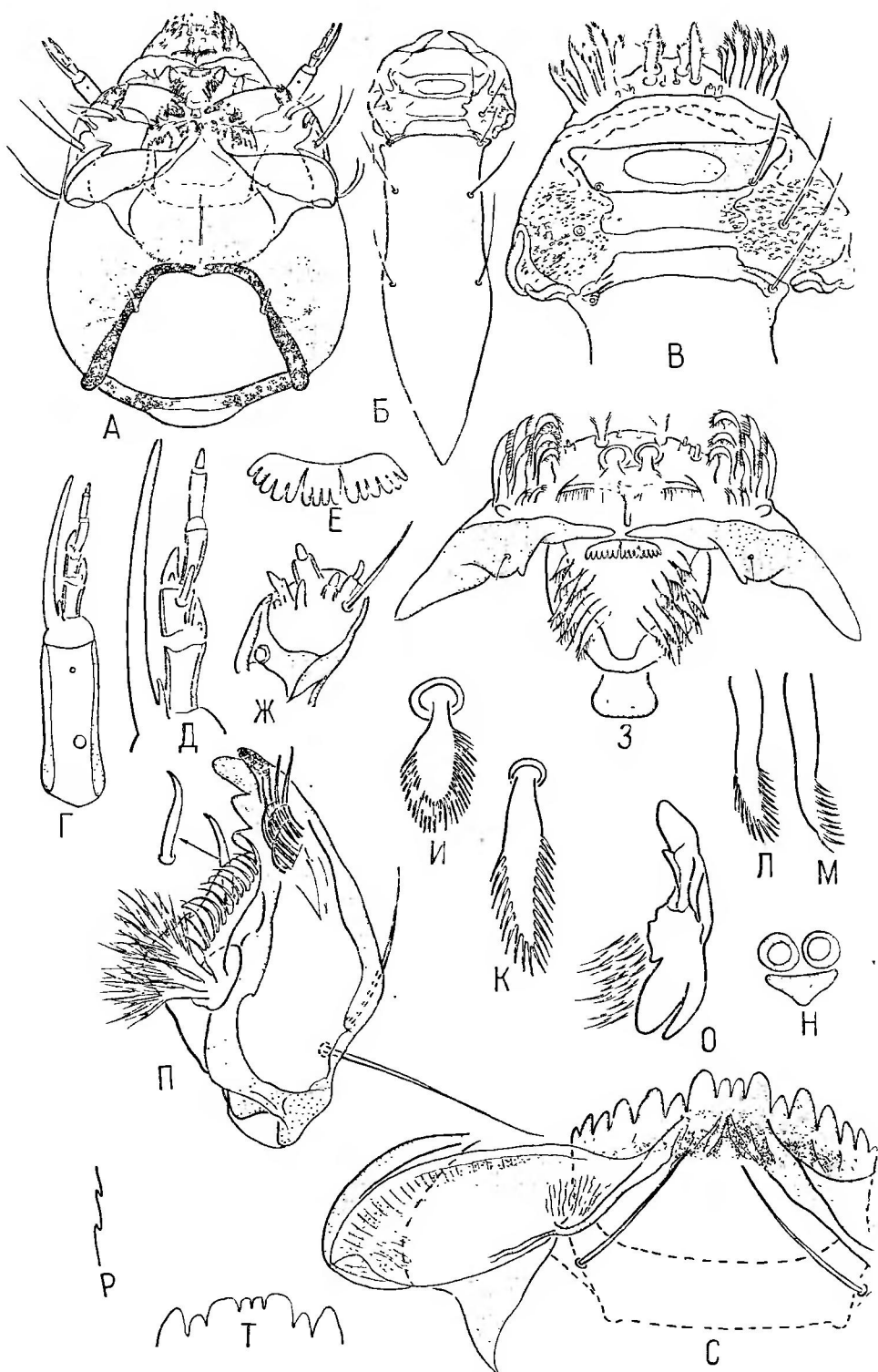


Рис. 41. *Stictochironomus crassiforceps* (Kieffer).

А — голова снизу; Б — дорзальные склериты головы; В — склериты лабрума и передняя часть фронто-клипеуса; Г — антенна; Д — 2—5-й членики и сенсиллы антенны; Е — эпифарингеальный гребень; Ж — палец максиллы; З — лабрум и эпифаринкс; И, К — щетинки (SI, SII) лабрума; Л, М — хетоиды лабрума; Н — склерит перед теками SI; О — премандибула; П — мандибула сверху; Р — шипы внутреннего края мандибулы близ ее основания; С — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки; Т — срединные и 1—2-е боковые зубы ментума.

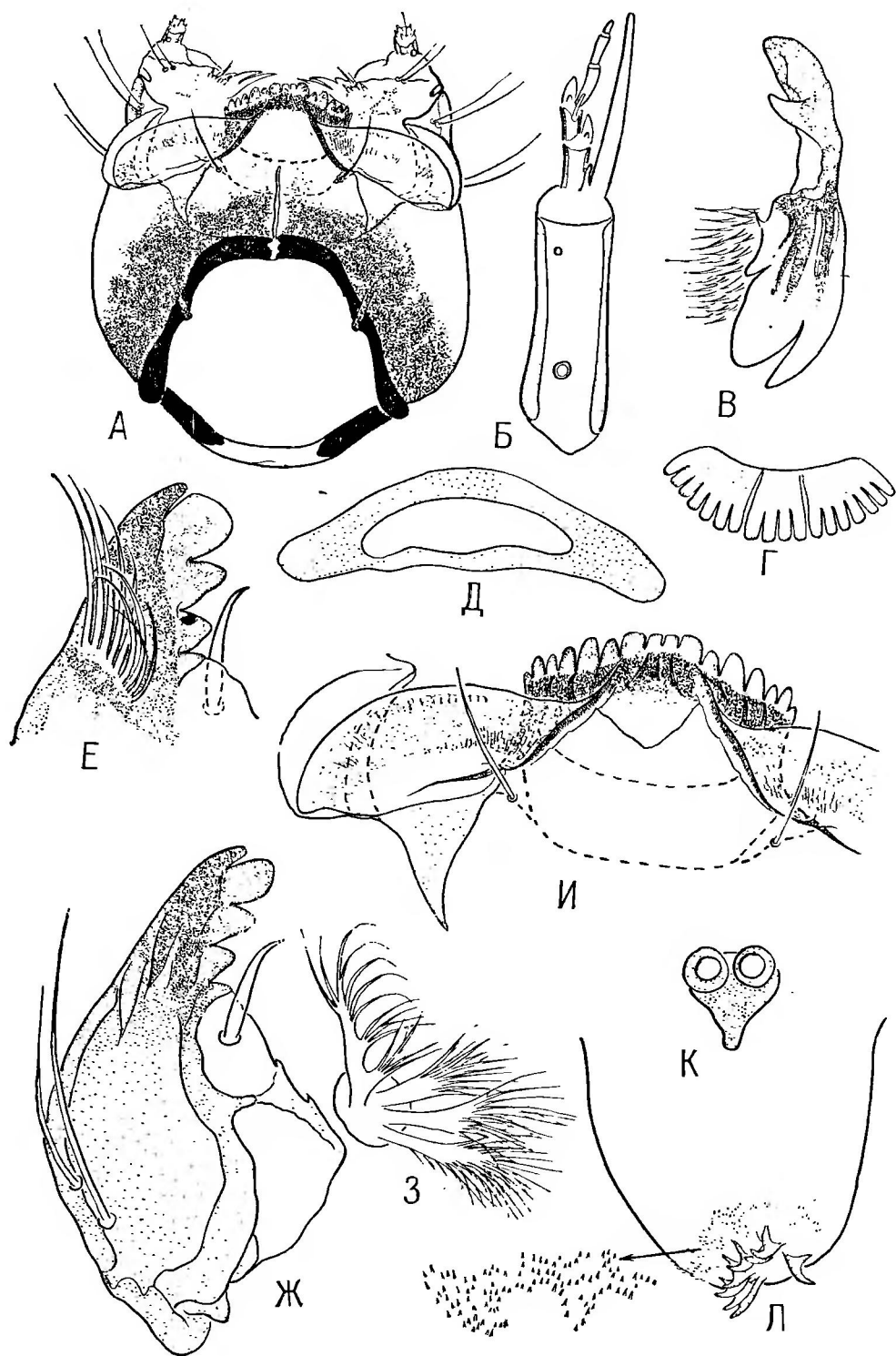


Рис. 42. *Stictochironomus rosenstocki* (Zetterstedt).

А — голова снизу; Б — антенна; В — премандибула; Г — эпифарингеальный гребень; Д — склерит (SI2) лабрума; Е — вершина мандибулы сверху; Ж — мандибула снизу; З — внутренняя щетинка; И — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки; К — склерит перед теками щетинок SI; Л — задний подталкиватель.

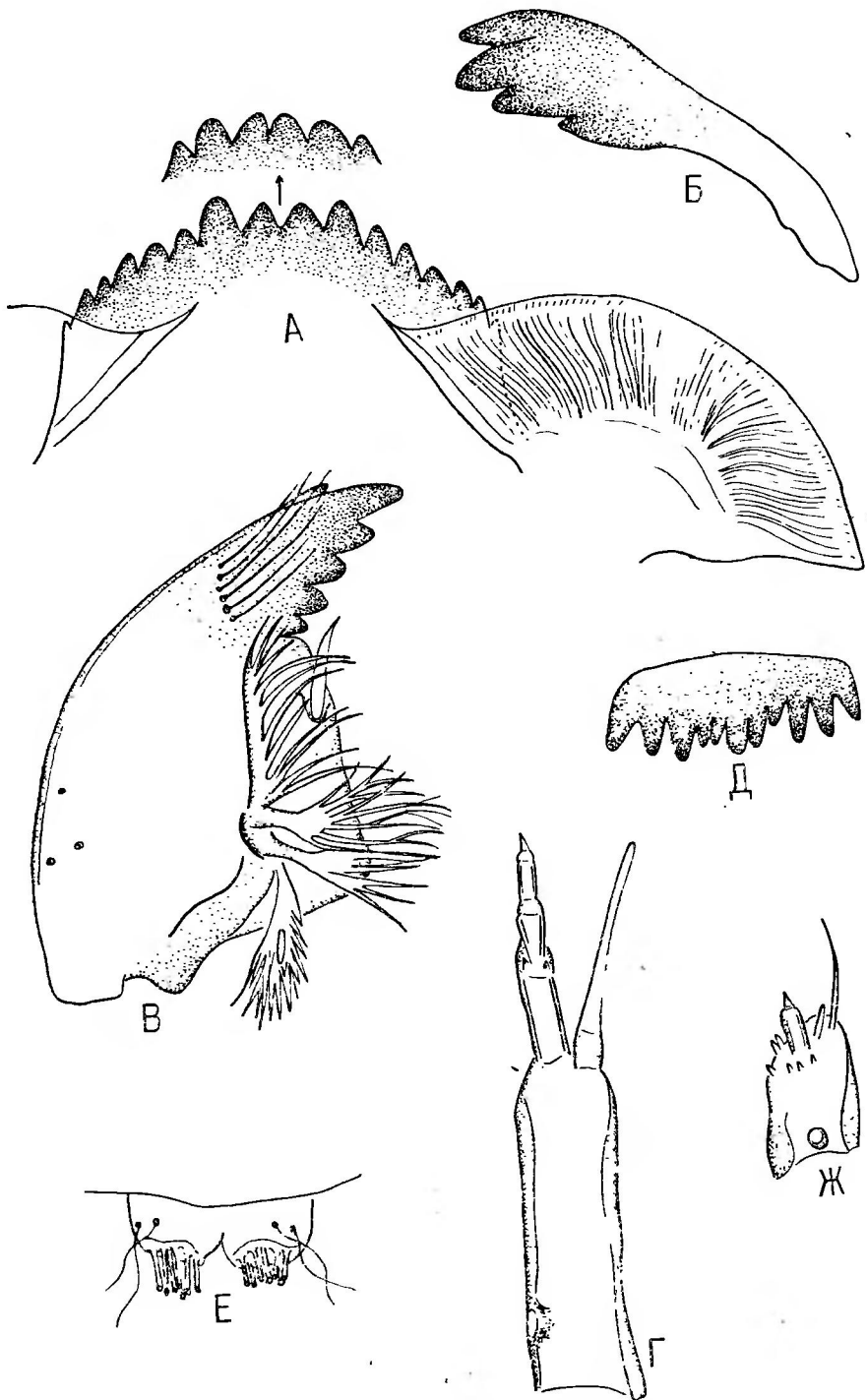


Рис. 43. *Sergentia gr. longiventris* Kieffer.

А — ментум и вентроментальная пластинка; Б — премандибула; В — мандибула; Г — антенна; Д — гребень эпифаринкса; Е — подставки преанальных кисточек; Ж — щупик максиллы. Рисунок Е. А. Макаrenchко.

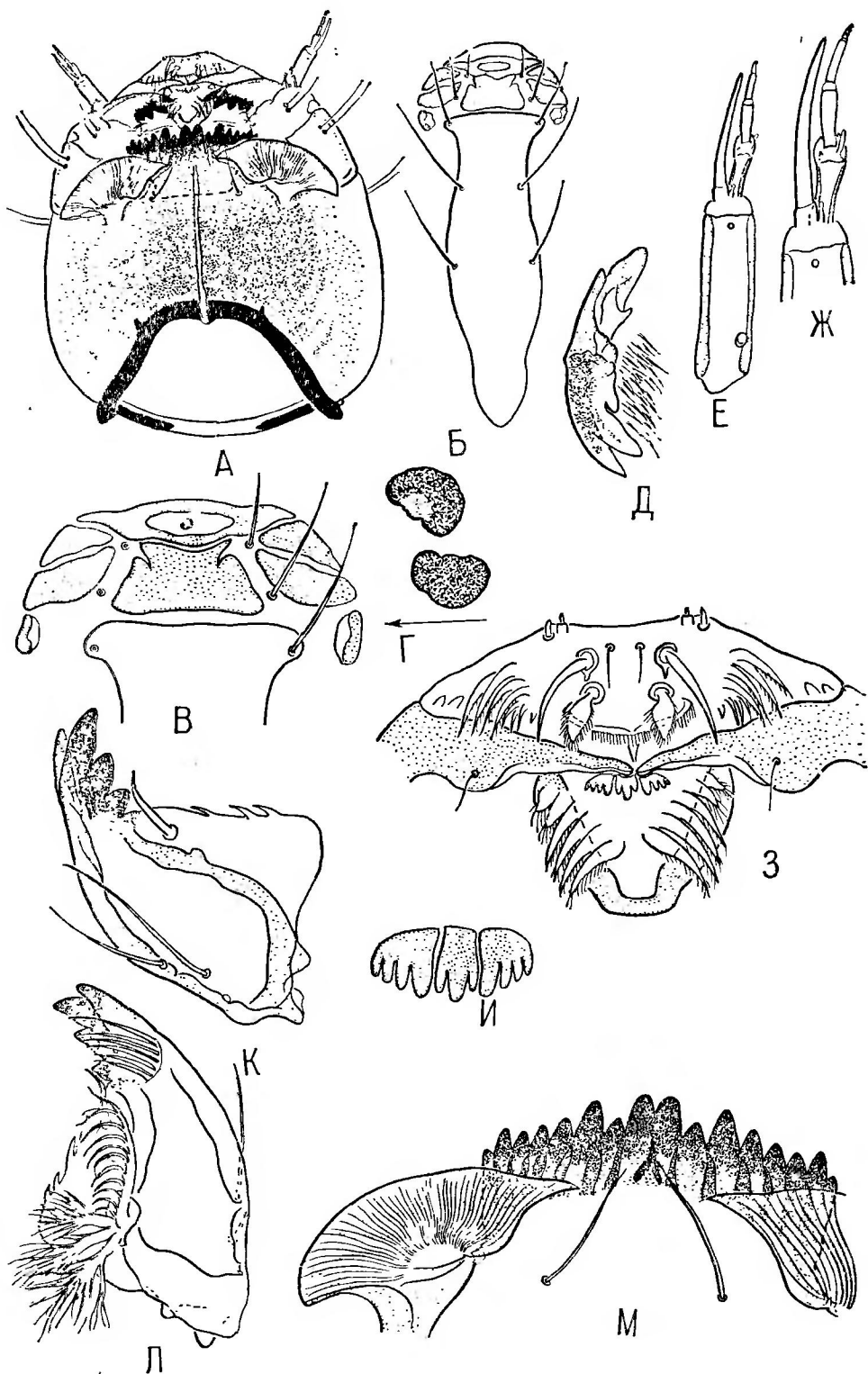


Рис. 44. *Polypedilum nubeculosum* (Meigen).

А — голова снизу; Б — дорзальные склериты головы; В — лабральные склериты и передняя часть клипеально-фронтального склерита; Г — глаза; Д — премандибула; Е — антенна; Ж — вершина 1-го, 2-5-й членики и сенсиллы антенны; З — лабрум и эпифаринкс; И — эпифарингеальный гребень; К — мандибула снизу; Л — мандибула сверху; М — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки.

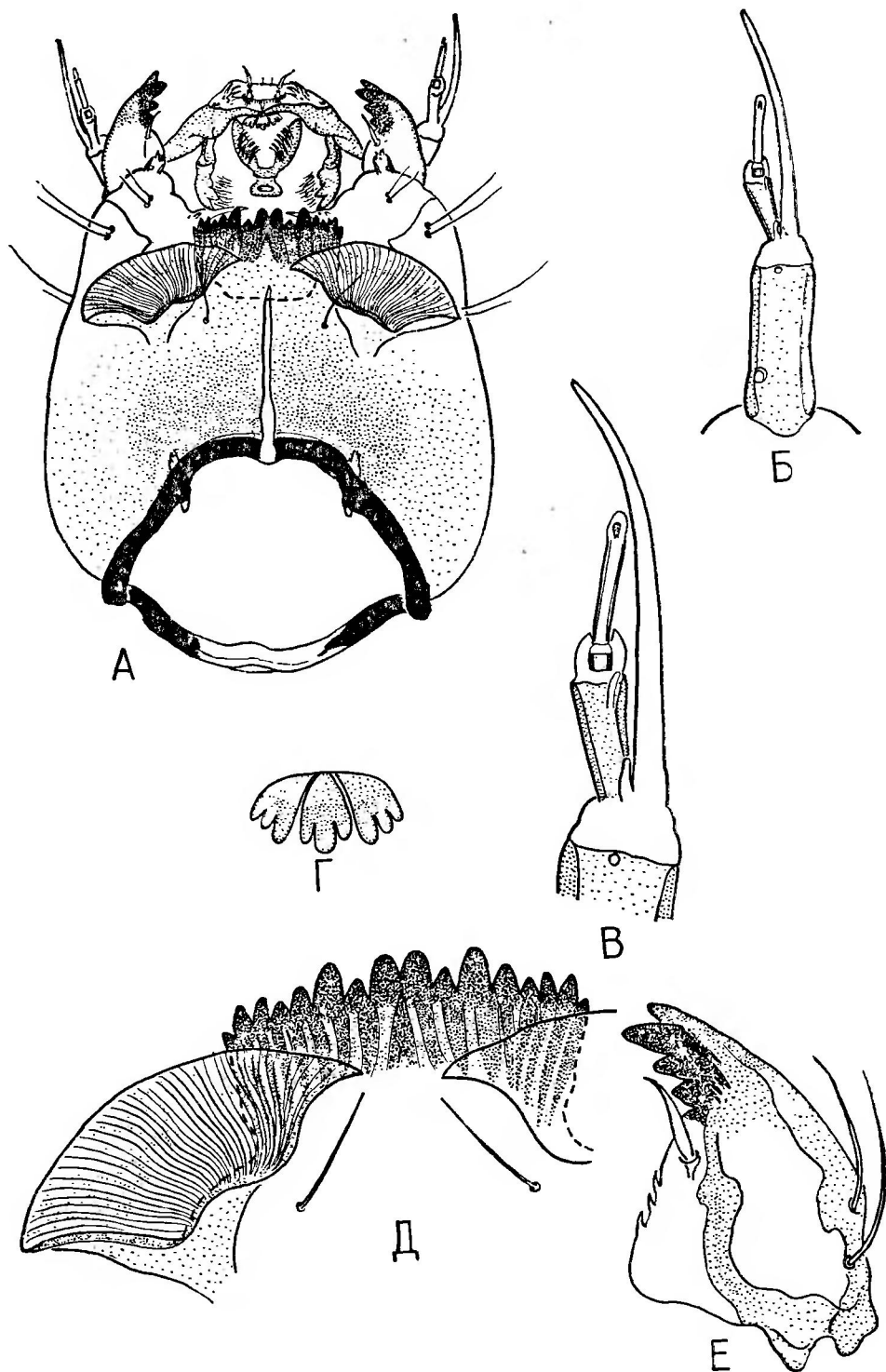


Рис. 45. *Polypedilum bicrenatum* Kieffer.

А — голова снизу; Б — антенна: В — вершина 1-го, 2—3-й членики, сенсиллы и лаутерборнов орган антенны; Г — эпифарингеальный гребень; Д — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки; Е — мандибула снизу.

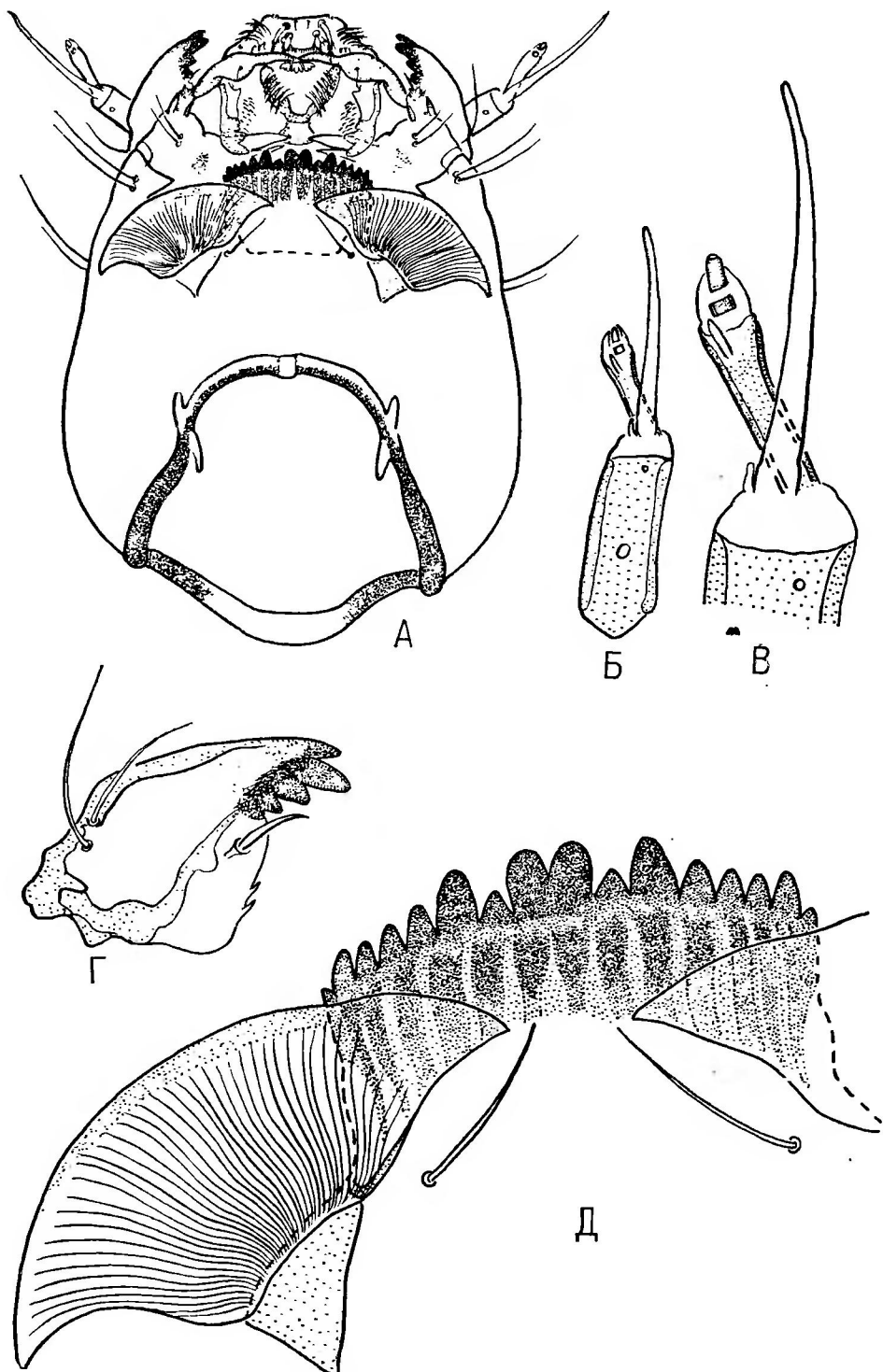


Рис. 46. *Polypedilum scalaenum* Schrank.

А — голова снизу; Б — антенна; В — вершина 1-го, 2—4-й членики и сенсиллы антенны; Г —
 мандибула снизу; Д — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки.

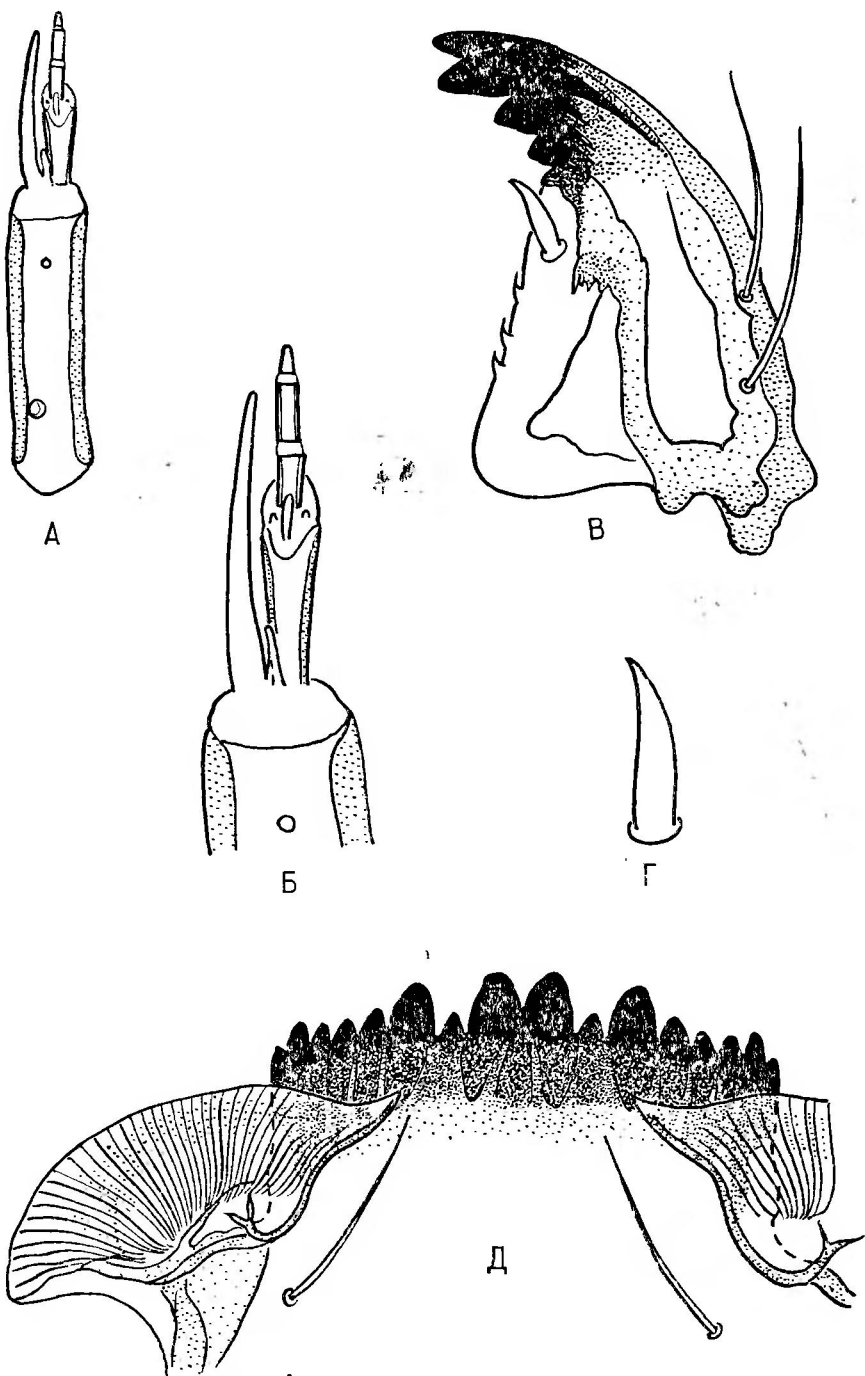


Рис. 47. *Polypedilum cultellatum* Goetgh.

А — антенна; Б — вершина 1-го, 2—5-й членики и сенсиллы антенны; В — мандибула снизу; Г — щетинка под зубцами мандибулы; Д — ментум, вентроментальная пластинка и субментальные щетинки.

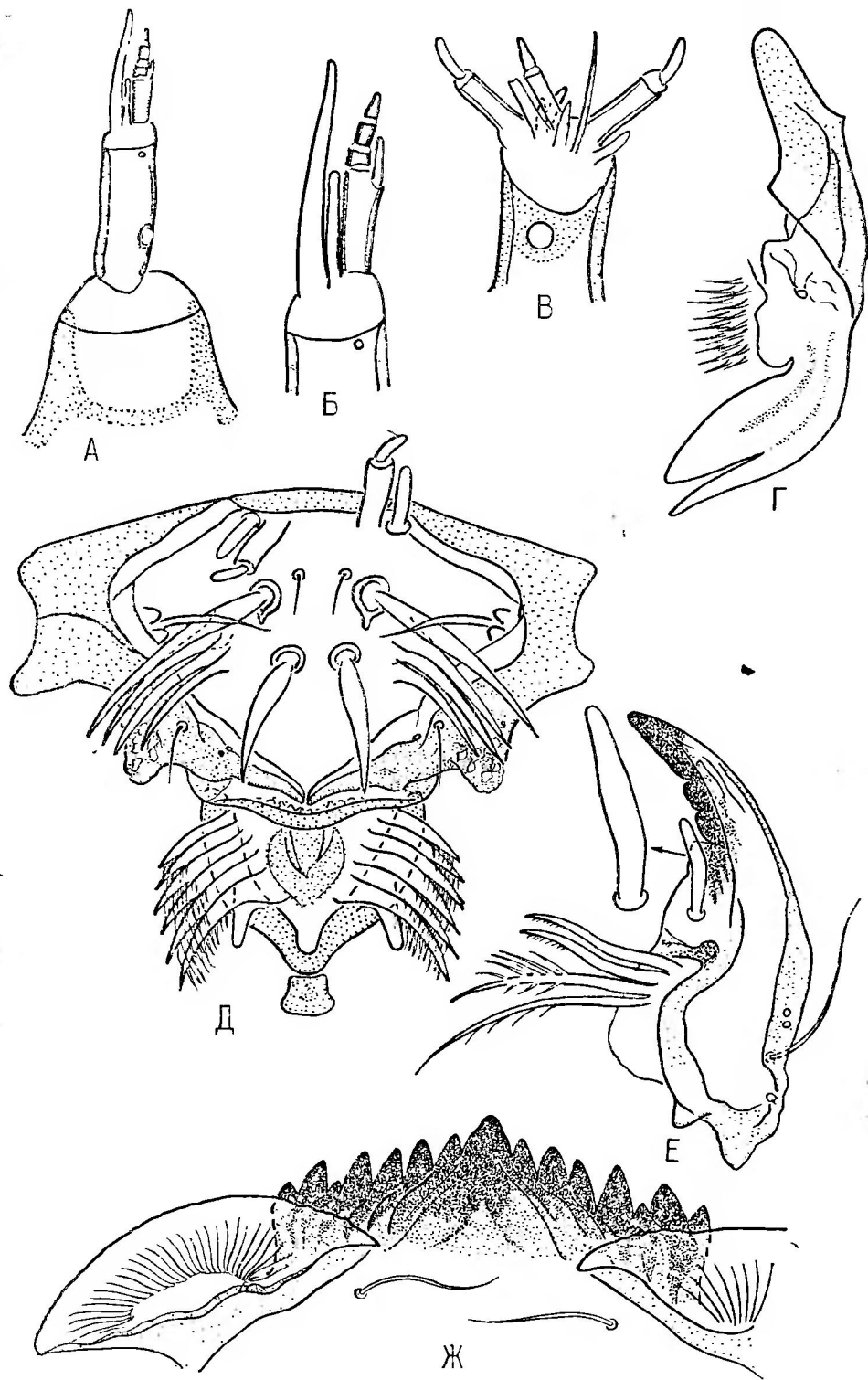


Рис. 48. *Microchironomus tener* (Kieffer).

А — антенна; Б — вершина 1-го, 2—5-й членики и сенсиллы антенны; В — щупик максиллы; Г — премандибула; Д — лабрум и эпифаринкс; Е — мандибула сверху; Ж — ментум, вентроментальные пластинки и субментальные щетинки.

СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА В ТРИБЕ CHIRONOMINI

В сем. Chironomidae кариологически лучше всего изучены подсем. Chironominae и Orthoclaadiinae. В более примитивных подсемействах (Podonominae, Tanypodinae, Telmatogeninae, Diamesinae) числа хромосом сильно варьируют у отдельных видов, и хромосомные наборы могут иметь достаточно большие числа хромосом (до 14—16). В более развитых подсемействах числа хромосом уменьшаются и диплоидный набор стабилизируется ($2n = 6$ и 8). Характерная для подсемейств структура кариотипа сейчас может быть более или менее детально описана лишь для подсем. Chironominae, так как только в этом подсемействе кариологически изучено достаточное число представителей разных таксонов. В подсем. Chironominae по личинкам выделено около 70 родов, для представителей 20 родов имеются данные о структуре кариотипа.

Описание кариотипа у хирономид, как правило, проводят на политенных хромосомах слюнных желез личинок последнего личиночного возраста. Митотические хромосомы трудны для анализа вследствие малых размеров и очень малого числа митотически делящихся клеток в тканях личинок последнего возраста. Однако использование митотических хромосом при изучении кариотипа хирономид необходимо, так как, зная митотические хромосомы, возможно точно описать истинную морфологию хромосом (положение центромеры, положение и массу гетерохроматина). Это связано с тем, что при формировании политенных хромосом у некоторых видов хирономид может иметь место недоредупликация гетерохроматина некоторых участков, а иногда и целых плеч. Необходимо подчеркнуть еще одну особенность митотических хромосом хирономид, связанную с малым количеством высокоповторяющейся ДНК у большинства видов. Поэтому дифференциальная окраска (в частности, С-окраска) у хирономид часто не дает положительного эффекта на митотических хромосомах. С-гетерохроматин выявляют в основном на политенных хромосомах. При изучении кариотипа можно использовать также мейотические хромосомы в диплоте, диакинезе, мейотических метафазах, используя сперматоциты ранних предкулолек.

В трибе Chironomini кариологически наиболее детально изучен род *Chironomus*.

Род *Chironomus* Meigen

В роде *Chironomus* сведения о кариотипе имеются более чем для 100 видов. У большинства видов $2n = 8$. Небольшое число видов имеет $2n = 6$ и для одного вида *Chironomus* sp. из Америки указано $2n = 4$. Кариотип содержит, как правило, две пары крупных метацентрических хромосом примерно равной длины, одну пару более коротких субметацентрических хромосом и одну пару совсем мелких акро- или телоцентрических хромосом. Наиболее характерной особенностью кариотипов разных видов в роде *Chironomus* является сохранение высокой степени гомо

логии рисунка дисков отдельных плеч. У всех изученных видов достаточно четко выявляются семь хромосомных плеч — *A, B, C, D, E, F* и *G*, но в разных комбинациях [Keyl, 1961, 1962]. Следовательно, хромосомная эволюция в роде *Chironomus* шла прежде всего на основе реципрокных транслокаций целых хромосомных плеч между негомологичными хромосомами, сопровождающихся парацентрическими инверсиями [Keyl, 1961, 1962]. На основании комбинаций хромосомных плеч в роде *Chironomus* выделено несколько цитологических комплексов: *thummi* (*AB, CD, EF, G*), *pseudothummi* (*AE, CD, BF, G*), *parathummi* (*AC, ED, BF, G*), *calligraphus* (*AG, CD, BF, E*), *lacunarius* (*AD, CB, EF, G*), *maturus* (*AF, CD, BE, G*), *carus* (*AC, BE, DF, G*). Ближе к ним примыкает комплекс *camptochironomus* (*AB, ED, CF, G*). В каждом из них $2n = 8$. Однако у ряда видов возникают тандемные слияния, в результате чего число хромосом уменьшается до $2n = 6$ и образуются так называемые модифицированные комплексы [Keyl, 1961, 1962; Martin et al., 1974; Martin, 1979; Wülker, 1980].

Для кариотипов видов рода *Chironomus* характерно также сохранение типичной для рода морфологии центромерных районов. Так, в комплексе *thummi* в хромосоме *AB* (I) центромерным является один из двух крупных, метацентрически расположенных дисков, в хромосоме *CD* (II) — крупный или средних размеров метацентрически лежащий диск, в хромосоме *EF* (III) — один из трех крупных дисков, расположенных субметацентрически, в хромосоме *G* (IV) — крупный диск на конце плеча (фото 1). В других комплексах эта морфология центромерных районов сохраняется: при транслокациях центромерные районы всегда перемещаются с одним и тем же плечом (*A, D* и *F*). В модифицированных комплексах после слияния плеч одна из центромер инактивируется (в частности, это характерно для плеча *G*). Исходная морфология центромерных дисков у ряда видов может быть связана лишь с увеличением *C*-гетерохроматина. Это наблюдается у видов с крупными центромерами (*C. thummi*, *C. melanotus*, *C. borokensis*, многие австралийские и исландские виды). При описании кариотипов хирономид учитываются число и положение ядрышек и колец Бальбиани (КБ). Число ядрышек у разных видов рода колеблется от 1 до 3—4, а КБ — от 1—2 до 6. Основным плечом, в котором локализуются ядрышки и КБ, является плечо *G*. Главным условием правильного описания видов служит точное составление хромосомных карт политенных хромосом. Для рода *Chironomus* система составления таких карт предложена Н.-Г. Кейл [1962]. Она основана на сравнении рисунка дисков изучаемого вида со стандартом — рисунком дисков *C. piger* — и определении гомологии дисков по их морфологическому сходству. *C. piger* избран как стандарт потому, что его хромосомы являются мономорфными — в них крайне редки хромосомные перестройки. К сожалению, фотокарты Н.-Г. Кейл [1962] разработаны лишь для плеч *A, E* и *F*. Только в последние годы сделана попытка построить такие карты для плеч *B, C* и *D* [Dévai et al., 1989], но сами карты еще не опубликованы и не могли быть использованы в данной работе. Вторая система картирования хромосом в роде *Chironomus* предложена Ф. Л. Максимовой [1976]. В ней в качестве стандарта использован рисунок дисков политенных хромосом *C. plumosus*. Эта система позволяет картировать все плечи хромосом, что имеет большое преимущество, но она менее точна, чем система Н.-Г. Кейл. При изучении природных популяций хирономид у многих видов обнаружен хромосомный полиморфизм. Частыми хромосомными перестройками являются парацентрические инверсии. Необходимо обратить внимание на систему обозначения этих инверсий. Наиболее рациональной можно считать систему, согласно которой для каждого из плеч описываются все обнаруженные в нем последовательности дисков под определенными номерами с обозначением индекса вида и плеча [Wülker, 1973; Wülker, Klötzli, 1973; Wülker et al., 1981, 1983; Ryser et al., 1983; Dévai et al., 1983]. Например, в плече *A C. balatonicus* наиболее

распространенная последовательность, обнаруженная первой, обозначается *balA1*, другая последовательность как *balA2* и т. д.

Создание хромосомных карт политенных хромосом для видов рода *Chironomus* позволило восстановить хромосомную эволюцию этих видов и составить филогенетические деревья для рода [Keyl, 1962; Martin, 1979; Wülker, 1980]. Оказалось, что система филогенетических взаимоотношений, построенная на основе цитологических признаков, достаточно хорошо совпадает с системой, основанной на изучении признаков имаго. По-видимому, цитологические признаки наиболее важны для естественной классификации видов в роде *Chironomus* [Keyl, 1962; Lindeberg, Wiederholm, 1979].

В последнее десятилетие благодаря широкому применению кариологического метода при изучении хирономид был вскрыт новый, ранее малоизвестный для хирономид, принцип их эволюции — образование внутри цитологических комплексов больших групп близкородственных видов и видов-двойников [Кикнадзе и др., 1989a]. Подробно описана одна из групп близких видов — группа *plumosus*. Она включает 10 видов: *C. plumosus*, *C. balatonicus*, *C. muratensis*, *C. nudiventris*, *C. vancouveri*, *C. agilis*, *C. entis*, *C. bonus*, *C. borokensis*, *C. sp. J.* [Wülker et al., 1983; Dévai et al., 1983; Кикнадзе, Керкис, 1984, 1986; Кикнадзе и др., 1986, 1989a; Петрова и др., 1986; Michailova, Fischer, 1983, 1986a, b; Шобанов, Демин, 1988]. Эти виды выделены при изучении *C. plumosus*. Он ранее считался единым политипическим видом со многими кариологическими расами [Максимова, 1977, 1980; Максимова, Петрова, 1978; Белянина и др., 1983]. Сравнение рисунка дисков у членов группы *plumosus* позволило выявить ряд закономерностей их хромосомной эволюции [Кикнадзе и др., 1989a].

1. Отдельные члены этой группы в разной степени отличаются от стандарта, в качестве которого был выбран *C. plumosus*. Есть виды практически гомосеквентные (*C. vancouveri*, *C. bonus*). Более четкие различия характерны для *C. borokensis*, который имеет очень крупные центромерные районы и 2 фиксированные инверсии. И, наконец, есть виды группы *plumosus* с более существенными изменениями в кариотипе. Они имеют 4—8 фиксированных инверсий, специфичных для каждого вида, что позволяет легко различать их кариотипы.

2. У одного из видов группы *plumosus* (*C. nudiventris*) в добавление к инверсиям наблюдается Т-Т слияние плеч *G* и *E*.

3. Каждый вид характеризуется своим числом и спектром нефиксированных инверсий, встречающихся в гетерозиготном состоянии. В частности, по интенсивности и спектру хромосомного полиморфизма выделяется *C. nudiventris*, имеющий уменьшенное число хромосом: все 100 % исследованных личинок оказались гетерозиготами по инверсиям, среднее число гетерозиготных инверсий достигало 3,1.

4. Наблюдаются различия между географически удаленными популяциями внутри каждого вида по частоте и спектру гомо- и гетерозиготных инверсий. Степень генетических различий между близкими видами группы *plumosus* определяют при изучении полиморфизма белков [Scholl et al., 1980; Гундерпина и др., 1986, 1988, 1989; Filippova et al., 1987, 1989; Gunderiva et al., 1989].

У хирономид, как правило, нет морфологически выраженных половых хромосом. Однако в роде *Chironomus* установлено, что пол определяется половыми факторами, локализованными в определенных хромосомных плечах. Половые факторы — это один или небольшая группа доминантных генов, контролирующих признаки мужского пола. В отсутствие половых факторов происходит развитие женской особи [Martin, Lee, 1988]. Механизм, благодаря которому половой фактор осуществляет свое действие, пока неизвестен. Для большинства видов рода *Chironomus* нет точных данных о хромосомной локализации половых факторов, но у некоторых видов обнаружены инверсии или гетерохроматиновые диски,

сцепленные с полом [Beermann, 1962; Hägele, 1986; Martin, Lee, 1988]. Места локализации половых факторов в хромосомах разных видов могут быть различными. Выявлена также вариабельность локализации сайтов половых факторов между личинками одной и той же популяции или разных популяций одного вида. К настоящему времени установлено, что половые факторы могут находиться в любом из хромосомных плеч, исключая плечо *E*. Предполагается, что перемещение половых факторов в геноме хирономид связано с транспозабельными элементами. Существует гипотеза [Martin, Lee, 1988], согласно которой полиморфизм по половым факторам является одним из важных факторов видообразования.

В последние годы получен широкий спектр молекулярных характеристик генома хирономид в целом и отдельных структурно-функциональных участков хромосом, таких как центромеры, теломеры, ядрышковые организаторы, КБ, экдизоновые и температурные пuffs [Кикнадзе и др., 1989a]. Одним из важных результатов молекулярно-цитологического исследования хирономид является открытие у них мобильных элементов. Вначале они были выявлены при клонировании фрагментов ДНК КБ *C. thummi*, затем удалось установить их локализацию в более чем 30 хромосомных сайтах. Локализация мобильных элементов варьирует у разных личинок одной и той же популяции, в связи с чем суммарное число сайтов составляет 80—90 на геном [Кикнадзе и др., 1987b, 1989a].

Таким образом, изменения кариотипа у разных видов хирономид связаны с достаточно широким спектром хромосомных перестроек: реципрокными транслокациями целых хромосомных плеч, слияниями хромосомных плеч, пара- и перичентрическими инверсиями, локальными изменениями массы ДНК в центромерных районах и в отдельных дисках интеркалярного гетерохроматина, делециями небольших участков, изменением локализации половых факторов и транспозабельных элементов. Комплекс этих перестроек обуславливает основные пути эволюции кариотипа в данном роде [Keyl, 1960b, 1962; Martin, 1979; Wilker, 1980; Кикнадзе и др., 1989a].

Комплексе *thummi*

Chironomus plumosus (Linnaeus) (фото 1)

Кариотип описан Н. Bauer [1936], Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959]. Фото карты плеч *A*, *E*, *F* даны у Н.-Г. Keyl [1962]. Картирование проведено с использованием в качестве стандарта рисунка дисков *C. piger*. Ф. Л. Максимова [1976] представила фотокарты всех плеч, используя собственный метод картирования. Ее фотокарты использованы в последующих работах по изучению хромосомного полиморфизма у *C. plumosus* и кариотипов видов группы *plumosus*, где рисунок дисков *C. plumosus* используется как стандарт [Максимова, 1976, 1977, 1980; Белянина, 1976a, 1977, 1983; Белянина и др., 1983; Провиз, 1984; Кикнадзе, Керкис, 1986; Кикнадзе и др., 1986, 1987a, б; Kiknadze, 1987; Шобанов, Демин, 1988]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромеры типичны для рода, четко выявляются. С-гетерохроматин в них исследован С. И. Беляниной, Л. Е. Сигаревой [1978], Р. Michailova [1987a]. Ядрышко одно в плече *G* вблизи центромеры. Для *C. plumosus* указывалось два КБ на плече *G* [Keyl, Keyl, 1959], в электронном микроскопе их обнаружено четыре: три в плече *G* (участки 2, 7, 8) и одно в плече *B* (участок 16) [Istomina, Kiknadze, 1989]. Вид высокополиморфен. Перестройки обнаружены во всех плечах. Во многих популяциях встречаются В-хромосомы. Рисунок дисков обнаруживает сходство со всеми видами группы *plumosus*, а также с *aberratus*, *holomelas* и *melanescens*. Плечо *A*. Четыре последовательности. Последовательность *plumosus* I (*phuA2*) идентична *muratensis* A2, *agilis* A1, *nudiventris* A1, *borokensis*

A1, сходна с *melanescens* и *holomelas*. Последовательность *plumosus* II (*pluA*) идентична *borokensis* A2, *nudiventris* A2, отличается простой инверсией. Последовательность *pluA5* является результатом перичентрической инверсии — 1 2 3 4 5 6 7 8 9 ^{a a} 12 11 ^{cb a} 10 ^{bc} 9 12, *pluIa* — результат сложной инверсии — 1 8 9 ^a 10 4 3 2 10 5 6 7 11 12 ^{cb abc}.

П л е ч о В. Две последовательности, отличающиеся простой инверсией. *PluB2* идентична *muratensis* B1 и *nudiventris* B3.

П л е ч о С. Две последовательности, отличающиеся простой инверсией. *PluC* идентична *balatonicus* C1 и *borokensis* C1.

П л е ч о D. Две последовательности, отличающиеся простой инверсией. *PluD4* (по: Максимова [1977]) идентична *balatonicus* D1.

П л е ч о E. Две последовательности, отличающиеся простой инверсией. *PluE* идентична *balatonicus* E1, *nudiventris* E1, *agilis* E1, *entis* E2, *borokensis* E1, *aberratus* E1.

П л е ч о F. Три последовательности, различающиеся простыми инверсиями. *PluF* идентична *nudiventris* F1, *muratensis* F1, *entis* F1, сходна с *aberratus*. *PluF3* идентична *borokensis* F2 и *agilis* F1.

П л е ч о G мономорфно. Гомологи всегда не спарены.

Chironomus agilis Schobanov, Djomin (фото 2)

Описание кариотипа и фотокарты всех плеч представлены Н. А. Шобановым, С. Ю. Деминым [1988], И. Е. Керкис с соавторами [1989] I. Kerkis et al. [1989]. Данный кариотип описан В. И. Провиз [1984, 1989] как принадлежащий *C. plumosus forma larvalis reductus* и И. И. Кикнадзе с соавторами [1987a] как кариотип *Chironomus* sp. N2. $2n = 8$. Сочетание плеч AB, CD, EF, G. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. AB и CD — метацентрики, EF — субметацентрик, G — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, хорошо выражены. Ядрышек два: одно вблизи центромерного, другое — вблизи теломерного конца G. Подобная структура плеча G — наиболее характерный признак кариотипа *C. agilis*. Колец Бальбиани три: два в G (участки 2, 7), третье в B (участок 16). Хромосомный полиморфизм обнаружен в плечах B и F. По рисунку дисков близок к *plumosus* и соответственно относится к группе *plumosus*.

П л е ч о А. Одна последовательность *agA1*, идентичная *plumosus* A1, *muratensis* E2, *borokensis* A1.

П л е ч о В. Две последовательности: *agB1* и *agB2*, отличаются простой инверсией.

П л е ч о С. Одна последовательность *agC1*, идентичная *pluC1*.

П л е ч о D. Одна последовательность *agD1* отличается от *plumosus* D двумя инверсиями.

П л е ч о E идентично *plumosus* E, *nudiventris* E1, *entis* E2, *borokensis* E1.

П л е ч о F. Одна последовательность *agF1*, отличающаяся от *plumosus* F одной инверсией. Идентична *plumosus* F3, *agilis* F1, *borokensis* F2.

П л е ч о G. Одна последовательность *agG1*. Она существенно отличается от *plumosus* за счет сложных инверсий. Гомологи частично конъюгируют.

Chironomus balatonicus Dévai, Wülker, Scholl (фото 3)

Описание кариотипа и фотокарты плеч A, E, F даны Gy. Dévai et al. [1983]. Фотокарты всех плеч с описанием хромосомной эволюции и хромосомного полиморфизма представлены И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис [1986], И. И. Кикнадзе с соавторами [1986], I. I. Kiknadze [1987], I. Kerkis et al. [1989]. Анализ рисунка дисков имеется также у Н. А. Петровой с соавторами [1986], Р. Michailova, J. Fischer [1986b]. Данный кариотип

был описан как кариотип *C. plumosus* (омская раса) Ф. Л. Максимовой [1980], С. И. Беляниной с соавторами [1983]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB, CD, EF, G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB, CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, четко выявляются, содержат С-гетерохроматин [Сигарева, 1985]. Ядрышко одно в *G* вблизи центромеры, колец Бальбиани четыре: три из них в плече *G* (участки 2, 7, 8) и одно в плече *B* (участок 16) [Istomina, Kiknadze, 1989]. Уровень хромосомного полиморфизма высок. Инверсии обнаружены в плечах *A, D, G*. Рисунок дисков обнаруживает сходство с членами групп *plumosus: plumosus, borokensis, nudiventris, agilis, entis*. Соответственно *C. balatonicus* относится к группе *plumosus*.

П л е ч о *A*. Две последовательности: *balA1* и *balA2* различаются простой инверсией.

П л е ч о *B*. Одна последовательность *balB1* отличается от *pluB* сложными инверсиями.

П л е ч о *C*. Одна последовательность, идентичная *plumosus* и *borokensis*.

П л е ч о *D*. Три последовательности: *balD1* идентична *plumosus D4*, *balD2* и *balD5* отличаются от *balD1* простыми инверсиями.

П л е ч о *E*. Идентично *plumosus E*, *nudiventris E1*, *agilis E1*, *entis E2*, *borokensis E1*.

П л е ч о *F*. Одна последовательность, идентичная *borF1*.

П л е ч о *G* идентично *plumosus*. Гомологи полностью или частично конъюгируют.

Chironomus bonus Shilova,
Djvarscheischvili (фото 4)

Описание кариотипа и фотокарты всех хромосомных плеч представлены И. Е. Керкис с соавторами [1989]. Сведения о числе хромосом с указанием на высокую частоту встречаемости В-хромосом имеются у С. И. Беляниной [1983]. $2n = 8 + В$. Данная формула кариотипа обусловлена исключительно высокой частотой встречаемости В-хромосомы у *C. bonus* (до 99,6 %). Возможно, что В-хромосома этого вида может рассматриваться как микрохромосома. Сочетание плеч *AB, CD, EF, G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, четко выделяются. Ядрышко одно в *G* вблизи центромеры. Кольца Бальбиани три: два в плече *G* (участки 7 и 8), одно в плече *B* (участок 16). Хромосомный полиморфизм не обнаружен. По рисунку дисков гомосеквентен *plumosus*.

Chironomus borokensis Kerkis, Filippova,
Schobanov et al. (фото 5)

Описание кариотипа и фотокарты всех хромосомных плеч представлены И. Е. Керкис с соавторами [1988]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB, CD, EF, G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы очень крупные, гетерохроматизированные — это характерный признак кариотипа *C. borokensis*. Ядрышко одно в плече *G* вблизи центромеры. Кольца Бальбиани два в *G* (участки 7 и 8). Уровень хромосомного полиморфизма высок. Перестройки обнаружены в плечах *A, B, D, G*. По рисунку дисков очень близок к *plumosus*, а также к видам группы *plumosus*.

П л е ч о *A*. Две последовательности: *borA1* идентична *plumosus I (A2 по: Максимова [1976])*, *borA2* — *plumosus II (A по: Максимова [1976])*.

П л е ч о *B*. Две последовательности: *borB2* идентична *plumosus B2*, *borB1* отличается простой инверсией.

П л е ч о *C*. Одна последовательность, идентичная *plumosus C* и *balatonicus C1*.

П л е ч о *D*. Две последовательности: *borD1* идентична *plumosus D*, *borD2* — *plumosus D4*.

П л е ч о *E* идентично *plumosus E*, *nudiventris E1*, *agilis E1*, *entis E2*.

П л е ч о *F*. Две последовательности: *borF1* идентична *balatonicus D1*, *borF2* — *plumosus F3*.

П л е ч о *G* отличается от *plumosus G* включенной инверсией. Гомологи всегда конъюгируют.

Chironomus entis Schobanov (фото 6)

Описание кариотипа и фотокарты представлены И. Е. Керкис с соавторами [1989]. Данный кариотип описан Н. М. Бухтеевой [1974] как кариотип *C. plumosus* и С. И. Беляниной с соавторами [1983] как *C. plumosus*, восточно-сибирская раса. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы, типичные для рода, легко выявляются. Ядрышко одно в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани три: два в плече *G* (участки 2 и 7), одно в плече *B* (участок 16). Уровень хромосомного полиморфизма высокий. Перестройки обнаружены в плечах *A*, *B* и *E*. По рисунку дисков близок к *plumosus* и другим видам группы *plumosus*.

П л е ч о *A*. Две последовательности: *EntA2* идентична *plumosus A2*, *borokensis A2*, *nudiventris A2*. Обнаружена перичентрическая инверсия, затрагивающая участок 12.

П л е ч о *B*. Две последовательности: *entB1* идентична *plumosus B2*, и *muratensis B1*, *entB2* отличается простой инверсией.

П л е ч о *C*. Две последовательности: *entC* сходна с *plumosus C1*, *entC2* отличается небольшой простой инверсией.

П л е ч о *E*. Несколько последовательностей. Под *entE1* описаны две, одна из них идентична *muratensis E1*, другая представляет последовательность с инверсией 2—9. *EntE2* идентична *plumosus E*, она найдена в гетерозиготе.

П л е ч о *F*. Три последовательности: *entF1* идентична *plumosus F*, *nudiventris F1*, *muratensis F1*. Две другие представляют собой маленькие простые инверсии.

П л е ч о *G*. Одна последовательность. Гомологи всегда частично конъюгируют.

Chironomus muratensis Ryser, Scholl, Wülker (фото 7)

Описание кариотипа и фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены Н. М. Ryser et al. [1983]. Фотокарты всех хромосомных плеч, хромосомная эволюция вида и хромосомный полиморфизм даны И. И. Кикнадзе, И. Е. Керкис [1986], И. И. Кикнадзе и др. [1986, 1989a], I. I. Kiknadze [1987], I. Kerkis et al. [1989]. Анализ картины дисков имеется у Р. Michailova, J. Fischer [1986b], Н. А. Петровой с соавторами [1986]. Данный кариотип был описан как кариотип *C. plumosus* (красноозерская раса) Ф. Л. Максимовой [1980], С. И. Беляниной с соавторами [1983] и как кариотип *C. kiknadzeae* [Michailova, Belyanina, 1984]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, несколько увеличены, содержат С-гетерохроматин [Сигарева, 1981, 1985]. Ядрышек два, в плече *G* вблизи центромеры и в плече *C* (участок 16). Колец Бальбиани четыре: три в плече *G* (участки 4, 5, 7) и одно в плече *B* (участок 16) [Istomina, Kiknadze, 1989]. Уровень хромосомного полиморфизма высок. Перестройки обнару-

жены в плечах *A, B, C, D, G*. По рисунку дисков близок к *plumosus* и видам группы *plumosus*.

П л е ч о А. Две последовательности, отличающиеся простой инверсией, *murA2* идентична *pluA2*, *agilis A1*, *nudiventris A1*.

П л е ч о В наиболее полиморфно. Четыре последовательности. *MurB1* идентична *plumosus B2* в сочетании с *plumosus B1*.

П л е ч о С. Одна последовательность. Отличается от *plumosus C* включенной инверсией.

П л е ч о D. Две последовательности: *murD1* и *murD2* различаются простой инверсией.

П л е ч о Е идентично *entis E1*, отличается от *plumosus E* двумя независимыми инверсиями.

П л е ч о F идентично *plumosus F*, *entis F1*, *nudiventris F1*.

П л е ч о G. Две последовательности: *murG1* и *murG2* различаются простой инверсией. Гомологи всегда конъюгируют.

Chironomus nudiventris Ryser, Scholl,
Wülker (фото 8)

Описание кариотипа и фотокарты плеч *A, E, F* представлены Н. М. Ryser et al. [1983]. Фотокарты всех плеч, хромосомная эволюция, хромосомный полиморфизм даны И. И. Кикнадзе и И. Е. Керкис [1984], И. И. Кикнадзе с соавторами [1986, 1987б, 1989а], I. I. Kiknadze [1987], I. Kerkis et al. [1989]. Анализ рисунка дисков рассматривают также Р. Michailova, J. Fischer [1986б], Н. А. Петрова с соавторами [1986]. Ранее Н. А. Петрова и Ф. Л. Максимова [1978] описали сходный кариотип, как кариотип хромосомной расы *C. plumosus* из оз. Красное Ленинградской обл., но он отличается наличием ядрышка в плече *A*. $2n = 6$. Сочетание плеч *AB, CD, GEF* (модифицированный комплекс *thummi*). Соотношение длин $GEF > AB > CD$. Все хромосомы метацентрики. Центромерные районы типичны для рода, хорошо выявляются. Ядрышко одно в *G* вблизи латентной центромеры. Колец Бальбиани два: в плече *G* (участок 7) и плече *B* (участок 16). Уровень хромосомного полиморфизма исключительно высок. Перестройки обнаружены во всех плечах. По рисунку дисков близок к *plumosus* и видам группы *plumosus*.

П л е ч о А. Две последовательности: *nudA1* идентичен *plumosus I (A2)*, *agilis A1*, *muratensis A2*, *borokensis A1*, *nudA2* идентична *plumosus II (A)*.

П л е ч о В. Очень полиморфно. Четыре последовательности: *nudB3* идентична *plumosus B2* и *muratensis B1*; *nudB1*, *nudB2* и *nudB4* отличаются друг от друга простыми инверсиями.

П л е ч о С. Очень полиморфно. Четыре последовательности, различающиеся включенными и перекрывающимися инверсиями. *NudC3* близка к *muratensis C1*.

П л е ч о D. Три последовательности: *nudD1* идентична *entis D1*; *nudD2* и *nudD3* отличаются от нее простыми инверсиями.

П л е ч о Е. Три последовательности: *nudE1* идентична *plumosus E*, *agilis E1*, *entis E2*, *balatonicus E1*, *borokensis E1*; *nudE2* имеет простую инверсию, *nudE3* — сложную.

П л е ч о F. Две последовательности: *nudF1* идентична *plumosus F*, *entis F1*, *muratensis F1*; *nudF2* имеет включенную инверсию.

Chironomus sp. J. (фото 9)

$2n = 8$. Сочетание плеч *AB, CD, EF, G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. По рисунку дисков, морфологии центромерных районов, локализации ядрышек, числу КБ очень близок к *C. nudiventris*. Отличается тем, что плечо *G* не соединено с плечом *E*, а свободно. В связи с этим *Chironomus* sp. J отличается от *C. nudiventris* числом хромосом. Плечо *G* характеризуется увеличенным прицентромерным гетерохроматином.

Описание кариотипа и фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959], Н.-Г. Keyl [1961, 1962]. Фотокарты всех плеч предложены С. И. Беляниной [1981б], но ею использовано произвольное деление хромосом на участки без сравнения с рисунком дисков стандарта (*C. piger* или *C. plumosus*), что затрудняет их использование при сравнительном анализе. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, четко выявляются, содержат С-гетерохроматин [Сигарева, 1981]. Ядрышек три — в плечах *G*, *C* и *E* (отличительная черта кариотипа *C. annularius*). Колец Бальбиани три в плече *G*. Есть указания на одно КБ [Белянина, 1981б]. Уровень хромосомного полиморфизма очень высок [Keyl, 1961, 1962; Белянина, 1981б; Петрова, Михайлова, 1986]. Обнаружено 20 типов парацентрических инверсий. Высокий уровень хромосомного полиморфизма коррелирует с большой изменчивостью морфологических признаков у личинок и имаго. Рисунок дисков имеет сходство с *plumosus*, *anthracinus*, *aberratus* и *melanotus*.

Плечо *A*. Три гомозиготных последовательности: *annA1* идентична *plumosus* I (*pluA2* по: Максимова [1976]) и *melanotus*; *annA2* идентична *plumosus* II (*pluA* по: Максимова [1976]) и *anthracinus*.

Плечо *E*. Одна последовательность *annE1*, отличающаяся от *plumosus* и *aberratus* простой инверсией 4d—6.

Плечо *F*. Две последовательности: *annF1* идентична *melanotus* и *anthracinus* I, *annF2* сходна с *anthracinus* II, отличающаяся инверсией 4dc—8a—c. В плече 7 локализован половой фактор.

Chironomus anthracinus Zetterstedt (фото 11)

Описание кариотипа и картирование плеч *A*, *F* у Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959], Н.-Г. Keyl [1962]. Сведения о кариотипе имеются у W. Wülker [1973], Н. А. Петровой с соавторами [1977], С. И. Беляниной [1983]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, тонкие. Ядрышек два — в плече *G* вблизи центромеры и в плече *F* (участок 9). Наличие ядрышка в плече *F* — отличительный признак *C. anthracinus*. КБ одно в *G* вблизи центромеры. Плечо *G* имеет рыхлую структуру с нечетким рисунком дисков (форма бантика). Хромосомный полиморфизм невысок. Гетерозиготные перестройки отмечены в плечах *A* и *E*. По рисунку дисков имеется сходство с *plumosus*, *melanotus*, *piger*.

Плечо *A*. Две последовательности: *anthA1* идентична *plumosus* II, *anthA2* — *plumosus* I.

Плечо *B*. Одна последовательность. Отличается от *plumosus* тремя перекрывающимися инверсиями.

Плечо *C*. Одна последовательность. Отличается от *plumosus* тремя включенными инверсиями.

Плечо *D*. Одна последовательность. Отличается от *plumosus* двумя перекрывающимися инверсиями.

Плечо *E* идентично *plumosus*. Гомологи часто не конъюгируют.

Плечо *F* идентично *melanotus* и *piger*. Две последовательности: *anthF1* и *anthF2* различаются простой инверсией. В плече *F* локализован половой фактор.

Плечо *G*. Гомологи всегда не конъюгируют.

Chironomus cingulatus Meigen (фото 12)

Описание кариотипа и фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959], Н.-Г. Keyl [1962]. Сведения о кариотипе имеются у Н. М. Бухтеевой [1980], С. И. Беляниной [1983]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, несколько увеличены. Ядрышек два: одно в плече *G* вблизи центромерного района, второе в плече *B*. Колец Бальбиани три: два в плече *G* и одно в плече *B* (участок 16). Хромосомные перестройки обнаружены в плечах *A*, *B*, *D* и *E*. Рисунок дисков имеет сходство с *plumosus*, *anthracinus* II, *aberratus*, *annularius*. Плечо *A*. Три последовательности: *cinA1* идентична *anthracinus* II, *cinA2*, и *cinA3* отличаются от нее простыми инверсиями. Плечо *B*. Две последовательности, различающиеся простой инверсией. Плечо *C*. Одна последовательность. Близка к *nudiventris* *C1*. Плечо *D*. Две последовательности: *cinD2* идентична *plumosus* *D*, *cinD1* отличается от нее простой инверсией 3b—8. Плечо *E*. Две последовательности: *cinE1* идентична *plumosus* *E* и *aberratus* *E*, *cinE2* отличается простой инверсией. Плечо *F*. Две последовательности: *cinF2* близка к *annularius* *F*, *cinF1* отличается от *cinF2* смещением участка 17—15 к теломерному концу [Keyl, 1962].

Chironomus melanotus Keyl (фото 13)

Описание кариотипа и фотокарты плеч *A*, *F* представлены Н.-Г. Keyl [1962], характеристики прицентромерного гетерохроматина — Н.-Г. Keyl, K. Hägele [1966, 1971]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение плеч $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Крупные центромеры, сильно гетерохроматизированные — четкий отличительный признак. Часто образуется неустойчивый хромоцентр. Ядрышко одно в плече *G* вблизи центромеры. Число КБ точно не установлено; в плече *G*, имеющем рыхлую структуру с нечетким рисунком дисков, их, по-видимому, два-три, в плече *B* одно. Хромосомный полиморфизм не отмечен. Рисунок дисков имеет сходство с видами, относящимися к разным группам: *plumosus*, *muratensis*, *piger*.

Плечо *A*. Идентично *plumosus* I (*pluA2*).

Плечо *B*. Одна последовательность. Отличается от *plumosus* четырьмя шагами инверсий.

Плечо *C*. Идентично *muratensis* *C1*.

Плечо *D*. Идентично *plumosus* *D*.

Плечо *E*. Идентично *plumosus* *E*.

Плечо *F*. Сходно с *piger* *F*, отличаясь небольшой делецией в участке 9ab [Keyl, 1961].

Плечо *G*. Нечеткий рисунок дисков. Гомологи не конъюгируют.

Chironomus obtusidens Goetghebuer (фото 14)

Кариотип описан Н.-Г. Keyl [1960b, 1961]. Фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены W. Wülker et al. [1983]. Картирование всех плеч проведено Н. А. Петровой и П. В. Михайловой [1986] без использования стандарта. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромеры типичные, четко выявляются. Ядрышко одно в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани два в плече *G*: одно функционирует во всех клетках, второе развивается в клетках специаль-

ной доли. Уровень хромосомного полиморфизма низкий. Только в плече *F* найдена небольшая гетерозиготная инверсия [Петрова, Михайлова, 1986]. Рисунок дисков детально не изучен.

Chironomus sp. B. (фото 15)

$2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин хромосом $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы сильно увеличены. В хромосоме *AB* центромерный гетерохроматин часто в гетерозиготном состоянии. Ядрышек два: в плече *G* близ центромерного конца и в плече *D*. Возможно, что в плече *G* вблизи теломерного конца также имеется ядрышко, которое не всегда развито. Колец Бальбиани два в плече *G*. Гетерозиготные инверсии отмечены в плечах *A* и *C*. По рисунку дисков существенно отличается от видов группы *plumosus*.

Chironomus piger Strenzke (фото 16)

Кариотип описан Н.-Г. Keyl [1957, 1961], Н.-Г. Keyl, К. Strenzke [1956]. *C. piger* рассматривается рядом авторов как подвид *C. thummi* [Keyl, 1957; Hägele, 1975, 1977, 1986; Schmidt et al., 1980], другие же считают его самостоятельным видом [Lindeberg, Wiederholm, 1979]. Генетически близок к *C. thummi (riparius)* [Гундерина и др., 1986; Gunderina et al., 1989]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. Соотношение длин $AB > CD > EF > G$. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — акроцентрик. Центромерные районы типичны для вида, четко выделяются. С-гетерохроматин изучен К. Hägele [1977], К. Hägele, Н. Speier [1988] и Л. Е. Сигаревой [1981, 1985]. Ядрышко одно в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани три: два из них (BRc и BRb) постоянно функционируют во всех клетках железы, третье (BRa) развивается только в клетках специальной доли железы. Уровень хромосомного полиморфизма низок. Рисунок дисков принят за стандарт при картировании хромосом всех видов рода *Chironomus* [Keyl, 1961, 1962]. При описании кариотипов новых видов рода *Chironomus* необходимо использовать этот стандарт.

Chironomus thummi Kieffer
(*C. riparius* Meigen) (фото 17)

В СССР был известен до 1960 г. как *C. dorsalis* [Константинов, 1950, 1958]. Кариотип описан Н. Bauer [1935] и Н.-Г. Keyl [1957, 1961]. Карты всех плеч представлены Н.-Г. Keyl [1957], Н.-Г. Keyl, К. Strenzke [1956], Н. Hägele [1970]. Широко используется как лабораторная культура [Hägele, 1975; Кикнадзе и др., 1975, 1985, 1989a]. Подробно исследован пуффинг на протяжении двух последних личиночных возрастов и при метаморфозе [Кикнадзе, Филатова, 1960; Кикнадзе, 1965, 1972, 1976, 1978]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AB*, *CD*, *EF*, *G*. *AB* и *CD* — метацентрики, *EF* — субметацентрик, *G* — акроцентрик. Масса прицентромерного гетерохроматина существенно увеличена [Keyl, 1957; Кикнадзе и др., 19886] и дает положительную С-окраску [Hägele, 1977, 1986; Сигарева, 1981, 1985]. Ядрышко одно, в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани три: BRb и BRc функционируют во всех клетках железы, BRa развивается только в клетках специальной доли [Kiknadze et al., 1985]. Уровень хромосомного полиморфизма низок. Но спектр хромосомных перестроек весьма широк при малой частоте их встречаемости как в природных, так и в лабораторных популяциях [Кикнадзе и др., 19886]. По рисунку дисков идентичен с *C. piger*, отличаясь от него увеличенной массой ДНК в центромерных районах и некоторых дисках [Keyl, 1965].

Комплексе *pseudothummi*
Chironomus apralinus Meigen.
(*C. halophilus* Kieffer) (фото 18)

Кариотип описан Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959], Н.-Г. Keyl [1962]. Фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены Н.-Г. Keyl [1962]. Сведения о кариотипе имеются у С. И. Беляниной [1983], И. И. Кикнадзе с соавторами [1988a]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AE*, *CD*, *BF*, *G*. Соотношение длин хромосом $BF \geq CD > AE > G$. *BF* и *CD* — метацентрики, *AE* — субметацентрик, *G* — акроцентрик. Центромерные районы, типичные для рода, выявляются нечетко. Ядрышко одно, в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани два: одно в плече *G* (в центре *G*), выявляется постоянно, второе (вблизи теломерного конца) выявляется не всегда. Хромосомный полиморфизм отмечен в плече *A*. По рисунку дисков имеет сходство с *acidophilus*, *dorsalis*, *luridus*, *holomelas*.

П л е ч о *A*. Две последовательности: *aprI* и *aprII*, отличающиеся простой инверсией 12—14. *AprI* отличается от *dorsalis* и *luridus* двумя инверсионными шагами.

П л е ч о *E*. Идентично *acidophilus* и *luridus*.

П л е ч о *F*. Идентично *holomelas* и *dorsalis*.

Chironomus dorsalis Meigen (фото 19)

Кариотип описан Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959]. Фотокарты плеч *A*, *E*, *F* даны Н.-Г. Keyl [1962]. Сведения о кариотипе имеются у И. И. Кикнадзе с соавторами [1988a]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AE*, *CD*, *BF*, *G*. Соотношение длин $BF \geq CD > AE > G$. *CD* и *BF* — метацентрики, *AE* — субметацентрик, *G* — акроцентрик. Центромерные районы типичны для рода, хорошо выражены. Ядрышко одно, в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани два: одно (в центре плеча *G*) хорошо развито во всех клетках, второе (вблизи теломеры) развивается в клетках специальной доли. Хромосомный полиморфизм не обнаружен. По рисунку дисков имеет сходство с *melanescens*, *holomelas*, *piger*.

П л е ч о *A*. Отличается от *melanescens* и *holomelas* простой инверсией 4—10.

П л е ч о *E*. Отличается от *piger* двумя перекрывающимися инверсиями.

П л е ч о *F*. Идентично *holomelas*.

Chironomus luridus Strenzke (фото 20)

Кариотип описан Н. Bauer [1936], Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959]. Фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены Н.-Г. Keyl [1962]. Сведения о кариотипе имеются у Н. М. Бухтеевой [1980], И. И. Кикнадзе с соавторами [1988a]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AE*, *CD*, *BF*, *G*. Соотношение длин $BF > CD > AE > G$. *CD* и *BF* — метацентрики, *AE* — субметацентрик, *G* — акроцентрик. Центромерные районы типичны для рода. Ядрышко одно, в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани четыре: три из них в плече *G*, два развиты во всех клетках железы, одно (вблизи теломерного конца) развивается только в клетках специальной доли, четвертое локализовано в плече *F*. Вид высокополиморфный. До 80—85 % личинок могут быть гетерозиготами по инверсиям. Гетерозиготные инверсии найдены в плечах *A*, *E*, *C*, *B*, *F*. По рисунку дисков близок к *dorsalis* и *holomelas*.

П л е ч о *A*. Две последовательности: *lurA1* идентична *dorsalis*, *lurA1* и *lurA2* отличаются простой инверсией.

П л е ч о *E*. Две последовательности: *lurE1* идентична *acidophilus*, *lurE2* отличается простой инверсией.

П л е ч о *F*. Очень полиморфно. Н.-Г. Keyl [1962] выделил четыре последовательности *lurI*, *lurII*, *lurIIa*, *lurIII*, отличающиеся друг от друга простыми инверсиями. *LurI* сходна с *holomelas* и *dorsalis*, отличаясь простой инверсией 1ki — 13d.

Плечо *B*. Четыре последовательности.

Плечо *C*. Две последовательности.

Плечо *G*. Одна последовательность. С помощью клонированной ДНК установлена гомология ДНК колец Бальбиани *C. luridus* с BRc, BRb и BRa *C. thummi* [Кикнадзе и др., 1989a].

Chironomus melanescens Keyl (фото 21)

Фотокарты хромосомных плеч представлены Н.-Г. Keyl [1961, 1962], W. Wülker et al. [1981]. Хромосомный полиморфизм описан W. Wülker et al., [1981], И. И. Кикнадзе с соавторами [1988a]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AE*, *CD*, *BF*, *G*. Соотношение длин $BF > CD > AE > G$. *CD* и *BF* — метацентрики, *AE* — субметацентрик, *G* — акроцентрик. Центромерные районы типичны для рода, тонкие. Ядрышко одно, в плече *G* вблизи центромеры. Кольцо Бальбиани четыре: три в плече *G*, два из них (в центре *G*) постоянно развиты во всех клетках железы, третье (участок A2b) развивается только в клетках специальной доли, четвертое локализовано в плече *B*. Н.-Г. Keyl [1962] указывает на отсутствие хромосомного полиморфизма в популяциях из ФРГ. В популяциях из СССР (Рязанская, Ярославская области) полиморфизм обнаружен. По рисунку дисков близок к *pseudothummi*, *piger*, *holomelas*.

Плечо *A*. Две последовательности: *melsA1* и *melsA2*, отличающиеся простой инверсией. *MelsA1* идентична *holomelas*, от *pseudothummi* отличается простой инверсией.

Плечо *E*. Сходно с *piger*, отличаясь от него перемещением участка 1e — 3e между участками 11—12.

Плечо *C*. Две последовательности, различающиеся простой инверсией.

Плечо *G*. Три последовательности: *melsG1* идентична с *piger* и *thummi*, *melsG2* отличается простой инверсией в дистальном конце, а *melsG3* простой инверсией, захватывающей оба КБ. Установлена гомология ДНК колец Бальбиани *C. melanescens* с BRa, BRb и BRc *C. thummi* [Кикнадзе и др., 1989a].

Chironomus pankratovae Grebenjuk, Kiknadze et Belyanina (фото 22)

Описание кариотипа, хромосомного полиморфизма и фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены Л. П. Гребенюк с соавторами [1989]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AE*, *CD*, *BF*, *G*. Соотношение длин $BF > CD > AE > G$. *CD* и *BF* — метацентрики, *AE* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, выявляются нечетко. Ядрышек два в плече *G*: одно непосредственно вблизи центромеры, второе в середине плеча *G*. Кольцо Бальбиани четыре: три в плече *G*, два из них (вблизи центрального ядрышка) функционируют во всех клетках, третье развивается в клетках специальной доли, четвертое — в плече *F*. Хромосомный полиморфизм обнаружен в плече *A*: *pankA1* отличается от *pankA2* простой инверсией 11—2k—d. *PankA2* идентична *holomelas*.

Плечи *E* и *F*. Имеют рисунок дисков, не встречающийся у других видов комплекса *pseudothummi*.

Chironomus pseudothummi Strenzke (фото 23)

Кариотип описан Н.-Г. Keyl, I. Keyl [1959]. Фотокарты плеч *A*, *E*, *F* у Н.-Г. Keyl [1962]. Сведения о кариотипе имеются у С. И. Беляпиной [1983] и И. И. Кикнадзе с соавторами [1988a]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AE*, *CD*, *BF*, *G*. Соотношение длин $BF > CD > AE > G$. *CD* и *BF* — метацентрики, *AE* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, тонкие. Ядрышко одно в плече *G* вбли-

зи центромеры. Колец Бальбиани четыре: три в плече *G*, два из них развиты во всех клетках железы, одно развивается только в клетках специальной доли, четвертое — в плече *B*. Хромосомный полиморфизм обнаружен в плече *G* и очень редок в плече *E*. Рисунок дисков близок к *piger*, *dorsalis*, *holomelas*, *aprilinus*.

Плечо *A*. *PsthA1* близка к *piger*, отличается простой инверсией 4—12.

Плечо *E*. *PsthE1* идентична *piger*, *psthE2* отличается микроинверсией 5a—6b.

Плечо *F*. Отличается от *dorsalis*, *holomelas*, *aprilinus* перемещением участка 16—19 к центромерному району.

Плечо *G*. Полиморфно. *PsthG1* и *psthG2* различаются простой инверсией. Установлена гомология ДНК колец Бальбиани *C. pseudothummi* с *BRa*, *BRc* и *BRb C. thummi* [Кикнадзе и др., 1989a].

Chironomus uliginosus Keyl (фото 24)

Кариотип описан Н.-Г. Keyl [1960a], фотокарты плеч *A*, *E*, *F* представлены Н.-Г. Keyl [1962]. Сведения о кариотипе из восточно-европейских популяций имеются у И. И. Кикнадзе с соавторами [1988a]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AE*, *CD*, *BF*, *G*. Соотношение длин $BF > CD > AE > G$. *CD*, *BF* — метацентрики, *AE* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Центромерные районы типичны для рода, тонкие. Ядрышко одно в плече *G* вблизи центромеры. Колец Бальбиани четыре: три из них в плече *G*, два развиты во всех клетках железы, третье только в клетках специальной доли, четвертое локализовано в плече *F*. Хромосомный полиморфизм не обнаружен. По рисунку дисков близок к *dorsalis*, *luridus*, *aprilinus*, *halophilus*, *holomelas*.

Плечо *A*. Сходно с *dorsalis* и *luridus*, отличаясь перемещением участка 1k — 9 в участок 17 и инверсией 4d — 9a.

Плечо *E*. Идентично *acidophilus*, *luridus*, *halophilus*.

Плечо *F*. Сходно с *holomelas*, *dorsalis*, *halophilus*, отличаясь двумя независимыми инверсиями.

Плечо *G* сходно с *pseudothummi*.

Комплекс *parathummi*

Chironomus parathummi Keyl (фото 25)

Кариотип описан Н.-Г. Keyl [1961]. Сведения о кариотипе есть у И. И. Кикнадзе с соавторами [1988a]. $2n = 8$. Сочетание плеч *AC*, *DE*, *BF*, *G*. Соотношение длин $BF > AC > DE > G$. Центромерные районы типичны для рода, четко выражены. *AC* и *BF* — метацентрики, *DE* — субметацентрик, *G* — телоцентрик. Ядрышко одно, в плече *G* непосредственно около центромеры. Колец Бальбиани два в плече *G*. Хромосомный полиморфизм обнаружен в плече *G*. *ParG1* и *parG2* отличаются большой инверсией, *parG1* и *parG3* — небольшой инверсией.

Род *Camptochironomus* Kieffer

Из шести известных видов этого рода подробные сведения о структуре кариотипа имеются для двух видов — *C. tentans* и *C. pallidivittatus*. Эти виды рассматриваются как виды-близнецы и их кариотипы имеют большое сходство. Наблюдается четкая гомология хромосомных плеч с таковыми в роде *Chironomus*, но сочетание их иное (комплекс *camptochironomus* — *CF*, *AB*, *AD*, *G*). Обнаружен кариотип с модифицированным комплексом *camptochironomus* (*CF*, *AB*, *GED*). В отличие от рода *Chironomus* в кариотипах видов рода *Camptochironomus* ядрышки располагаются, как правило, не в короткой, а в длинных хромосомах.

Описание кариотипа и хромосомные карты представлены Н. Bauer [1945], W. Beermann [1955, 1962]. Сведения о кариотипе имеются у С. И. Беляшиной [1968], Н. М. Бухтеевой [1980], В. Я. Панкратовой с соавторами [1980]. Детально описан пуффинг [Beermann, 1955, 1962; Colman, Stockert, 1975] и хромосомный полиморфизм [Acton, 1955, 1957, 1958, 1959; Бухтеева, 1980; Панкратова и др., 1980; Michailova, 1985]. Широко используется в экспериментальных исследованиях [Edström, 1974; Daneholt, 1975]. $2n = 8$. Сочетание плеч CF (I), AB (II), ED (III), G (IV). Соотношение длин хромосом $I > II > III > IV$. Хромосомы I и II — метацентрики, III — субметацентрик, IV — телоцентрик. Морфология центромерных районов сходна с таковыми в роде *Chironomus*. Локализация гстерохроматина определена Л. Е. Сигаревой [1985]. Ядрышек два: в хромосомах II и III. Локализация ядрышкового организатора в хромосоме II может изменяться вследствие парацентрической инверсии. В природных популяциях обнаружены 4 кариологические расы по локализации ядрышка. В некоторых популяциях оно выявлено в хромосоме I. Колец Бальбиани четыре: три из них — BR1, BR2 и BR3 — в хромосоме IV, четвертое BR6 — в хромосоме III. В природных популяциях наиболее развито и постоянно активно BR2; BR6 встречается редко, но может быть индуцировано у всех личинок в экспериментальных условиях при обработке галактозой. Уровень хромосомного полиморфизма очень высок.

Camptochironomus pallidivittatus (Malloch)

Описание кариотипа и хромосомные карты у W. Beermann [1955, 1962], сведения о кариотипе у Н. М. Бухтеевой [1980], С. И. Беляшиной [1983]. $2n = 8$. Основные характеристики кариотипа сходны с *C. tentans*. Различия связаны прежде всего с наличием всего одного ядрышка (в хромосоме II). Однако отмечены природные популяции с двумя ядрышками. Существенны различия в числе КБ. Их шесть: в хромосоме IV их три (BR1, BR2, BR3) во всех клетках железы и четыре (BR1, BR2, BR3 и BR4) в клетках специальной доли, в хромосоме IV изредка встречается BR5 в популяции из Финляндии, BR6 в хромосоме III иногда встречается в природных популяциях, но может быть индуцировано галактозой.

Camptochironomus sp. N 1 (фото 27)

Кариотип описан впервые. $2n = 6$. Сочетание плеч CF , AB , GED . Подобное сочетание плеч до сих пор не было известно. Оно представляет ранее не описанный цитокомплекс, который может быть обозначен *modified camptochironomus*. Соотношение длин $GED > CF > AB$. CF и AB — метацентрики, GED — субметацентрик. Центромерные районы сходны с таковыми в роде *Chironomus*, легко идентифицируются. Ядрышко одно, в плече B . Колец Бальбиани три — в плече G . BR1 и BR2 развиты во всех клетках железы, BR3 — только в клетках специальной доли. Уровень хромосомного полиморфизма высок. Перестройки обнаружены в плечах A , B , C . Не исключено, что при исследовании имаго вид может быть отнесен к роду *Chironomus*.

Род *Glyptotendipes* Kieffer

Достаточно хорошо изучен кариологически. Из 18 известных видов рода кариотипы описаны для 7 видов. У всех видов $2n = 8$, четко выявляются центромерные районы. Три пары хромосом крупные, четвертая

короткая. Ядрышко и кольца Бальбиани, как правило, локализованы в короткой хромосоме IV. Лишь у одного вида *G. barbipes* ядрышко имеется на каждой из 3 крупных пар хромосом. В эволюции кариотипа выявляются несколько направлений: изменение рисунка дисков за счет фиксированных инверсий, появление новых паттернов дисков вследствие сложных хромосомных перестроек, изменение массы околоцентромерного гетерохроматина. В результате гомозиготных инверсий формировались кариотипы *G. gripekoveni*, *G. glaucus*, *G. caulicola* и *G. paripes*. Рисунок дисков у филогенетически более молодых видов изменялся за счет дупликаций отдельных частей генома [Michailova, 1985]. Для *G. barbipes* характерно резкое увеличение прицентромерного гетерохроматина, по рисунку дисков он имеет мало сходства с остальными видами. Более подробно описываются кариотипы видов, представленных в атласе.

Glyptotendipes barbipes (Staeger) (фото 28)

Кариотип описан Н. Bauer [1936], В. Basrur [1957], С. И. Беляниной [1968]. Фотокарты представлены Г. Н. Мисейко с соавторами [1971], хромосомные карты — L. Walter [1973]. Более широко используются модифицированные карты Г. Н. Мисейко с соавторами [Martin, Porter, 1973], в которых принято обозначать плечи хромосом по системе Н.-Г. Keyl [1962] — A, B, C, D, E, F, G. Эти плечи не гомологичны таковым в роде *Chironomus*. Хромосомный полиморфизм исследован В. Basrur [1957], Г. Н. Мисейко с соавторами [1971], J. Martin, D. L. Porter [1973], L. R. Hilburn, W. R. Athley [1976], Т. М. Гринчук, П. В. Михайловой [1979], С. И. Беляниной [1982], Л. В. Ферег [1985]. $2n = 8$. Сочетание плеч AB (I), CD (II), EF (III), G (IV). Соотношение длин $I = II > III > IV$. Крупные хромосомы — субмета- (мета) центрики, короткая — телоцентрик. Центромерные районы очень крупные и сильно гетерохроматизированы. Вид полинуклеоларен. Ядрышек три, они локализованы в хромосомах I, II, III. Колец Бальбиани два, в плече G. Уровень хромосомного полиморфизма очень высок. Перестройки найдены во всех плечах. На основании частоты встречаемости гомозиготных инверсий выделены три кариологические расы — неарктическая, палеарктическая и причерноморская.

Glyptotendipes glaucus (Meigen) (фото 29)

Кариотип описан С. И. Беляниной [1968], Г. Н. Мисейко, Б. Х. Минсариновой [1974]. Фотокарты даны Г. Н. Мисейко, Б. Х. Минсариновой [1974], Р. Michailova [1979, 1985]. Хромосомный полиморфизм рассмотрен Г. Н. Мисейко, Б. Х. Минсариновой [1974], Н. А. Петровой с соавторами [1986]. $2n = 8$. Соотношение длин хромосом $I \geq II > III > IV$. Центромерные районы выражены нечетко. Вид полинуклеоларный: по два ядрышка в хромосомах III и IV, одно — в хромосоме I. Два КБ в хромосоме IV. Хромосомный полиморфизм обнаружен во всех плечах. Найдено 13 типов парацентрических инверсий.

Glyptotendipes paripes Edwards (фото 30)

Описание кариотипа и фотокарты представлены Г. Н. Мисейко с соавторами [1971], Г. Н. Мисейко, Б. Х. Минсариновой [1974], Р. Michailova [1979, 1985, 1987], Р. Michailova, N. Petrova [1984], Н. А. Петровой, Л. В. Ферег [1985], Л. В. Ферег [1985]. $2n = 8$. Сочетание плеч AB, CD, EF, G. Соотношение длин $I > II > III > IV$. Хромосомы I и II — метацентрики, III — субметацентрик, IV — акроцентрик. Центромерные районы нечеткие, содержат мало С-гетерохроматина [Сигарева, 1985]. Ядрышко одно, в хромосоме IV. Колец Бальбиани три, все в хромосоме IV. Уровень хромосомного полиморфизма очень высок. Пере-

стройками охвачены плечи *A*, *B* и *G*, особенно плечо *B*. Более 95 % всех обнаруженных у данного вида хромосомных перестроек приходится на это плечо. В остальных плечах частота встречаемости хромосомных перестроек низка.

Glyptotendipes gripekoveni Kieffer (фото 34)

Кариотип описан J. Dvořák et al. [1970], P. Michailova [1979, 1985, 1987a], Л. В. Фегер [1985]. $2n = 8$. Соотношение длин $I > II > III > IV$. Хромосомы I и II — метацентрики, III — субметацентрик, IV — акроцентрик. Центромерные районы крупные, гетерохроматизированные. Ядрышко одно в хромосоме IV. Колец Бальбиани два, также в хромосоме IV. Хромосомный полиморфизм высок. Перестройки обнаружены в II и III. Наблюдаются нарушения в конъюгации гомологов без видимых изменений в рисунке дисков. Обнаружены случаи гетероморфизма гомологов по массе прицентромерного гетерохроматина в хромосомах I и II.

Р о д *Lipiniella* Shilova

Для двух известных в этом роде видов установлена структура кариотипа. Отмечены изменчивость числа хромосом ($2n = 4$ и $2n = 6$) и значительные различия в рисунке дисков между видами [Кикнадзе и др., 1989б]. Имеются сведения о существовании еще одного вида рода *Lipiniella* с $2n = 8$, но подробной характеристики кариотипа не представлено [Белянина, 1983].

Lipiniella arenicola Shilova (фото 32)

Описание кариотипа и фотокарты представлены И. Е. Керкис с соавторами [1985], И. И. Кикнадзе с соавторами [1989б], I. I. Kiknadze et al. [1989]. $2n = 6$. Три телоцентрические хромосомы объединены своими центромерными участками в общий хромоцентр. Наличие хромоцентра — характерный признак кариотипа данного вида. Хромосомы примерно равной длины. Ядрышек два, в хромосомах I и III. Колец Бальбиани два: в хромосоме I непосредственно вблизи ядрышка и в хромосоме III дистально от ядрышка. Уровень хромосомного полиморфизма невысок. Обнаружена одна инверсия в хромосоме III.

Lipiniella moderata Kalugina (фото 33)

Описание кариотипа и фотокарты представлены И. И. Кикнадзе с соавторами [1989б], I. I. Kiknadze et al. [1989]. $2n = 4$. Соотношение длин: хромосома I больше хромосомы II почти в 2 раза. Центромерные районы четко выражены. Хромоцентра нет, в отличие от *L. arenicola*. Хромосома I — метацентрик, хромосома II — телоцентрик. Ядрышек три: одно в хромосоме I, два в хромосоме II. Колец Бальбиани четыре: одно в хромосоме I (BR1), три в хромосоме II (BR2, BR3 и BR4), BR4 развивается только в клетках специальной доли. Уровень хромосомного полиморфизма высок. Перестройки найдены в обеих хромосомах: по одной инверсии в плечах 1L и 1R и два типа инверсий в хромосоме II. Самцы двух видов *Lipiniella* могут быть хорошо различимы по структуре кариотипа. Для этой цели используются политенные хромосомы клеток мальпигиевых сосудов. Наиболее характерным отличительным признаком служит наличие хромоцентра у *L. arenicola*.

Р о д *Cryptochironomus* Kieffer

Кариологически род изучен слабо. Имеются сведения о структуре двенадцати карiotипов [Вауер, 1936; Нестерова (Белянина), 1967; Мисейко, Попова, 1970а, б; Петрова и др., 1981; Белянина, 1983; Фегер, 1985], но только три из них связаны с определенными видами (*C. psittacinus*, *C. vulneratus*, *C. obreptans*). Для этих видов сведения о выведении имаго из личинок при определении вида имеются только для *C. psittacinus* [Фегер, 1985]. Остальные карiotипы описаны при изучении личинок группы *defectus*, которые морфологически не различаются, а о выведении имаго не сообщается. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что для видов рода *Cryptochironomus* характерно уменьшенное число хромосом ($2n = 4$ и $2n = 6$) по сравнению с родом *Chironomus*. Четкой гомологии хромосомных плеч с родом *Chironomus* не обнаруживается. Изменение чисел хромосом у разных видов рода связано со сложными перестройками, а не с простым слиянием плеч.

Cryptochironomus psittacinus Meigen (фото 34, а, б)

Описание карiotипа и фотокарты представлены Н. А. Петровой с соавторами [1981], Л. В. Фегер [1985]. Карiotип впервые обнаружен Г. Н. Мисейко и В. С. Поповой [1970а] как карiotип 3 при кариологическом изучении личинок *C. gr. defectus*. $2n = 6$. Соотношение длин $I = II = III$. Все хромосомы субметацентрические. Центромерные районы выражены нечетко. Ядрышек два, в хромосомах I и II. КБ одно, в хромосоме I. Оно хорошо развито в клетках основной доли, но редуцировано в клетках специальной доли. В клетках специальной доли слабо развиты и ядрышки.

Cryptochironomus gr. defectus (карiotип 1) (фото 35)

Описание карiotипа и фотокарты представлены Г. Н. Мисейко и В. С. Поповой [1970а, б]. Сведения о карiotипе у С. И. Беляниной [1983]. $2n = 6$. Соотношение длин $I = II = III$. Все хромосомы субметацентрические. Центромерные районы представлены крупными дисками, содержащими С-гетерохроматин [Сигарева, 1985]. Для данного карiotипа характерно исключительно высокое число функционально активных участков хромосом. Основных ядрышек четыре: в хромосомах I, II и III. Кроме того, в природных популяциях в хромосоме I встречаются еще четыре добавочных ядрышка. КБ одно, в хромосоме I вблизи основного ядрышка. Уровень хромосомного полиморфизма очень высок. Перестройки обнаружены во всех хромосомах. Найдено 18 типов инверсий в различных комбинациях. Для этого вида весьма характерен особый тип хромосомных aberrаций — гетерозиготность по пuffed и ядрышкам.

Cryptochironomus ussouriensis Goetghebuer (фото 36)

Карiotип ранее не был описан. $2n = 6$. Все три политенные хромосомы длинные, две из них мета- или слабо субметацентрические. Центромерные районы гетерохроматизированы. Крупное ядрышко локализовано в хромосоме II, а хорошо развитое КБ — в хромосоме I. В карiotипах разных личинок встречаются дополнительные ядрышки и пuffed. В клетках специальной доли уровень политении хромосом значительно выше, чем в клетках основной доли. Ядрышки и КБ в них, напротив, развиты слабее, иногда совсем редуцированы. Уровень хромосомного полиморфизма высок. Вследствие инверсий положение ядрышек может меняться.

Cryptochironomus gr. defectus (кариотип 2,
C. obreptans. Walker) (фото 37)

Кариотип описан Г. Н. Мисейко и В. С. Поповой [1970a] как кариотип 2 *Cryptochironomus gr. defectus*, С. И. Беляниной [1983] — как кариотип *C. obreptans*. $2n = 4$. Хромосома I вдвое длиннее хромосомы II. Центромерные районы политенных хромосом морфологически выражены нечетко. Исходя из морфологии митотических и мейотических хромосом можно сделать заключение о том, что длинная хромосома I является метацентрической, короткая — акро- или телоцентрической. С-окраска это подтверждает [Сигарева, 1985]. Ядрышек два: в хромосомах I и II. Колец Бальбиани два: одно в хромосоме I, недалеко от ядрышка, другое — в хромосоме II. Положение последнего меняется вследствие инверсии. Активность ядрышек и колец Бальбиани различается в клетках основной и специальной долей: в основной доле они развиты очень хорошо, в специальной — часто редуцированы. Необходимо обратить внимание на то, что в клетках специальной доли хромосомы имеют значительно более высокий уровень политении. Уровень хромосомного полиморфизма существенно меняется в разных популяциях. Он очень высок в волжских популяциях, но значительно ниже в новосибирских.

Р о д *Endochironomus* Kieffer

К настоящему времени кариологически исследованы 4 вида данного рода: *E. albipennis* ($2n = 6$), *E. tendens* ($2n = 6$), *E. nigricans* ($2n = 6$), *E. impar* ($2n = 8$). Имеются также сведения о четырех кариотипах неидентифицированных видов с $2n = 6$ и $2n = 8$ [Bauer, 1936; Белянина, 1978, 1980, 1981a, 1983; Michailova, Gercheva, 1982; Michailova, 1987b]. Число хромосом у разных видов изменчиво ($2n = 6$ и $2n = 8$). Сравнительный анализ кариотипов позволил выявить элементы гомологии хромосомных плеч разных видов и применить систему Н.-Г. Keyl [1962], обозначив их A, B, C, D, E, F, G [Michailova, Gercheva, 1982; Michailova, 1987b]. Плечи не гомологичны с таковыми рода *Chironomus*.

Endochironomus albipennis Meigen (фото 38)

Описание кариотипа и фотокарты представлены С. И. Беляниной [1981a, 1983] и П. Михайловой [Michailova, 1987b]. Обозначения хромосом у авторов разные. Здесь использована система Р. Michailova [1987b]. $2n = 6$. Сочетание плеч AD (I), BC (II), GEF (III). Все три хромосомы метацентрические. Центромерные районы в политенных хромосомах выражены нечетко. Ядрышко одно, в хромосоме I. Колец Бальбиани три: два в хромосоме I и одно в хромосоме III. Для хромосомы II характерны два крупных пуфа, один в участке 2 плеча C, другой в участке 9 плеча D. Хромосомный полиморфизм очень высок (более трех инверсий на особь), особенно в хромосоме I. Рисунок дисков близок к *E. nigricans* [Michailova, 1987b].

Endochironomus tendens Fabricius (фото 39)

Описание кариотипа и фотокарты представлены С. И. Беляниной [1978, 1983] и Р. Michailova, Р. Gercheva [1982]. $2n = 6$. Сочетание плеч EF (I), CD (II), AB (III). Соотношение длин I = II = III. Все хромосомы метацентрические. Центромерные районы крупные гетерохроматизированные. Ядрышко и кольца Бальбиани в хромосоме II. Хромосомный полиморфизм высок. Выявлено более 17 типов хромосомных перестроек. Обнаружены В-хромосомы.

Endochironomus impar Walker

Кариотип описан С. И. Беляниной [1980]. Фотокарты представлены С. И. Беляниной [1980] и Р. Michailova, Р. Gersheva [1982]. Обозначения плеч и номера хромосом различаются у авторов. В настоящем описании используется система обозначений Р. Michailova, Р. Gersheva [1982]. $2n = 8$. Сочетание плеч AB (I), CD (II), EF (III) и G (IV). Соотношение длин $I > II > III > IV$. Три пары крупных хромосом метацентрические, короткая — телоцентрическая. Центромерные районы четко выделены. Хорошо развитое ядрышко расположено близ центромерного конца хромосомы IV. Кроме того, во всех трех крупных хромосомах присутствуют большие функционально активные участки. К какой категории активных участков они относятся (ядрышки, кольца Бальбиани, пурифты), еще предстоит уточнить. Важно отметить, что при исследовании кариотипов личинок *E. impar* с Полярного Урала обнаружено уменьшение числа хромосом до $2n = 6$ [Белянина, 1980]. В этом случае произошло тандемное слияние короткой хромосомы IV с одной из длинных хромосом. Необходим дальнейший таксономический и кариологический анализ для выяснения этого феномена. У личинок *E. impar* с $2n = 8$ не обнаружено хромосомного полиморфизма, у личинок с $2n = 6$ выявлены 4 типа гетерозиготных инверсий.

Род *Fleuria* Kieffer

В роде известен один вид *F. lacustris*. Число хромосом указано С. И. Беляниной [1983].

Fleuria lacustris Kieffer (фото 40)

$2n = 8$. Соотношение длин $I \geq II > III > IV$. Два пары крупных хромосом — метацентрики, одна пара — субметацентрик и пара коротких хромосом — телоцентрик. Центромерные районы выявляются нечетко. Ядрышек два, в хромосомах I и II. Кольца Бальбиани два, в хромосоме IV: одно, локализованное на самом конце хромосомы IV, функционирует во всех клетках железы; другое, в центре хромосомы IV, развивается только в клетках специальной доли. В плече III имеется крупный пуф, возможно КБ. Кариотип мономорфен.

Род *Stictochironomus* Kieffer

Известны сведения о кариотипах 6 видов рода. Первое описание сделано Н. Bauer [1936] для *S. histrio*, кариотипы остальных пяти видов (*S. pictulus*, *S. rosenscholdi*, *S. crassiforceps*, *S. psammophilus*, *S. sp.*) изучены в СССР [Белянина, 1976б, 1983]. Для рода характерна стабильность диплоидного числа хромосом ($2n = 8$), крупные размеры прицентромерного гетерохроматина. Три пары хромосом крупные, метацентрические или субметацентрические, одна пара — короткая, акроцентрическая. Уровень хромосомного полиморфизма невысок.

Stictochironomus crassiforceps Kieffer (фото 41)

Кариотип описан С. И. Беляниной [1983]. $2n = 8$. Соотношение длин хромосом $I = II > III > IV$. Центромерные районы крупные гетерохроматизированные. Хромосомы I и II метацентрические, III субметацентрическая, IV телоцентрическая. Ядрышко одно, локализовано в хромосоме III, в центральной части его короткого плеча.

Stictochironomus rosenscholdi Zetterstedt
(фото 42)

Кариотип описан С. И. Беяниной [1983]. $2n = 8$. Соотношение длин хромосом $I > II > III > IV$. Центромерные районы большие, гетерохроматизированные. Три пары крупных хромосом субметацентрические, короткая хромосома IV телоцентрическая. Ядрышко на конце хромосомы I — характерный признак кариотипа.

Р о д *Sergentia* Kieffer

Кариотипы изучены у пяти видов рода: *S. coracina* ($2n = 6$), *S. profundorum* ($2n = 6$), *S. longiventris* ($2n = 8$), *S. nebulosa* ($2n = 8$), *S. intermedia* ($2n = 8$) [Bauer, 1936, 1945; Беянина, 1983; Линевиц и др., 1984; Фегер, 1985]. В кариотипе 8-хромосомных видов имеются три пары длинных метацентрических или субметацентрических хромосом и одна пара коротких акроцентрических. Характерно, что короткие хромосомы имеют более низкий уровень политении, чем длинные. Эта особенность строения кариотипа является, по всей вероятности, признаком рода. Изменение числа хромосом происходит вследствие тандемного слияния короткой хромосомы с одной из длинных хромосом, при этом сохраняется разница в степени политении. Число ядрышек 1—2, их локализация в хромосомах разных видов изменчива. Уровень хромосомного полиморфизма невысок.

Sergentia gr. longiventris Kieffer
(фото 43)

$2n = 8$. Соотношение длин хромосом $I = II > III > IV$. Хромосомы I и II метацентрические или слабо субметацентрические, III четко субметацентрическая, короткая хромосома IV телоцентрическая. Последняя вдвое тоньше длинных хромосом вследствие меньшей политении. У ряда личинок в области центромерного района хромосомы IV гомологи не конъюгируют. Они имеют разную массу прицентромерного гетерохроматина. Наличие двух неконъюгирующих гомологов лишней раз свидетельствует о том, что уменьшенная толщина хромосомы IV не связана с присутствием лишь одного гомолога, а обусловлена меньшей степенью политении обоих гомологов. Центромерные районы в политенных хромосомах четко выражены, они представлены крупными дисками. Ядрышко локализовано в коротком плече хромосомы III. Кольца Бальбиани находятся в хромосоме IV. Одно из них расположено в непосредственном соседстве с теломерой в районе 8, второе — вблизи центромеры. Оно, как правило, очень крупное. Еще одно КБ локализовано в хромосоме II (участок 10). Обнаруживается четкая гомология рисунка дисков отдельных плеч или участков хромосом с *S. intermedia* и *S. nebulosa*. Уровень хромосомного полиморфизма невысок, в некоторых популяциях отсутствует.

Sergentia coracina (Zetterstedt)
(фото 44)

Кариотип описан Н. Bauer [1945]. $2n = 6$. Уменьшение числа хромосом связано с тандемным слиянием короткой хромосомы IV с одним из плеч хромосомы III. Соотношение длин хромосом $I = II > III$. Хромосомы I и II метацентрические, III — субметацентрическая. Центромерные районы крупные, гетерохроматизированные. Два ядрышка локализованы в хромосоме I (плечи L, R), одно — в хромосоме II (плечо L), а два КБ — в хромосоме III, в коротком плече L.

Р о д *Polypeditum* Kieffer

Имеются сведения о кариотипах четырех видов — *P. nubeculosum*, *P. scalaenum*, *P. nubifer*, *P. bicrenatum* [Нестерова (Белянина), 1967; Porter, Martin, 1977; Петрова и др., 1977, 1981; Белянина, 1983; Фегер, 1985]. Для видов этого рода характерно постоянное число хромосом в диплоидном наборе ($2n = 8$). Два пары длинных хромосом являются субметацентриками, третья, меньшая по размерам, — также субметацентрик, четвертая короткая пара — телоцентрик. Ядрышки обычно локализованы в крупных хромосомах. Рисунок дисков политенных хромосом исследован недостаточно. Имеющиеся данные свидетельствуют о наличии гомологии отдельных участков хромосом у разных видов.

Polypeditum nubeculosum Meigen (фото 45)

Кариотип описан С. И. Беляниной [1968, 1983], Н. А. Петровой с соавторами [1981], Л. В. Фегер [1985]. $2n = 8$. Соотношение длин хромосом $I = II > III > IV$. Длинные хромосомы субметацентрические, короткая — телоцентрическая. Центромерные районы хорошо выражены. Ядрышек два: одно локализовано вблизи центромеры хромосомы I, второе — вблизи центромеры хромосомы II. КБ и крупный пуф расположены в хромосоме IV. Хромосомный полиморфизм не обнаружен в популяциях из Прибайкалья, но в новосибирских и волжских популяциях инверсии найдены во всех хромосомах.

Polypeditum bicrenatum Kieffer

Кариотип описан С. И. Беляниной [1983]. $2n = 8$. Три пары длинных хромосом практически равны по длине, четвертая пара — очень короткая. Ядрышко и кольцо Бальбиани располагаются в хромосоме IV.

Р о д *Microchironomus* Kieffer

Кариологическое изучение видов рода затруднено. Это связано с тем, что политенные хромосомы имеют меандрическую структуру и характеризуются низкой степенью политении. Кроме того, между политенными хромосомами набора имеется тесная эктопическая конъюгация, и хромосомы часто образуют клубок. При работе с видами рода необходимо сочетать анализ кариотипов митотических (мейотических) и политенных хромосом.

Microchironomus tener (Kieffer) (фото 46)

При изучении мейотических хромосом из семенников личинок установлено, что $2n = 8$. Соотношение длин хромосом $I = II > III > IV$. Хромосомы I и II метацентрические, III — субметацентрическая, IV — акроцентрическая. Центромерные районы политенных хромосом гетерохроматизированы, ядрышки не локализованы. Два кольца Бальбиани на короткой хромосоме IV. Отмечены хромосомные перестройки.

Глава 3

МЕТОДЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И КАРИОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ЛИЧИНОК

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Методика сбора и хранение личинок

Личинок собирают согласно общепринятой гидробиологической методике [Черновский, 1949; Константинов, 1950; Панкратова, 1970; Шилова, 1976] с некоторыми дополнениями.

При этом пользуются скребком, драгой, дночерпателями разных систем, сачком, берут ополоски с камней, водной растительности, затопленной древесины и т. д. Оставшуюся в ведре воду после смыва животных с перечисленных субстратов процеживают через сито или конусовидную промывалку, спитую из мельничного газа № 23—32, которые промывают в водоеме. Оставшееся в них содержимое помещают в банку, заливают на 1/3 водой, небольшими порциями переносят в кювету, куда добавляют чистую воду и живых личинок пипеткой или пинцетом осторожно отсаживают в чашку Петри или другой сосуд с водой. Если предполагают проводить только морфологический анализ, то личинок фиксируют в 4%-м формалине или жидкости Удеманса (230 см³ — дистиллированная вода, 640 г — спирт 96°-й, 50 см³ — глицерин, 80 см³ — ледяная уксусная кислота).

Из песка личинок извлекают, используя метод отмучивания. Песок помещают в таз, заливают водой, быстро перемешивают рукой и воду сливают в промывалку; снова добавляют чистую воду и процедуру повторяют 3—4 раза. Далее поступают так, как описано выше.

Пробы илистых грунтов разного типа помещают в сито или промывалку, спитые из мельничного газа № 15—32. Промывают осторожно, либо поливая грунт слабой струей воды сверху, либо опустив промывалку или сито в водоем так, чтобы сверху в них не поступала вода из водоема, во избежание потери животных, и слегка покачивают сито до полного вымывания мелких частиц грунта из взятой пробы, о чем свидетельствует отсутствие муты в воде, окружающей сито. Оставшееся в сите содержимое переносят в банку и пробу разбирают в кювете.

Хирономид, живущих внутри растений или гниющей древесины (представители *Glyptotendipes*, *Endochironomus* и др.), выбирают непосредственно с соответствующего субстрата, который просматривают под лупой или бинокуляром. При этом посредством игл и пинцета субстрат осторожно препарируют и личинок извлекают из мин и домиков.

В случае предполагаемого одновременного морфологического и цитологического анализа личинок фиксируют в смеси этанол — ледяная уксусная кислота (3 : 1) и хранят в холодильнике. Личинок, фиксированных формалином или жидкостью Удеманса, хранят при комнатной температуре. Каждую пробу сопровождают полной этикеткой:

оз. Белое, Моск. обл.,
10.VII.85 г. пр. № 10
песок, 1,5 м
сб. Петров

В дневник записывают те же данные и более подробные о водоеме, характере субстрата, температуре воды, течении и т. д.

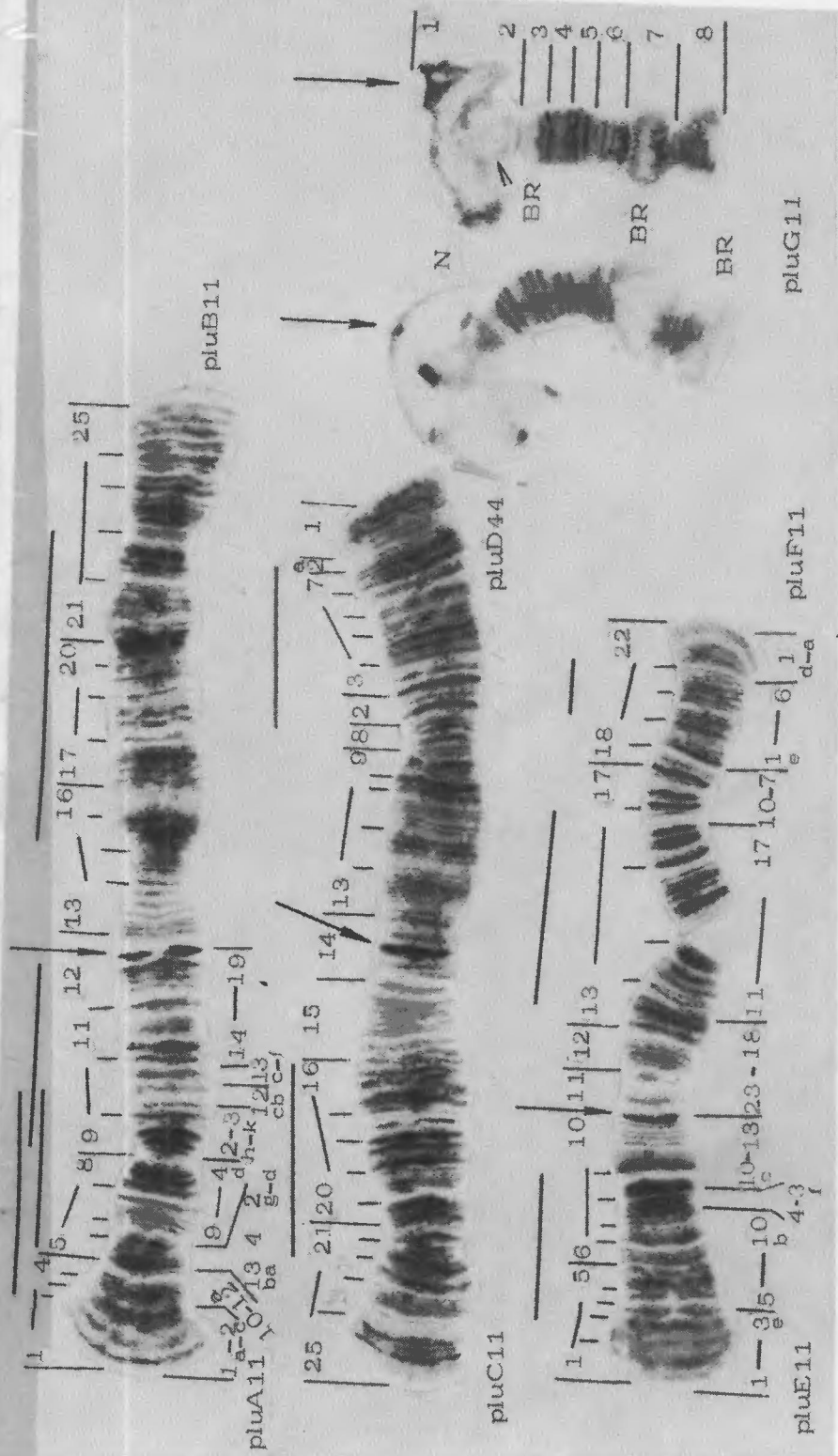
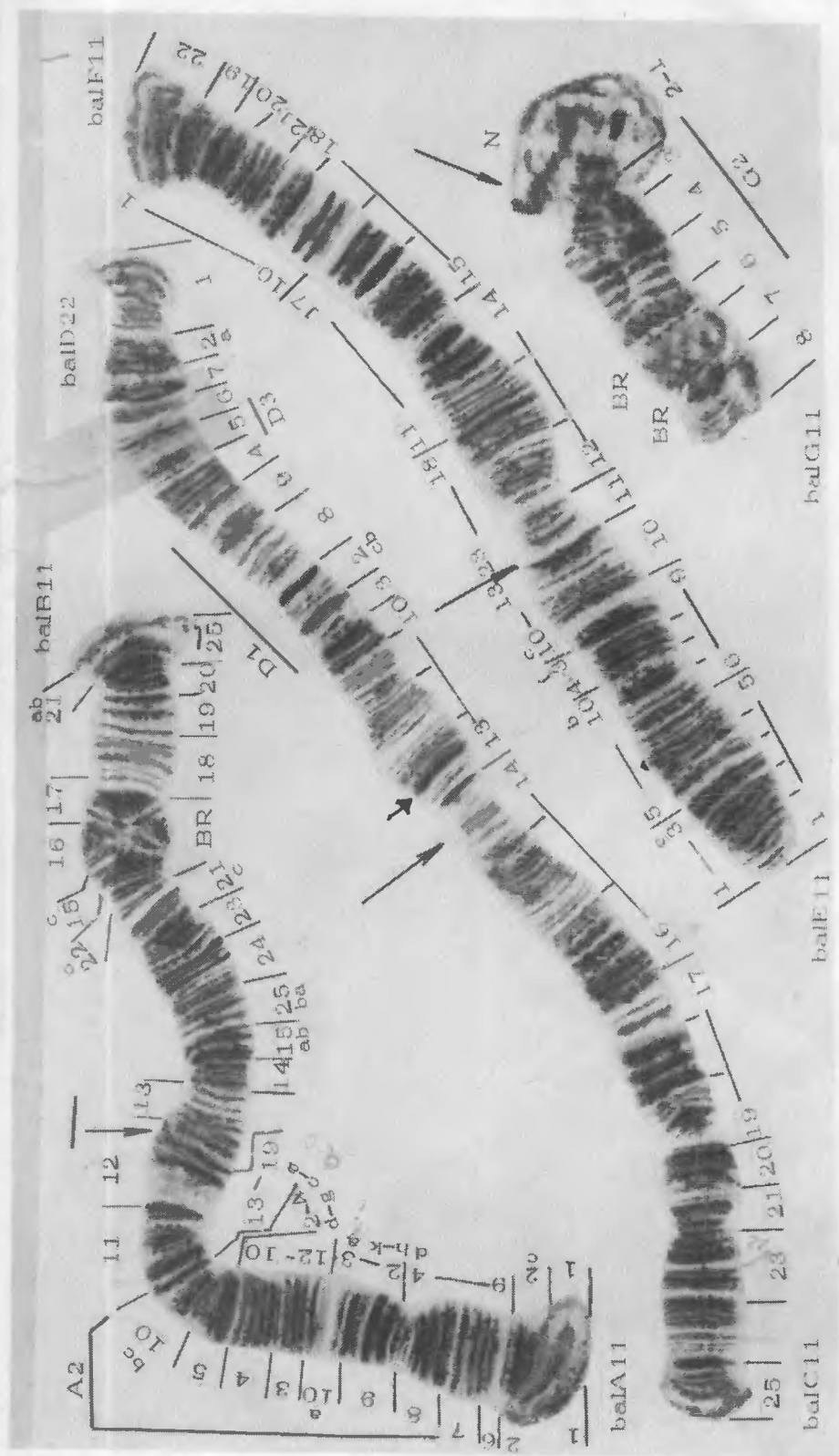


Фото 1. Кариотип *Chironomus plumosus* (L.).

Обозначения здесь и на фото 2-25: А, В, С, D, E, F, G — плечи хромосом, BR — кольца Бальбани, N — ядрышко, цифры над хромосомами — здесь и на фото 2-6, 8, 9 — обозначение участков по Ф. Л. Максимовой [1961], внизу — по Н.-Г. Кейу [1962], центромеры указаны стрелками, черными линиями над хромосомами обозначены участки, в которых встречаются инверсии.



Фиг. 3. Кариотип *Chironomus balatonicus* Dévai et al.

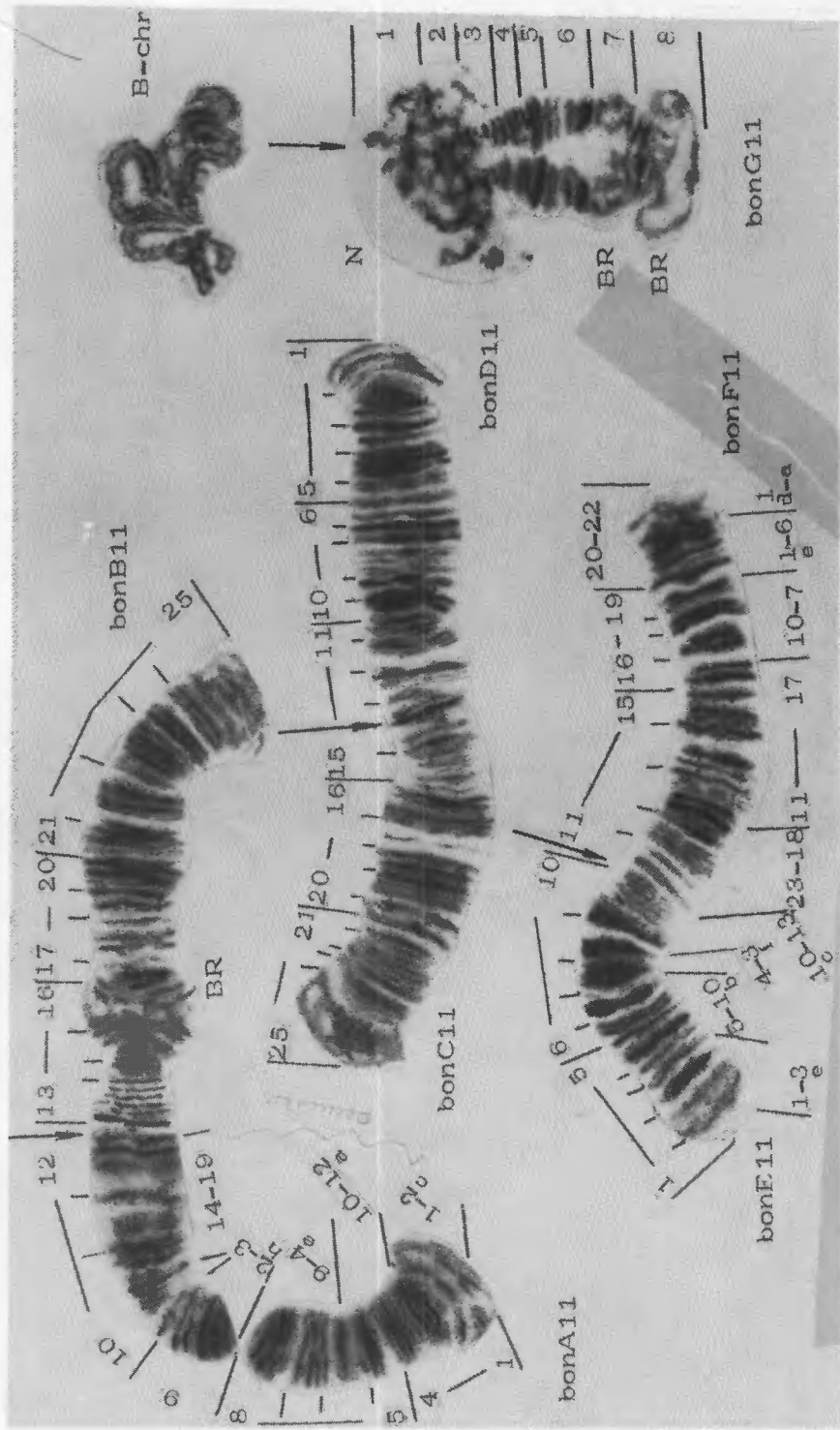


Фото 4. Кариотип *Chironomus bonus* Shilova et Djvarscheischvili.
В-хр. — добавочная В-хромосома.

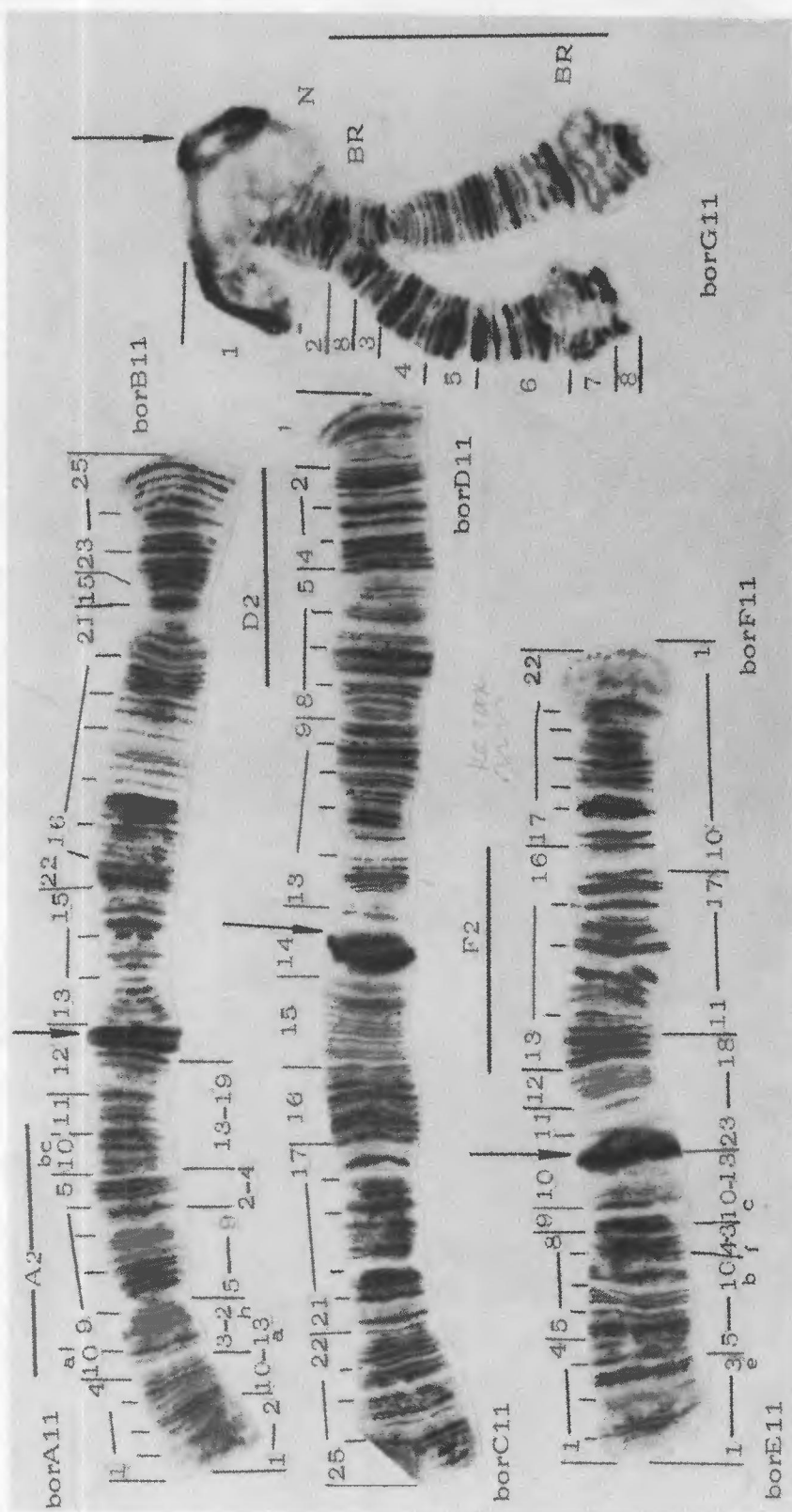


Фото 5. Кариотип *Chironomus borokensis* Kerkis et al.

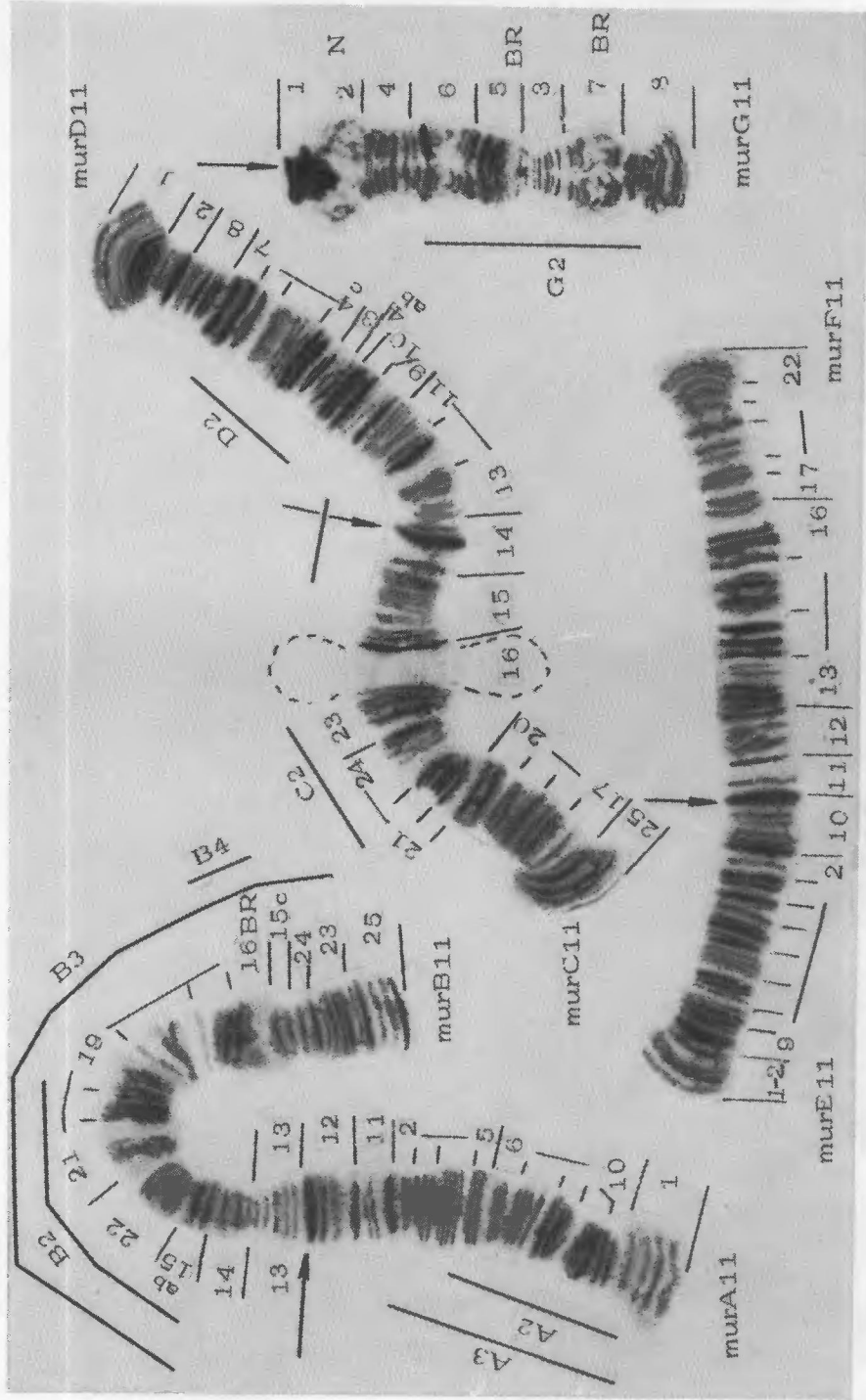
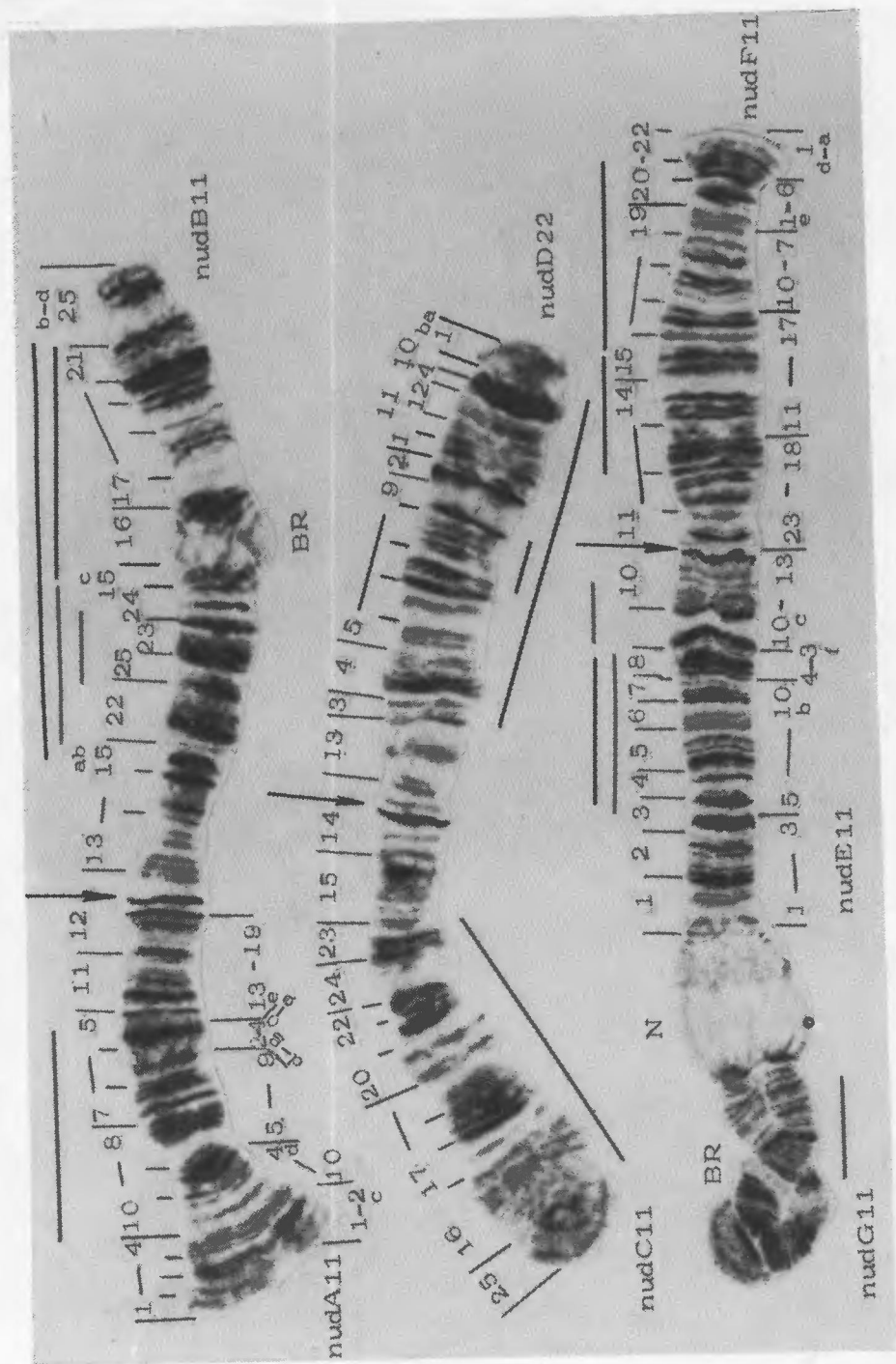


Фото 7. Кариотип *Chironomus muratensis* Ryser et al.
Картирование по Ф. Л. Максимовой [1976].



Фотом 8. Кариотип *Chironomus nudiventris* Ryser et al.

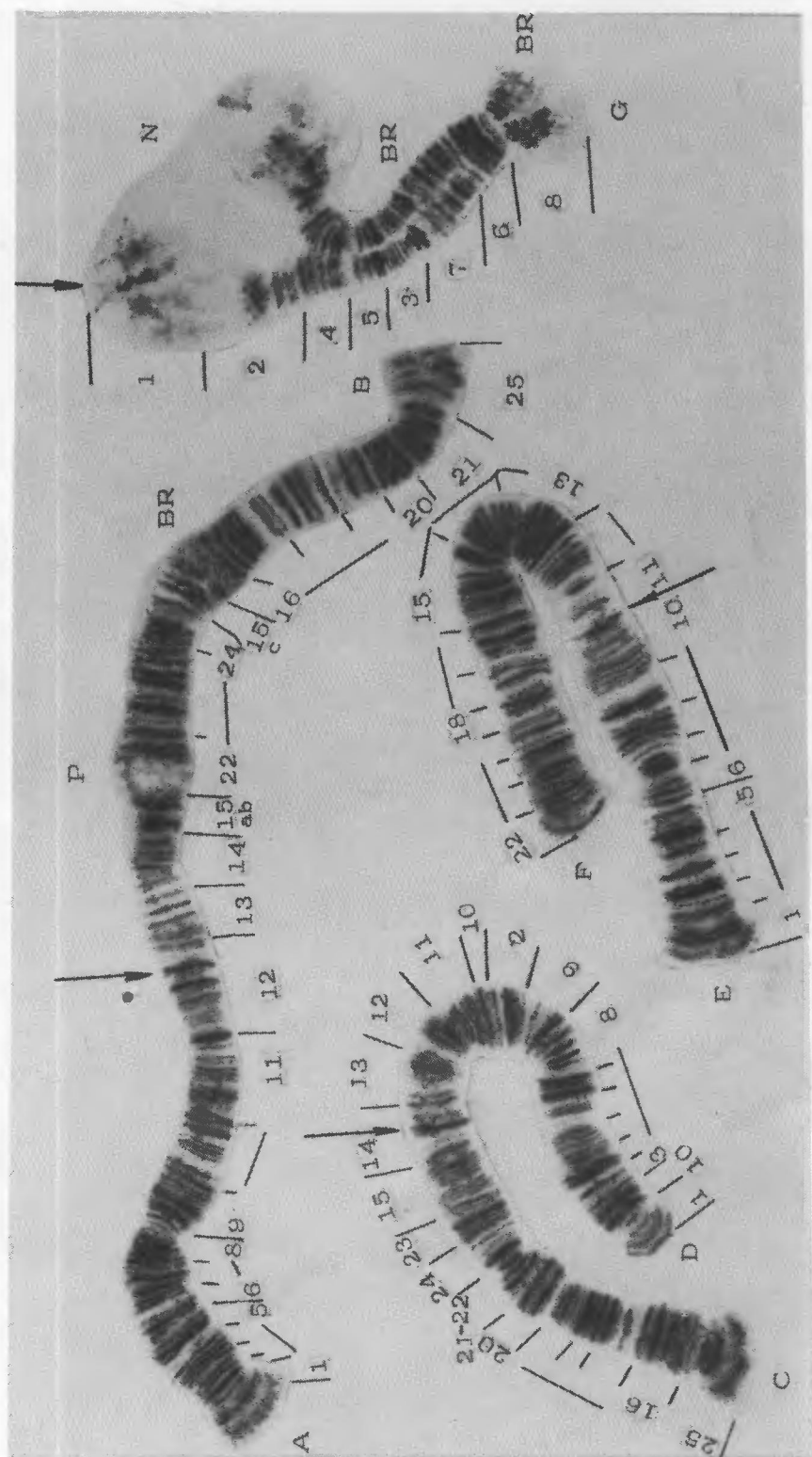


Фото 9. Кариотип *Chironomus* sp. J.

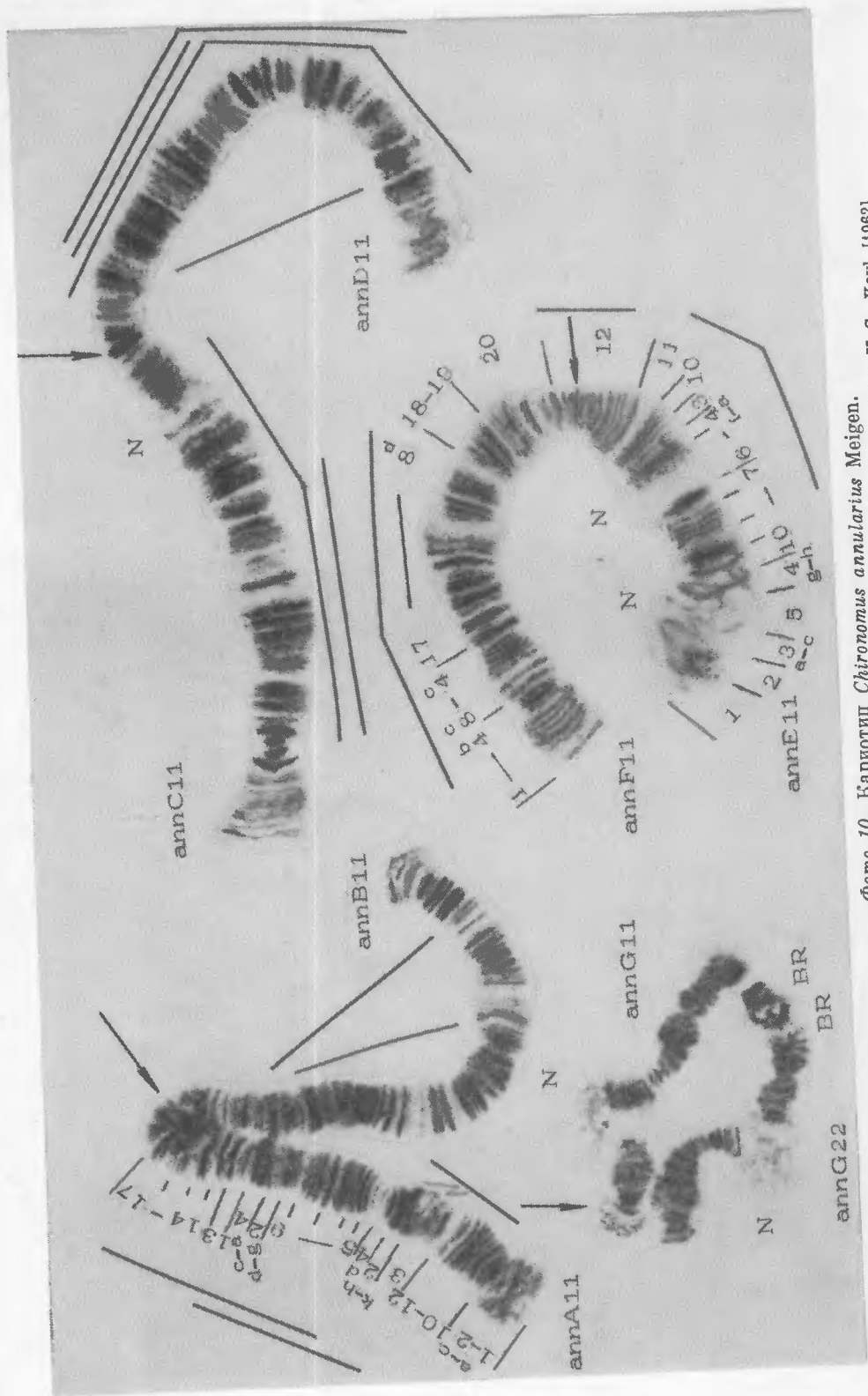
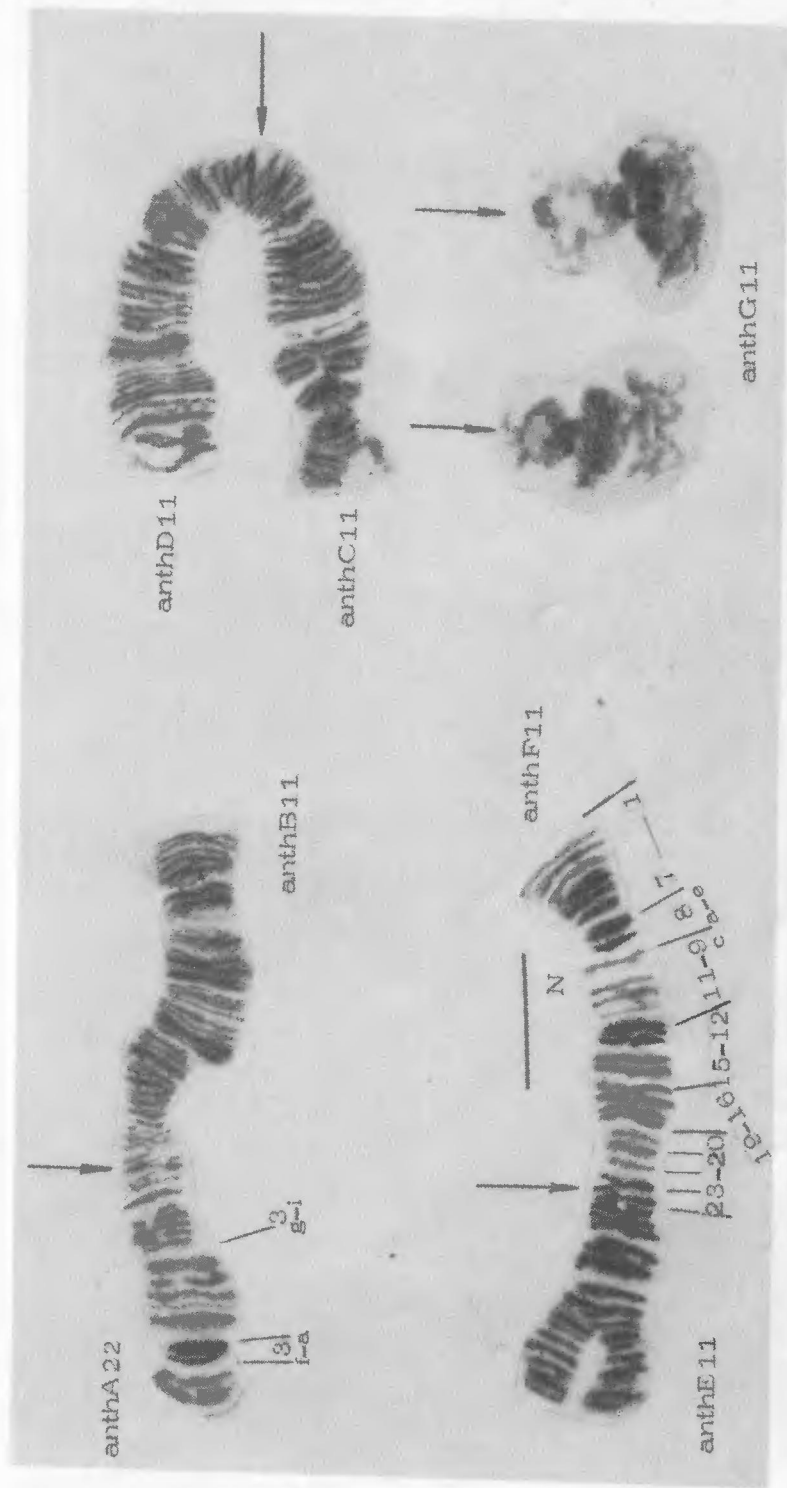


Фото 10. Кариотип *Chironomus annularius* Meigen.
Здесь и на фото 11—25 обозначения участков хромосом в плечах А, Е, F по Н.-Г. Кей [1962].



Фигура 11. Кариотип *Chironomus anthracinus* Zetterstedt.

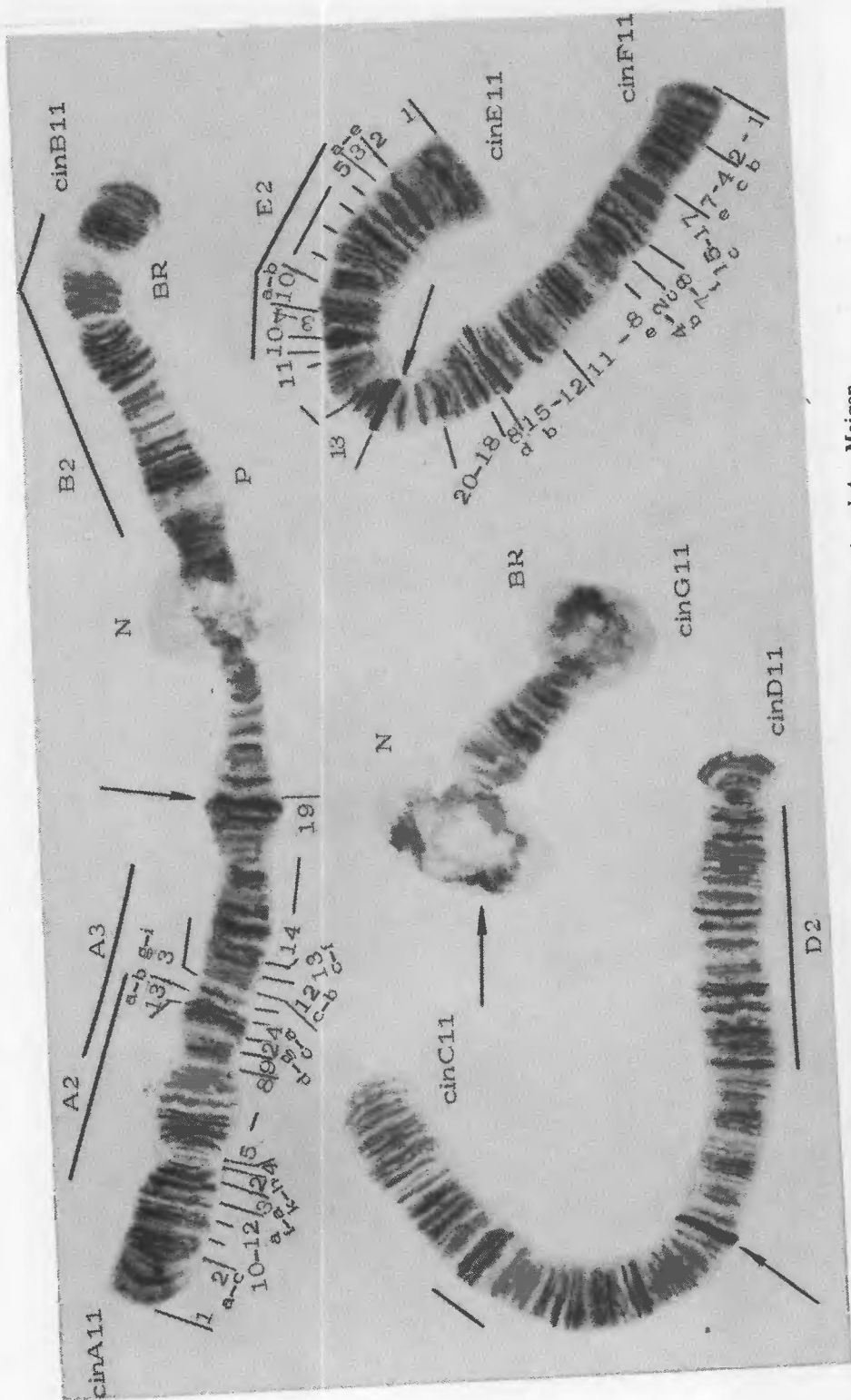


Фото 12. Кариотип *Chironomus cingulatus* Meigen.

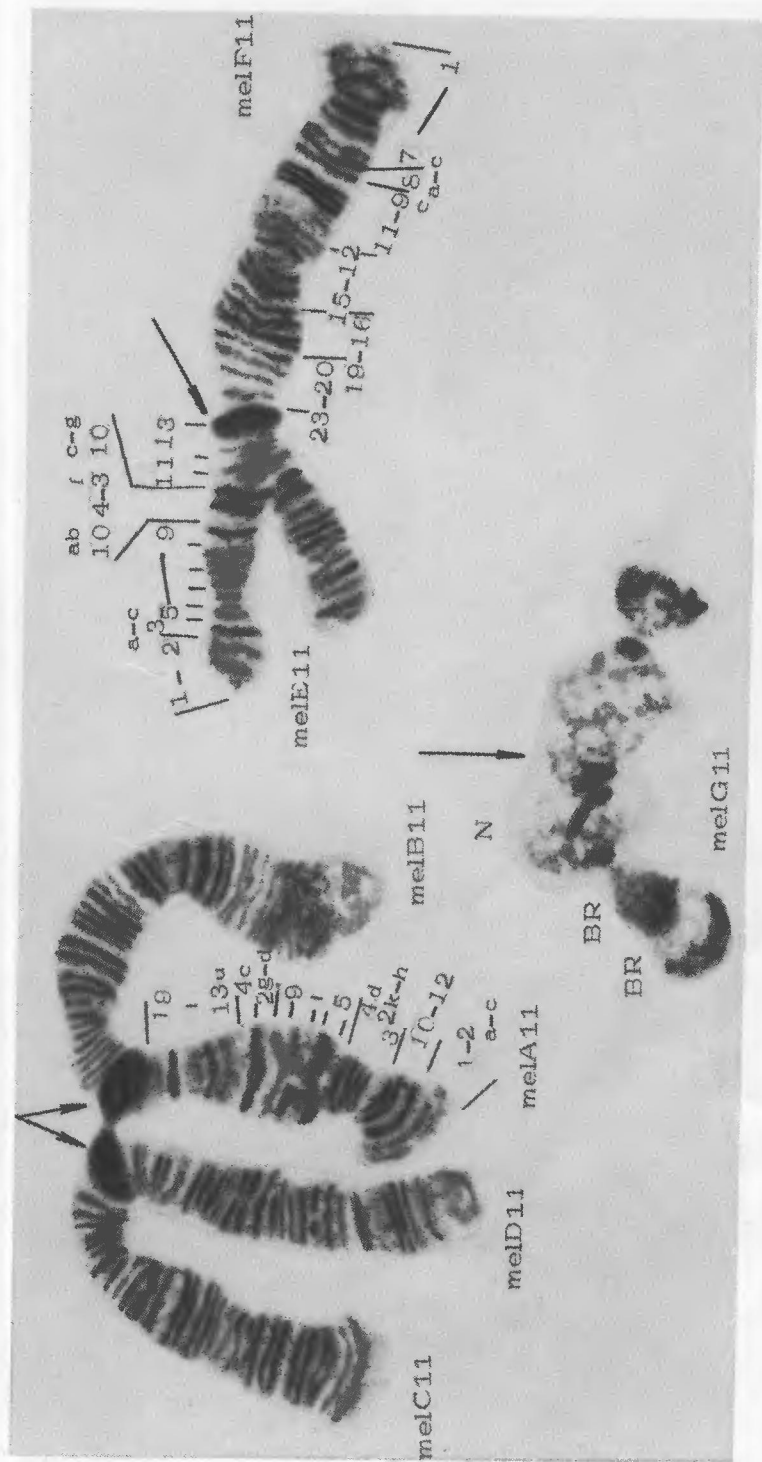


Фото 13. Кариотип *Chironomus melanotus* Keyl.

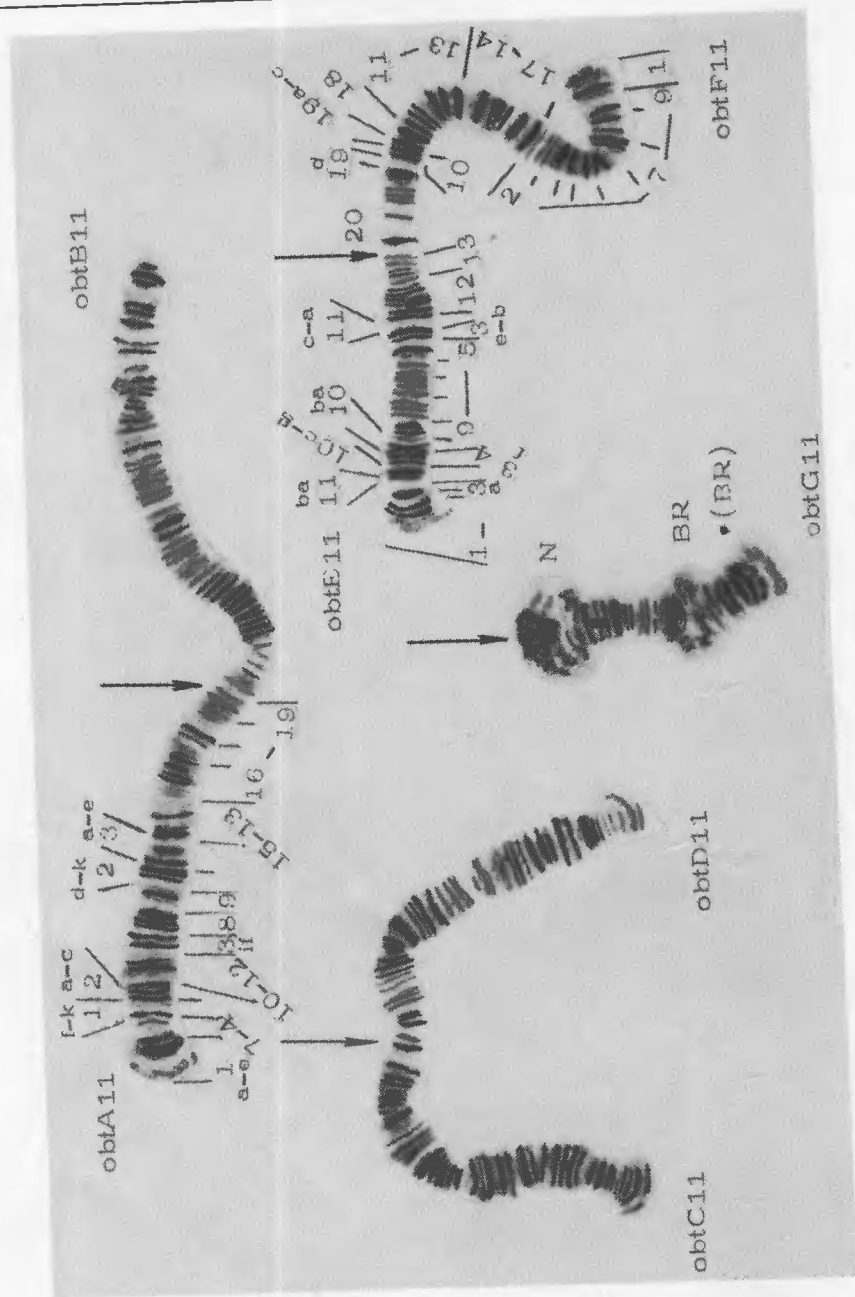


Фото 14. Кариотип *Chironomus obtusidens* Goetghebuer.

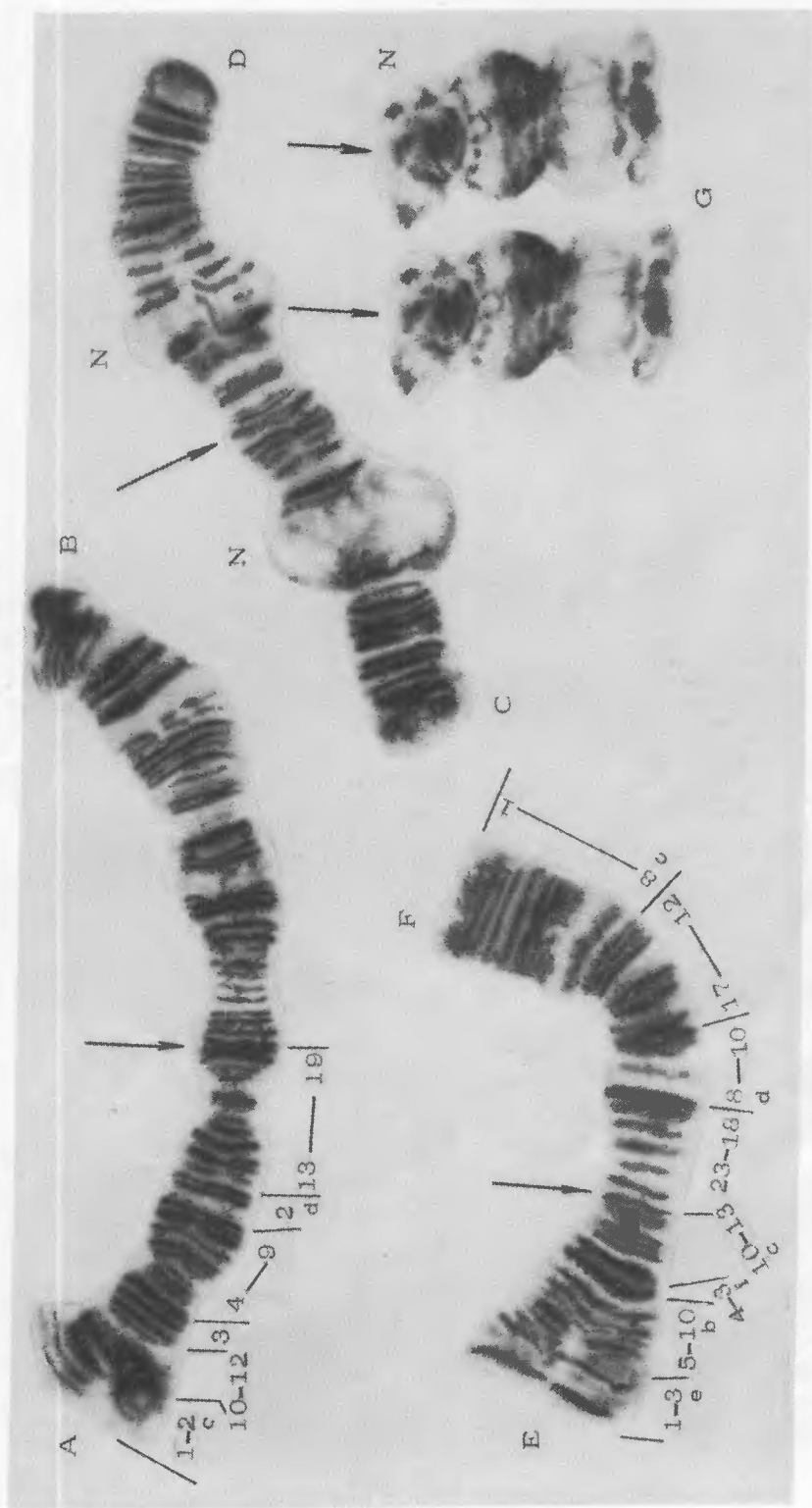


Фото 15. Кариотип *Chironomus* sp. B (вид-двойник *C. gillimakensis* Wülker с малым содержанием прицентромерного гетерохроматина).

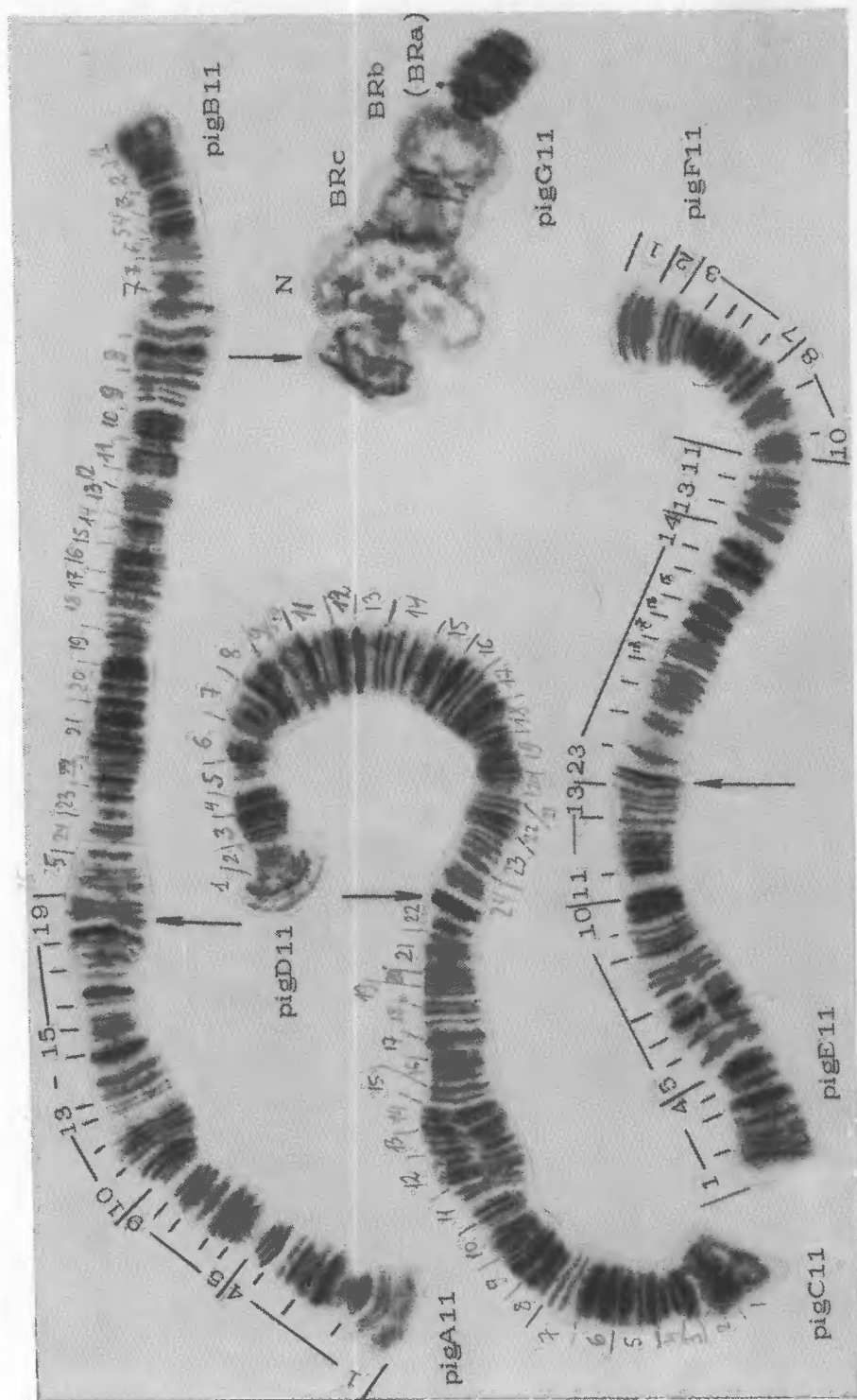


Фото 16. Кариотип *Chironomus piger* Strenzke.

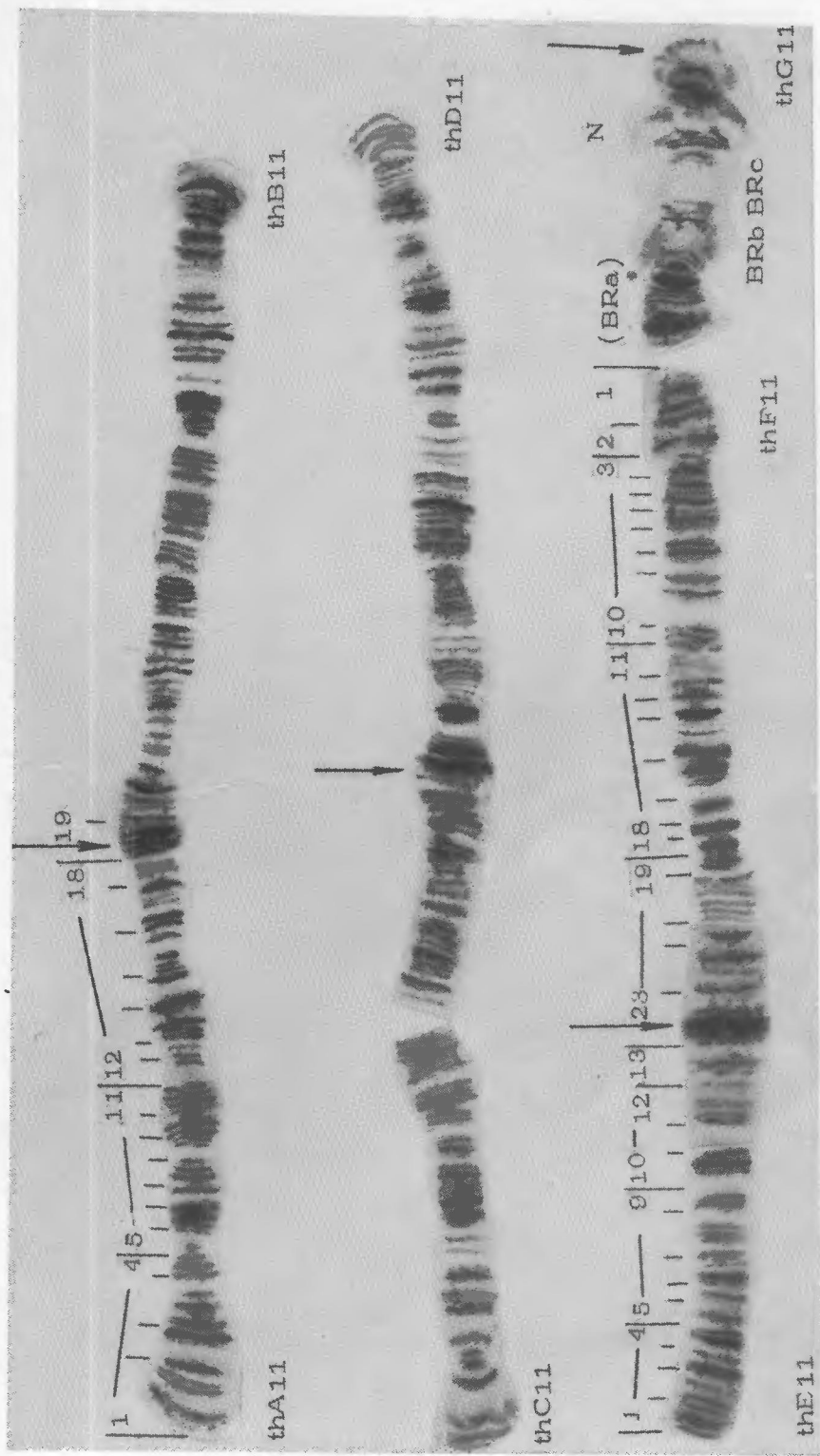


Фото 17. Карютип *Chironomus thummi* Kieffer (syn. *Chironomus riparius* Mg.)

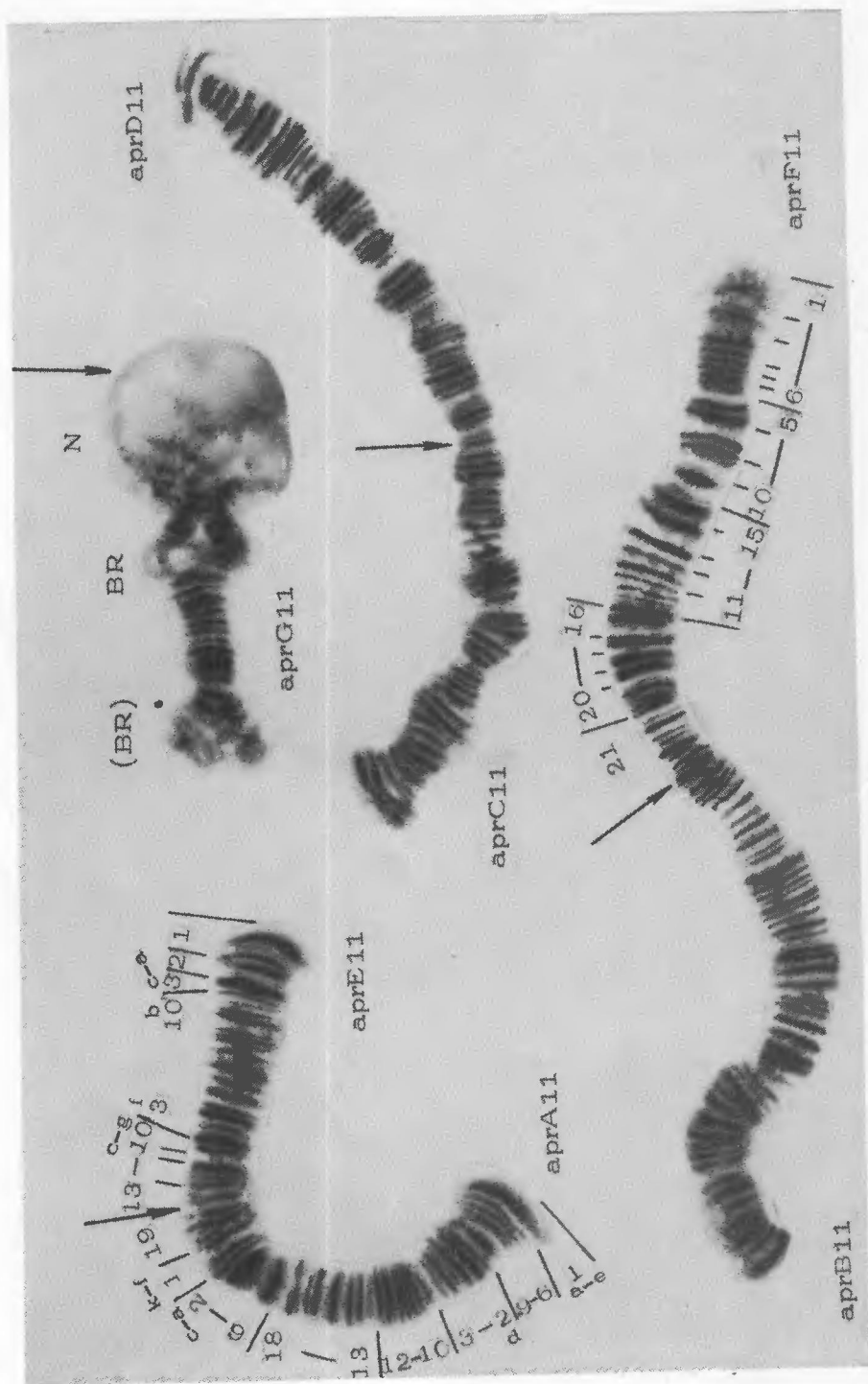


Фото 18. Кариотип *Chironomus aprilinus* Meigen.

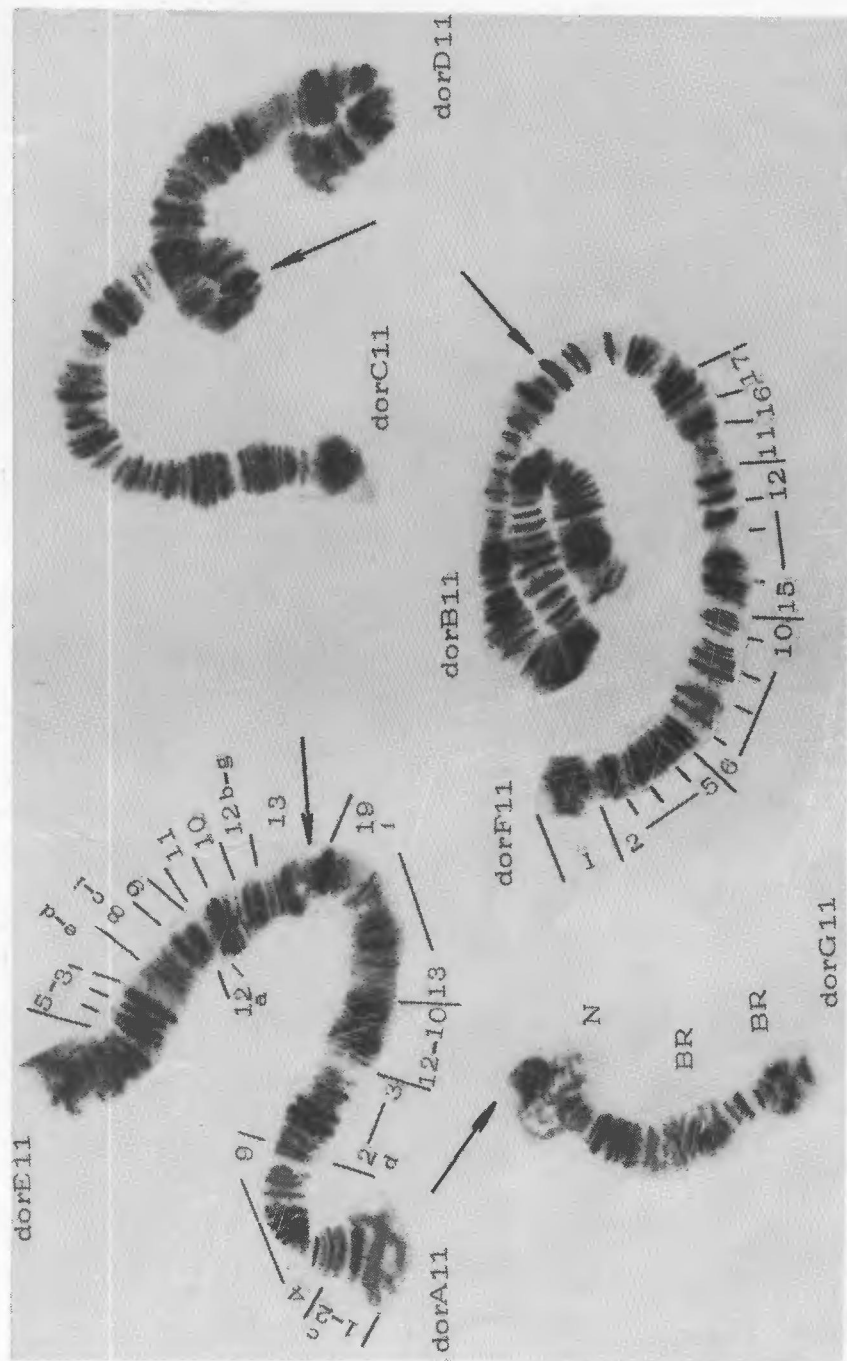


Фото 19. Кариотип *Chironomus dorsalis* Meigen.

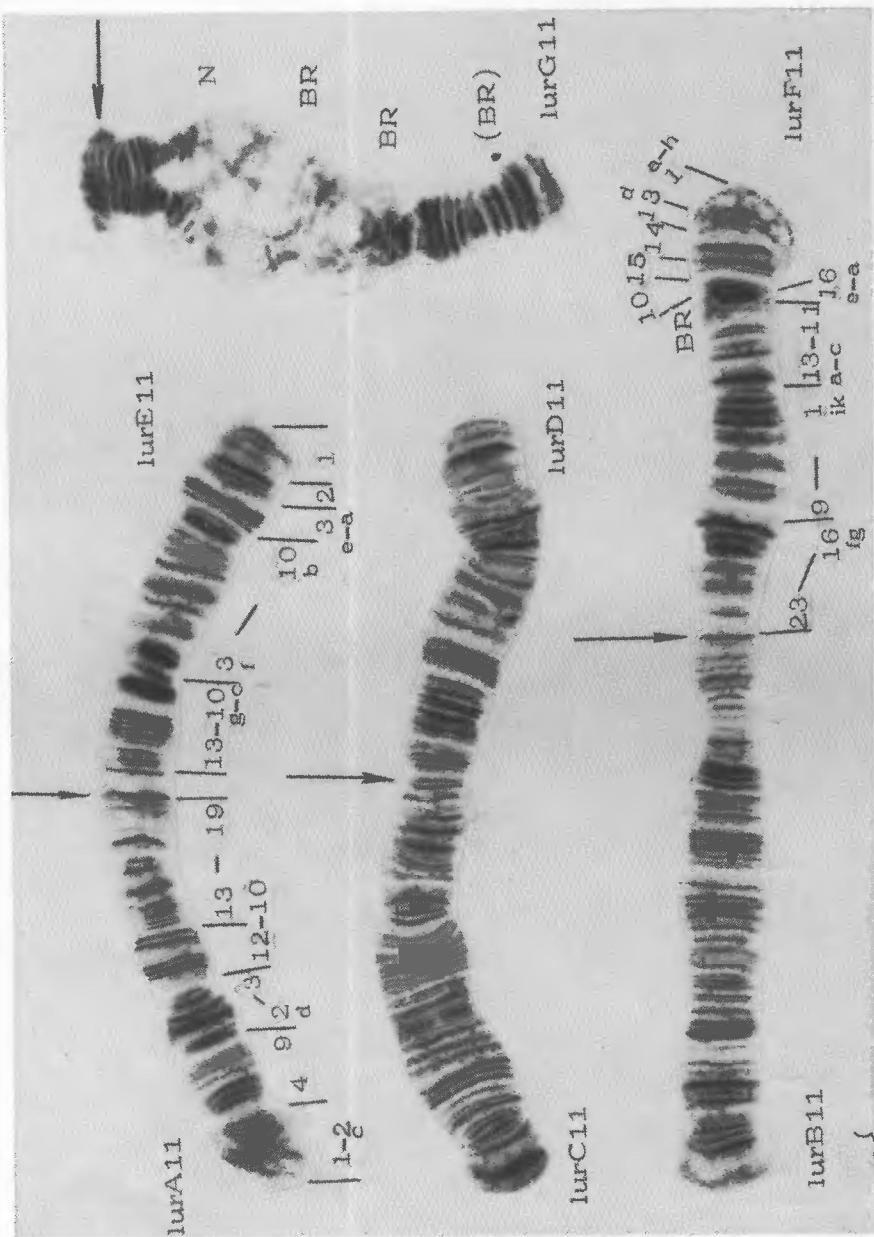


Фото 20. Кариотип *Chironomus luridus* Strenzke.

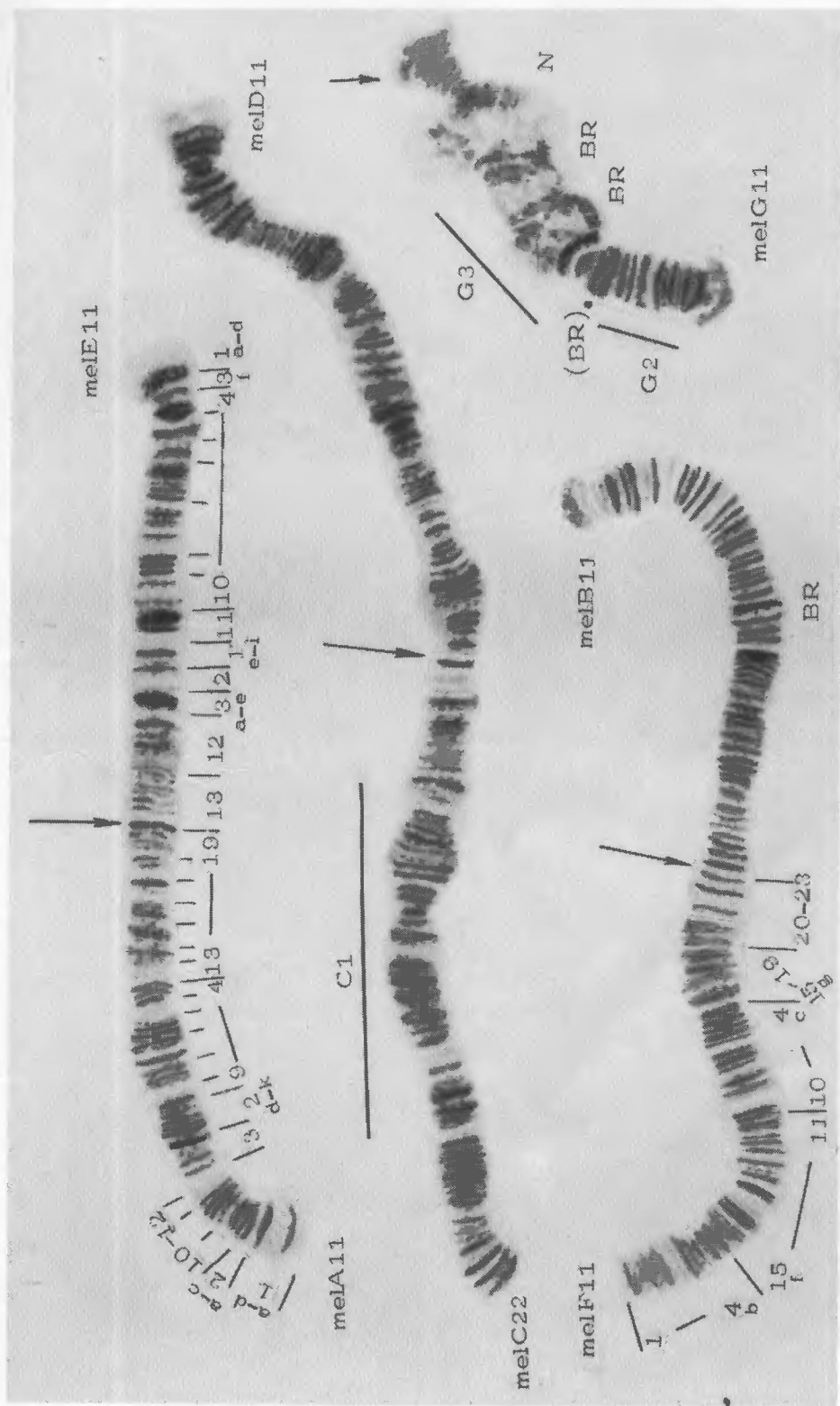


Фото 21. Кариотип *Chironomus melanescens* Keyl.

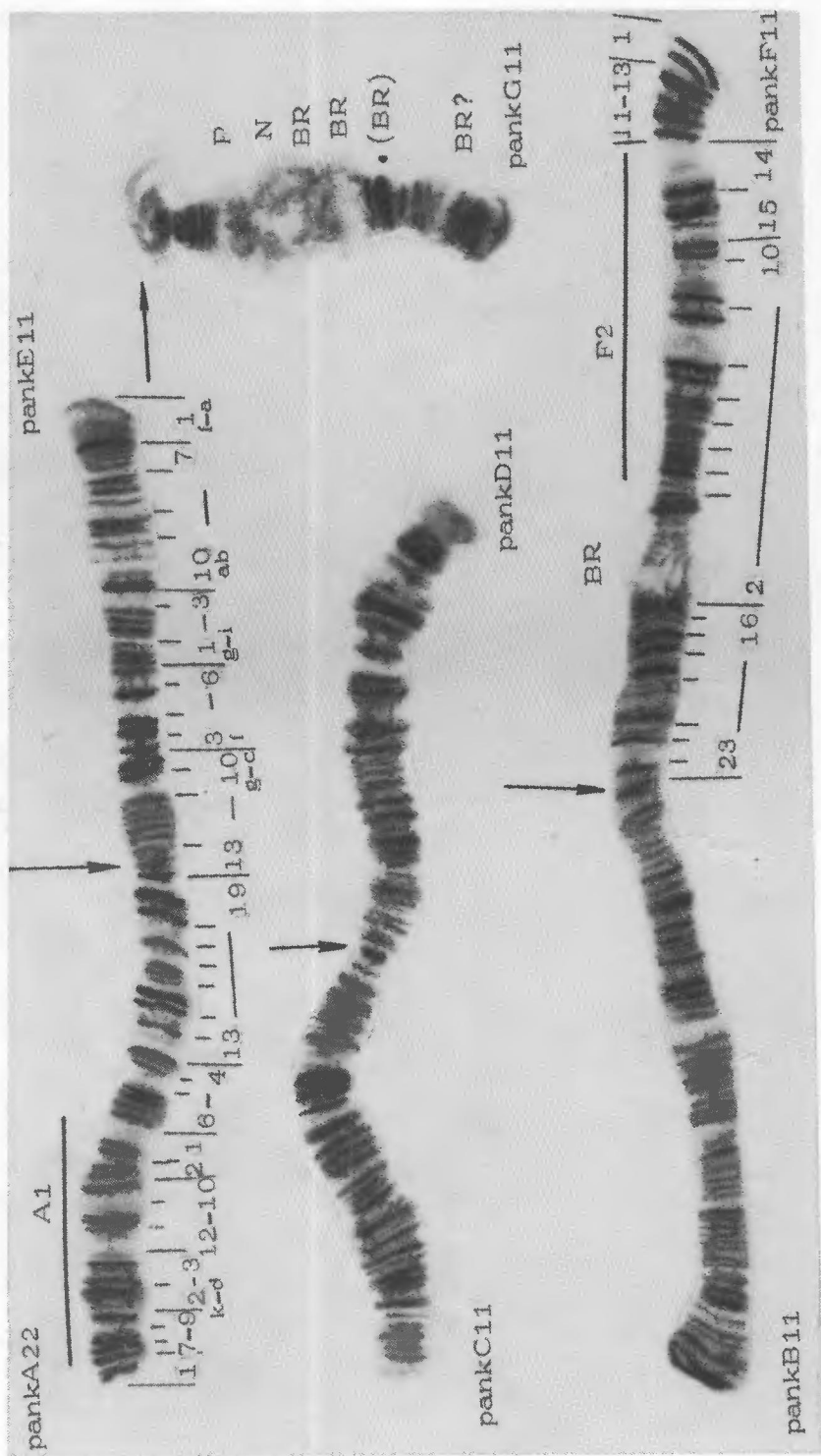


Фото 22. Кариотип *Chironomus pankratovae* Grebenjuk, Kiknadze et Belyanina.

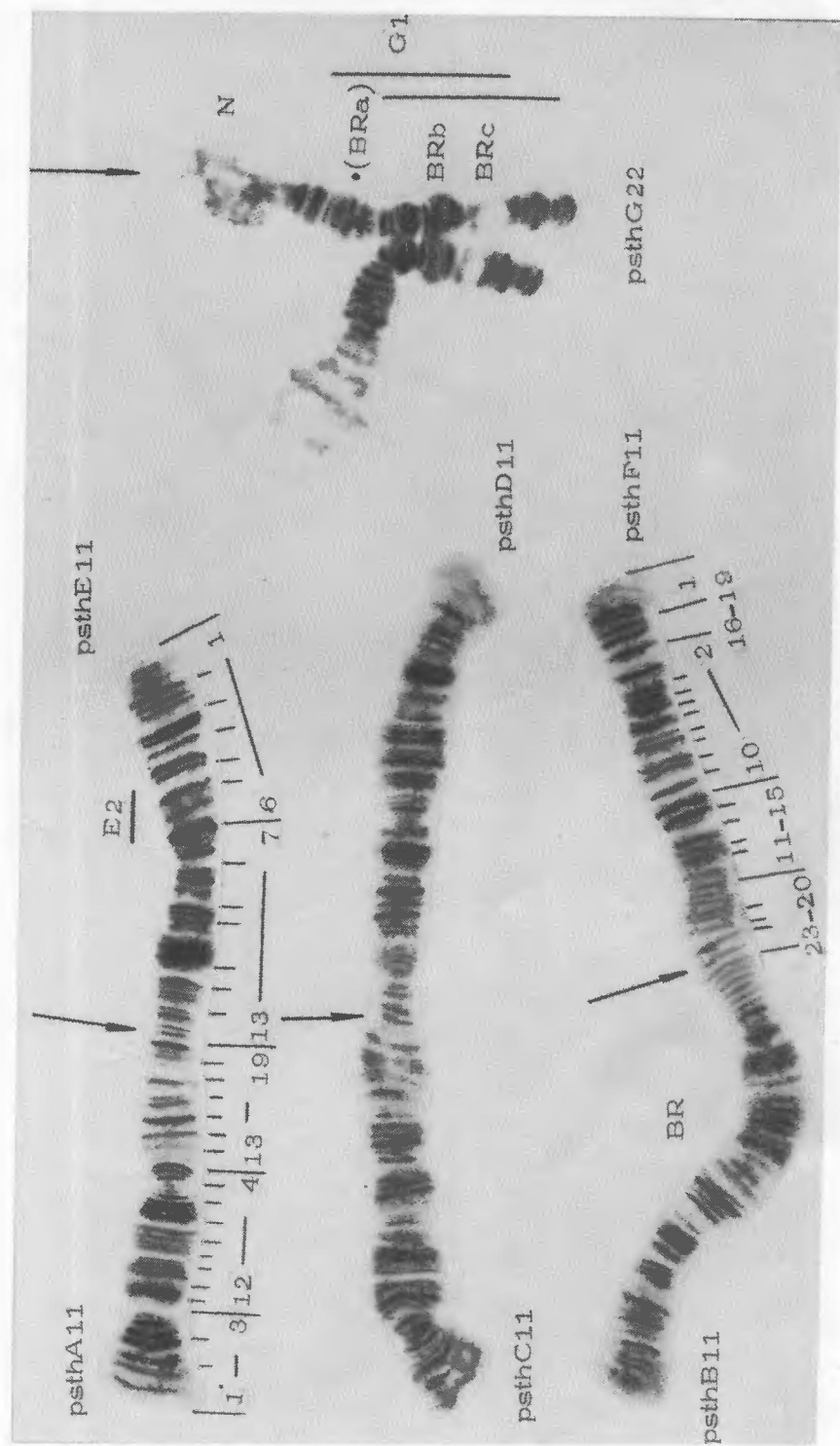


Фото 23. Кариотип *Chironomus pseudothummi* Strenzke.

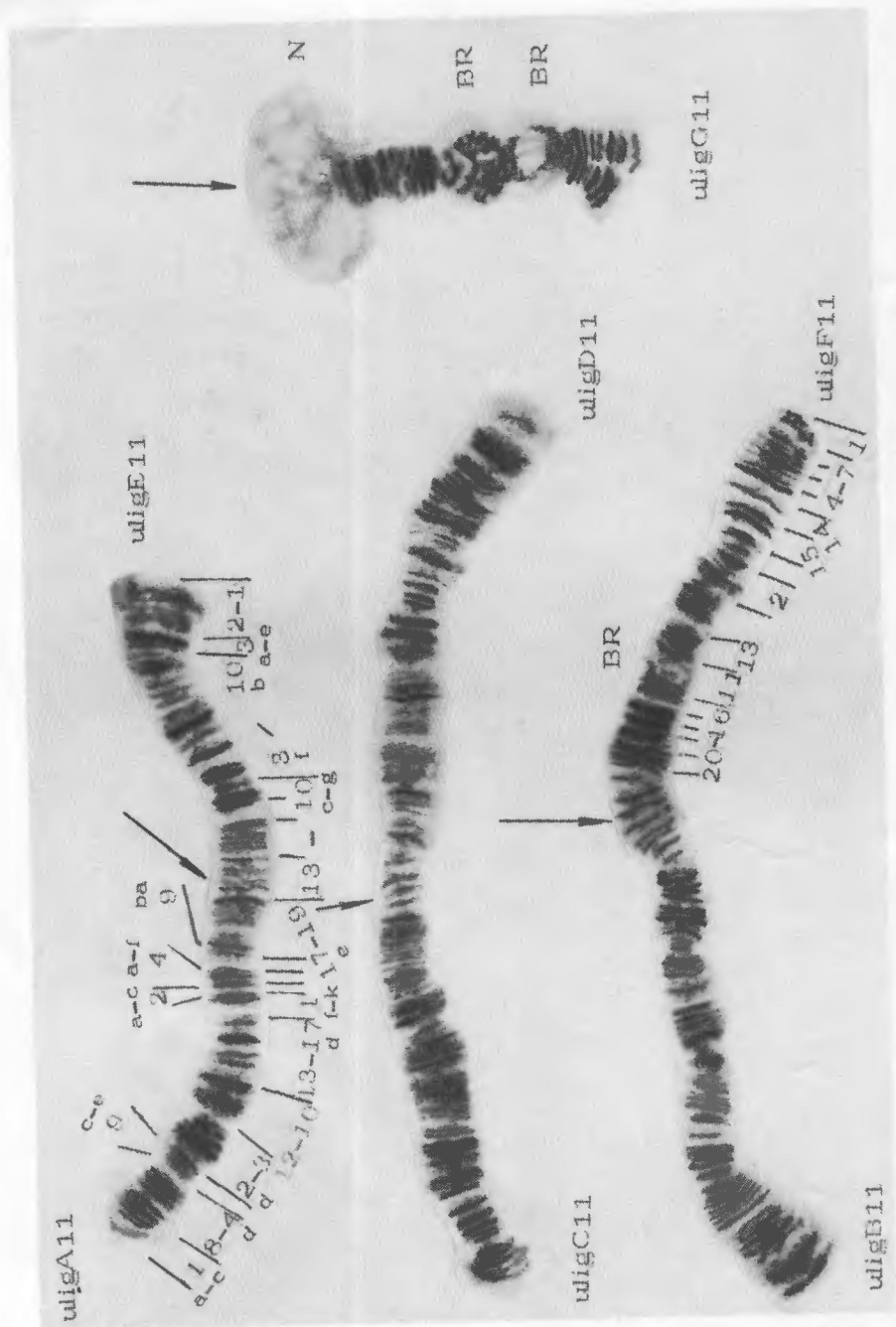


Фото 24. Кариотип *Chironomus uliginosus* Keyl.

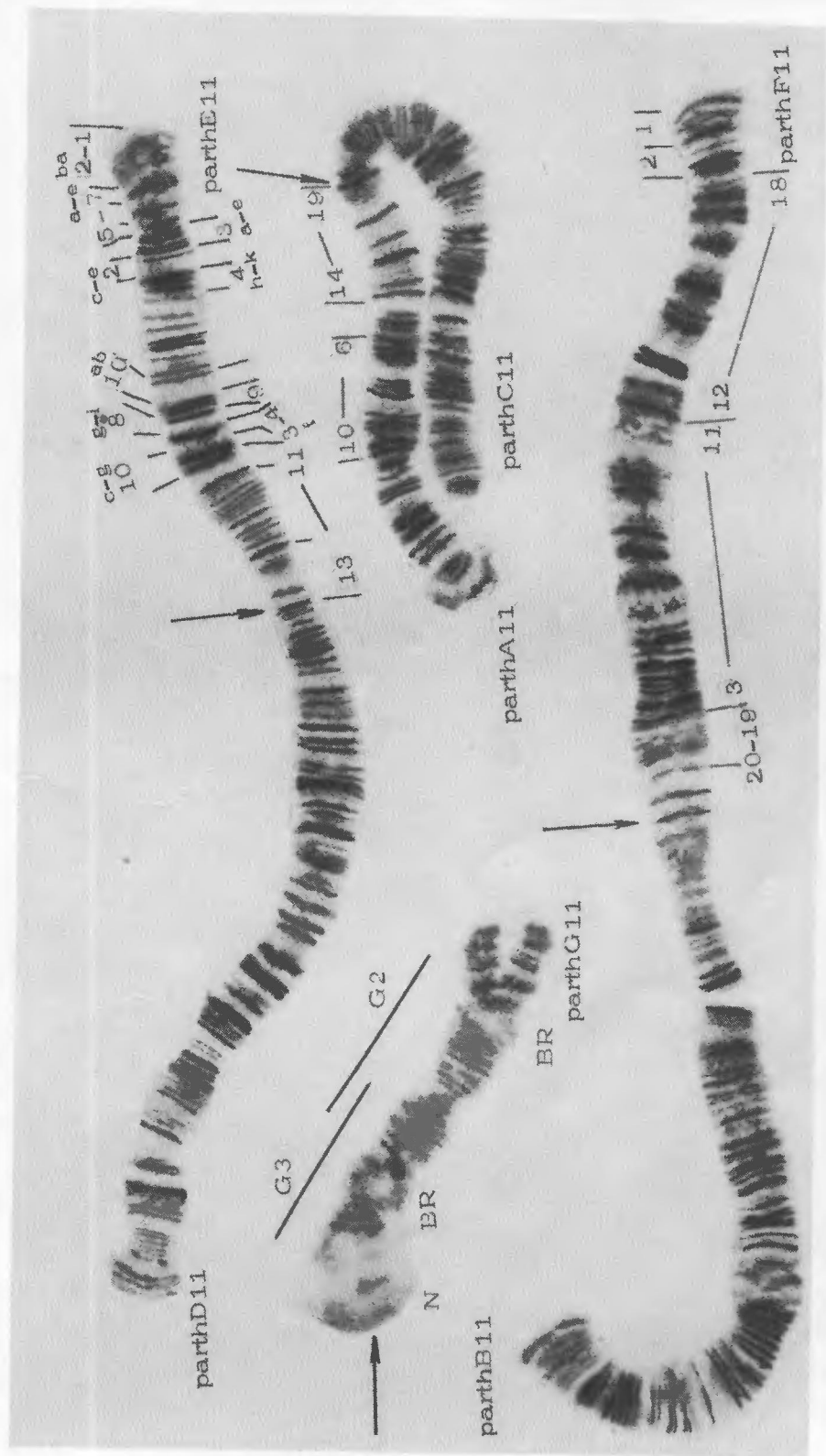


Фото 25. Кариотип *Chironomus parathummi* Keyl.



Фото 26. Кариотип
Camptochironomus ten-
tans (Fabricius).
 Обозначения по W. Веер-
 манн [1962].

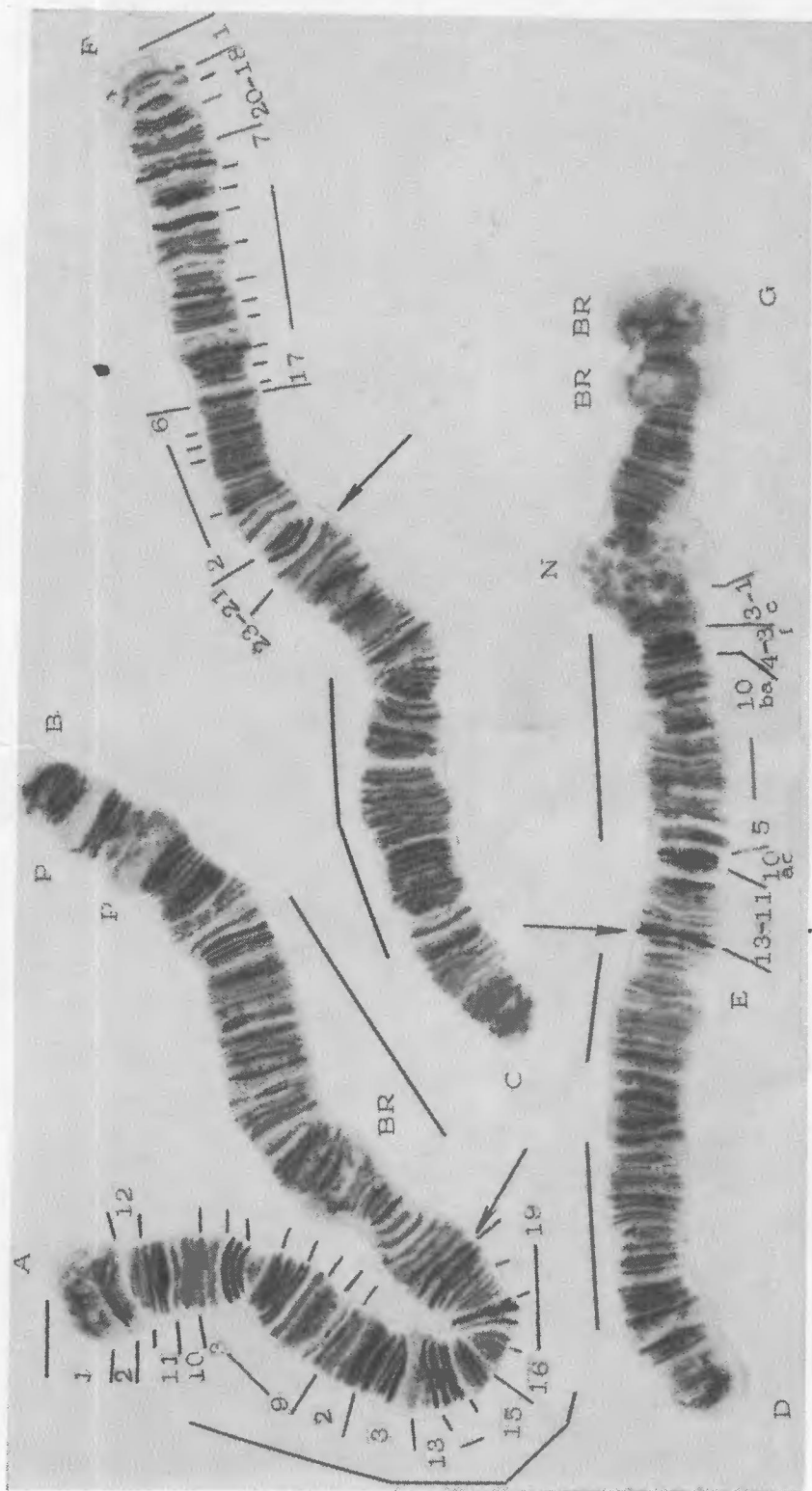


Фото 27. Кариотип *Samrtochironomus* sp. N 1.
Картирован авторами.

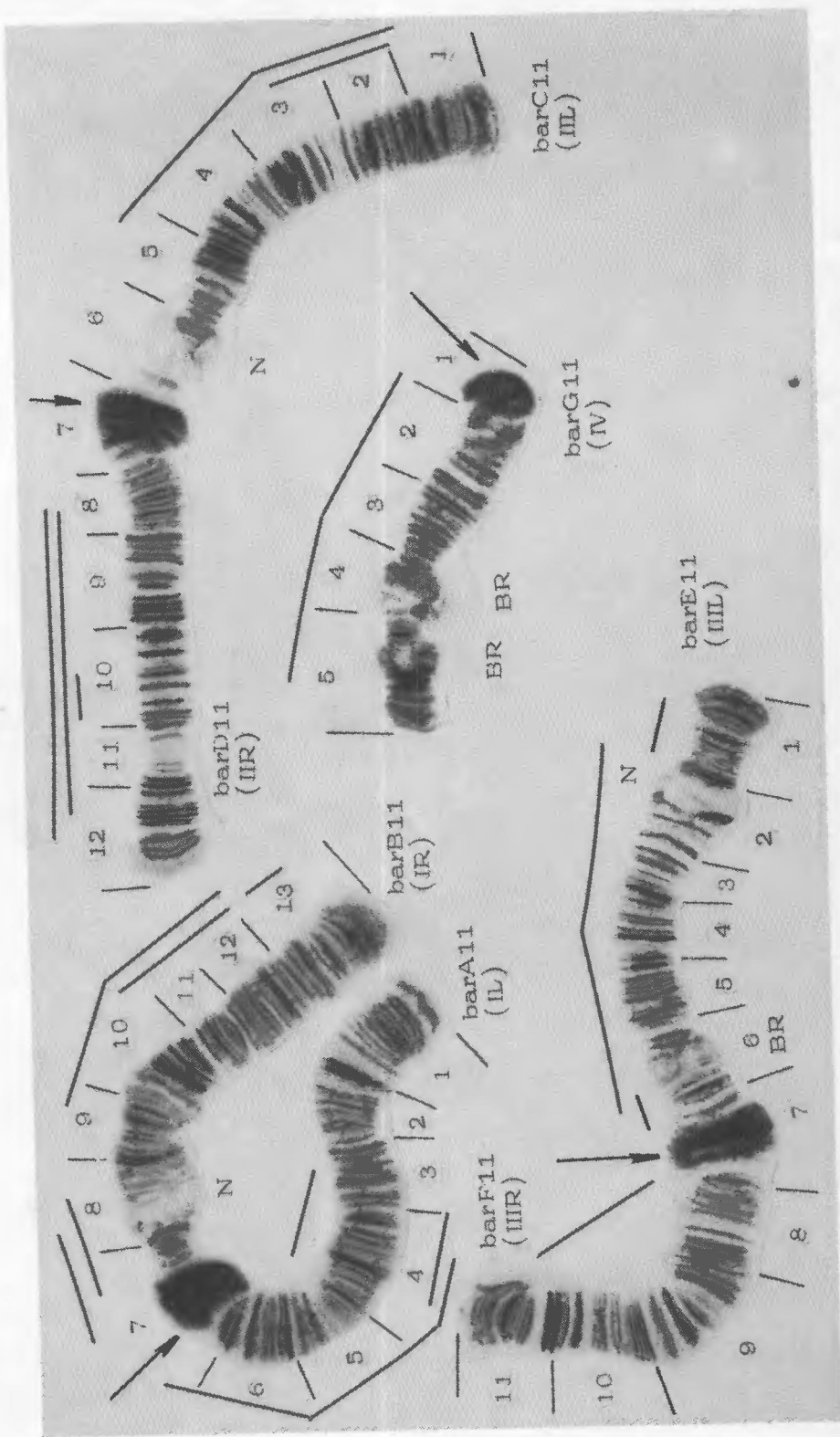


Фото 28. Картиотип *Glyptotendipes barbipes* (Staeger).
 Картирование по Г. Н. Мисейко с соавторами [1971], обозначения плеч по J. Martin, D. L. Porter [1973], черные линии над хромосомами указывают локализацию основных инверсий по J. Martin, D. L. Porter [1973].

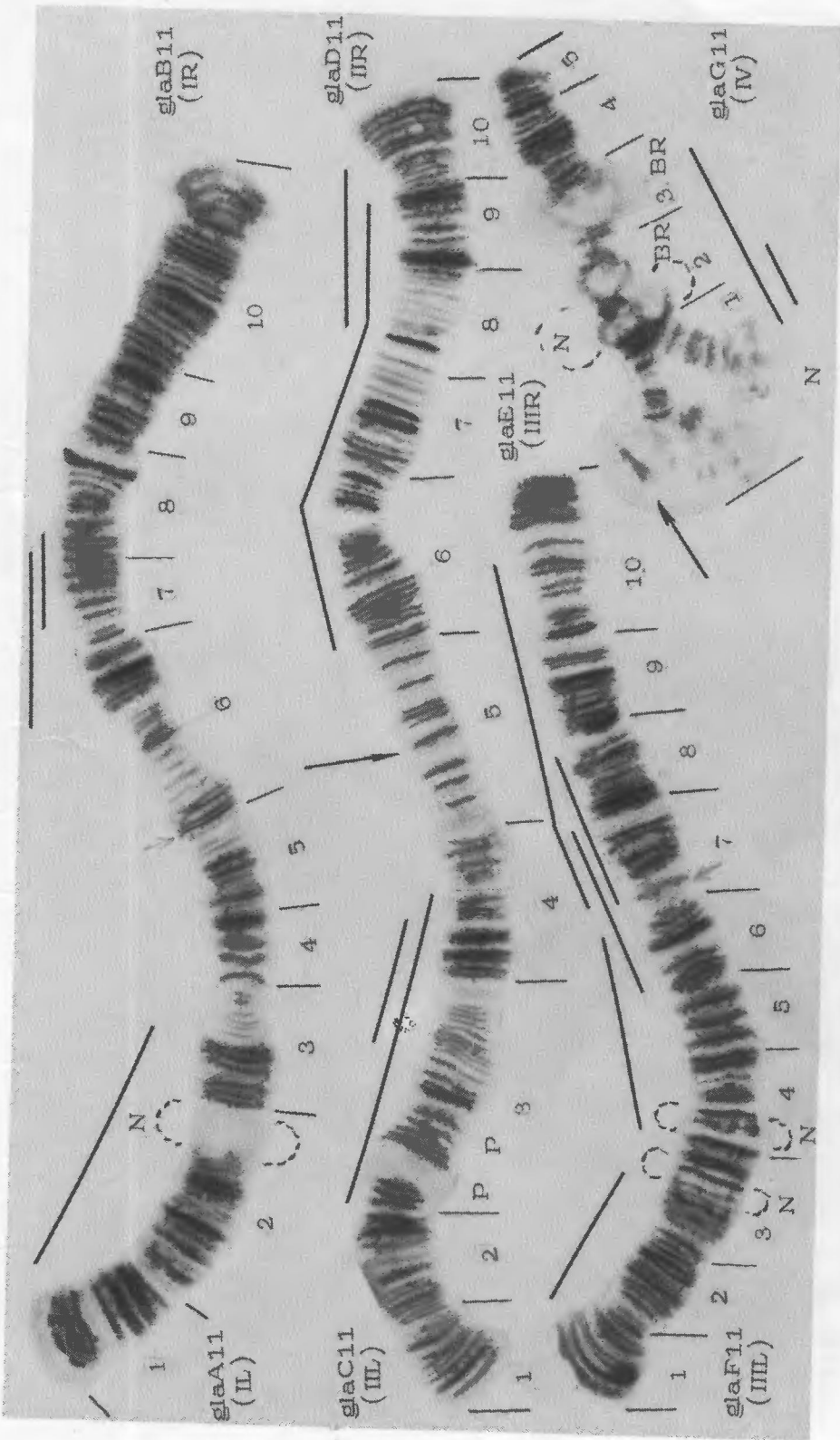


Фото 29. Карнотики *Glutotendipes glaucus* (Meigen).
 Картирование по Г. Н. Мисейко, Б. Х. Минсаринской [1974], обозначение плеч по Р. Михайлова [1979].

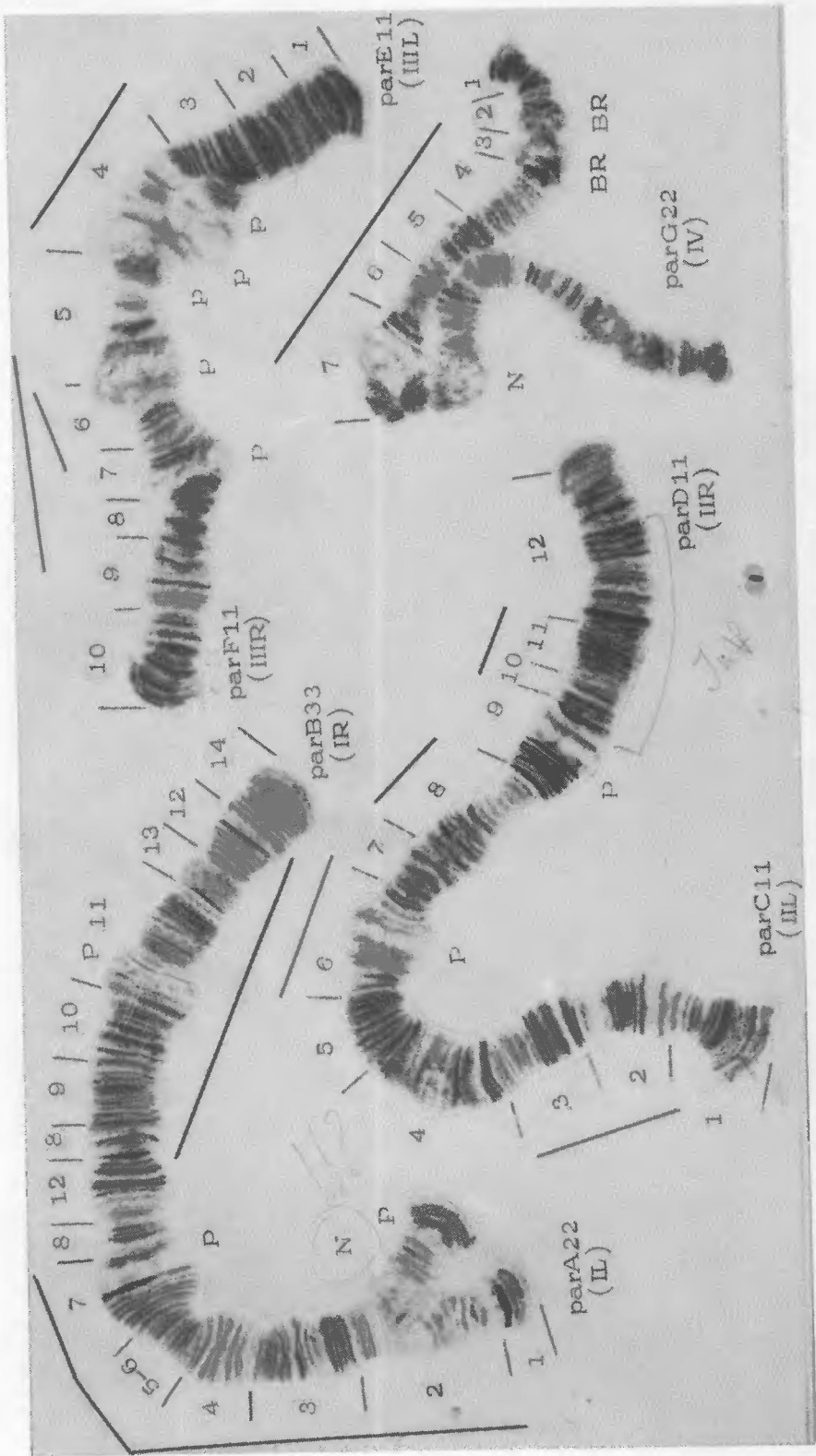


Фото 30. Кариотип *Glutotendipes paripes* Edwards.

Картирование по Р. Михайлова, Н. Ретрова [1984], обозначение последовательностей по И. И. Киннаде с соавторами [1990].

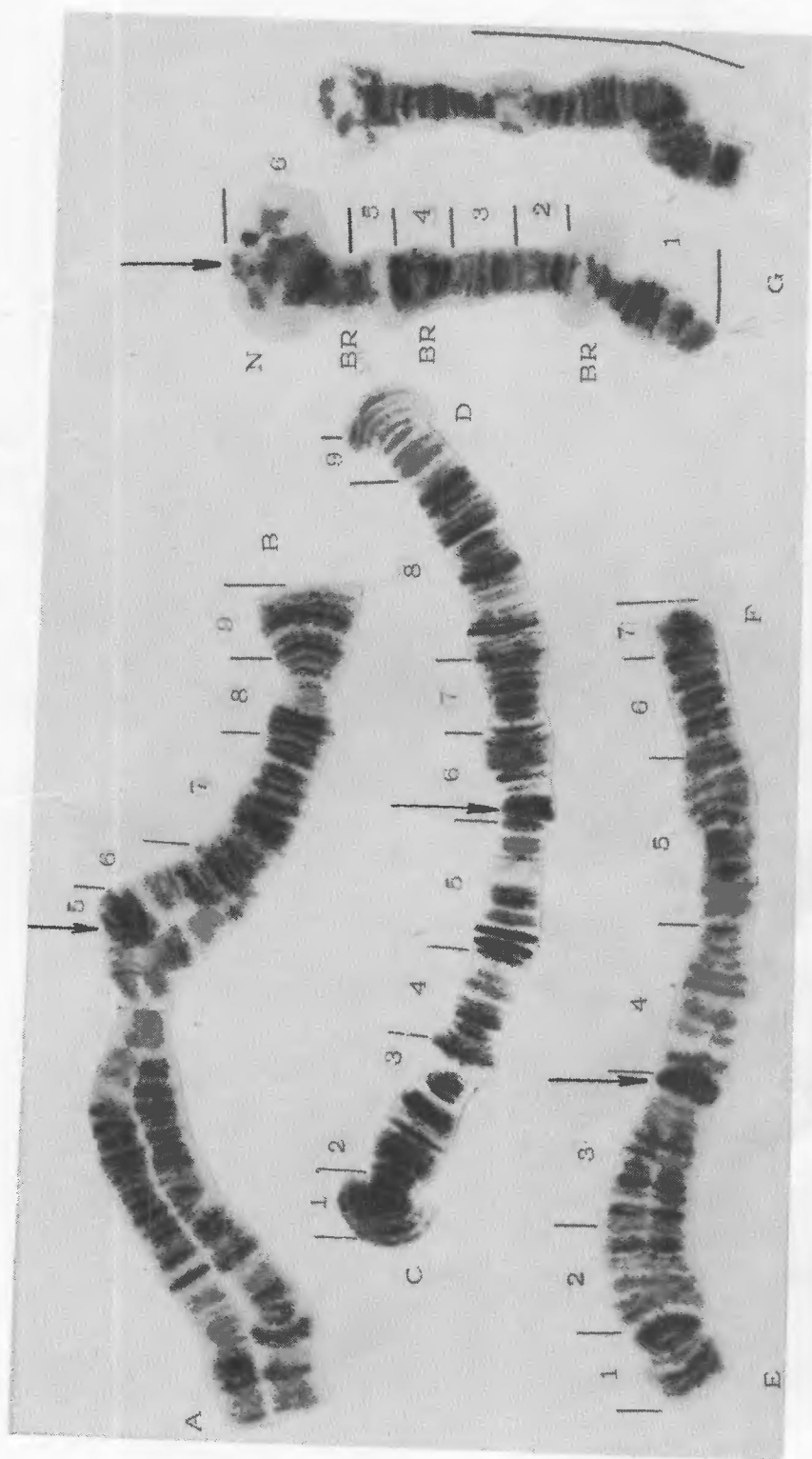


Фото 31. Картионг *Glutotendipes griekoveni* Kieffer.
 Картирование по Р. Михайлова [1979].

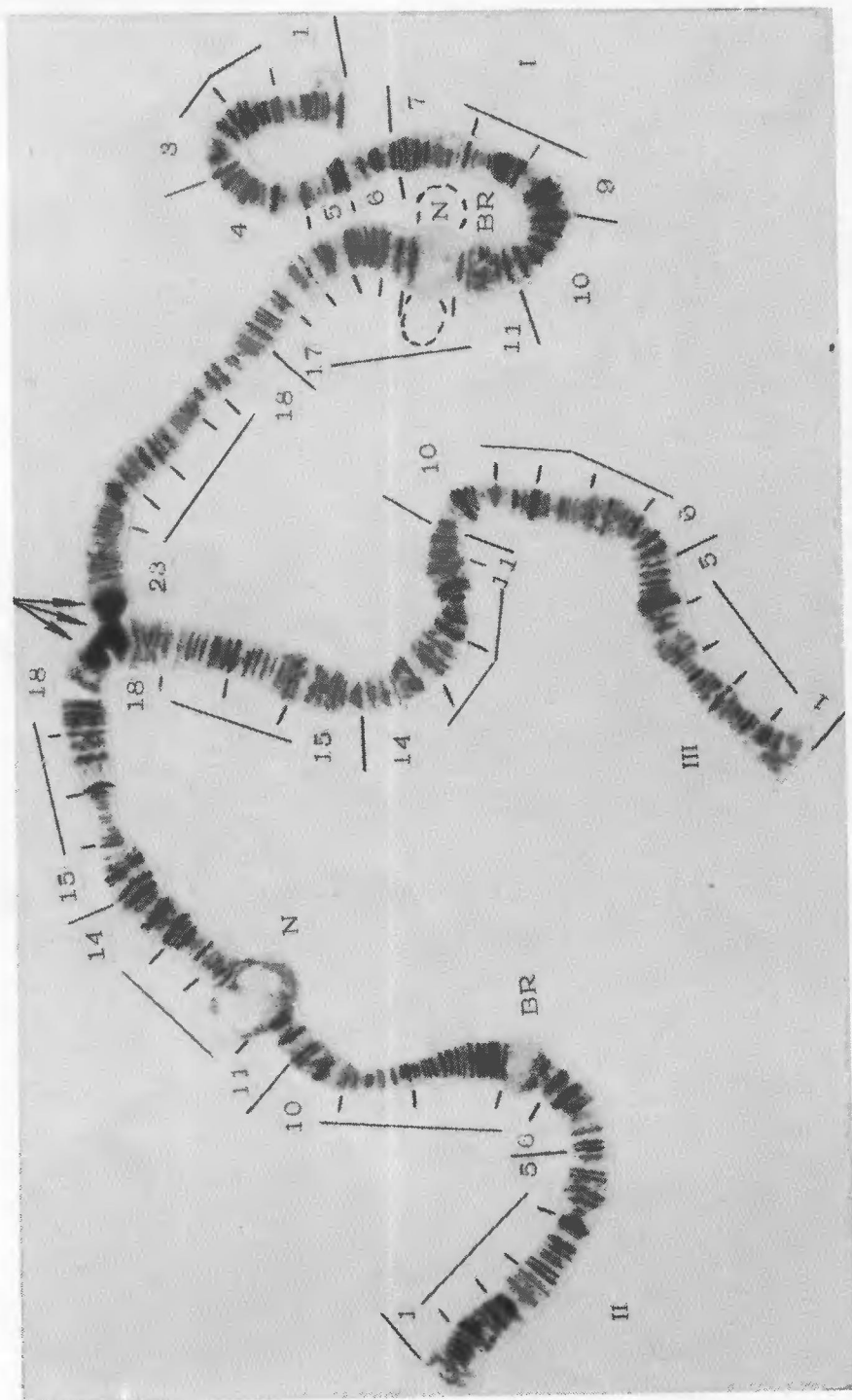


Фото 32. Кариотип *Lipiniella arenicola* Shilova.

Картинирование по И. Е. Кернису с соавторами [1984]. I, II, III — номера хромосом, стрелкой указан хромосомный центр.

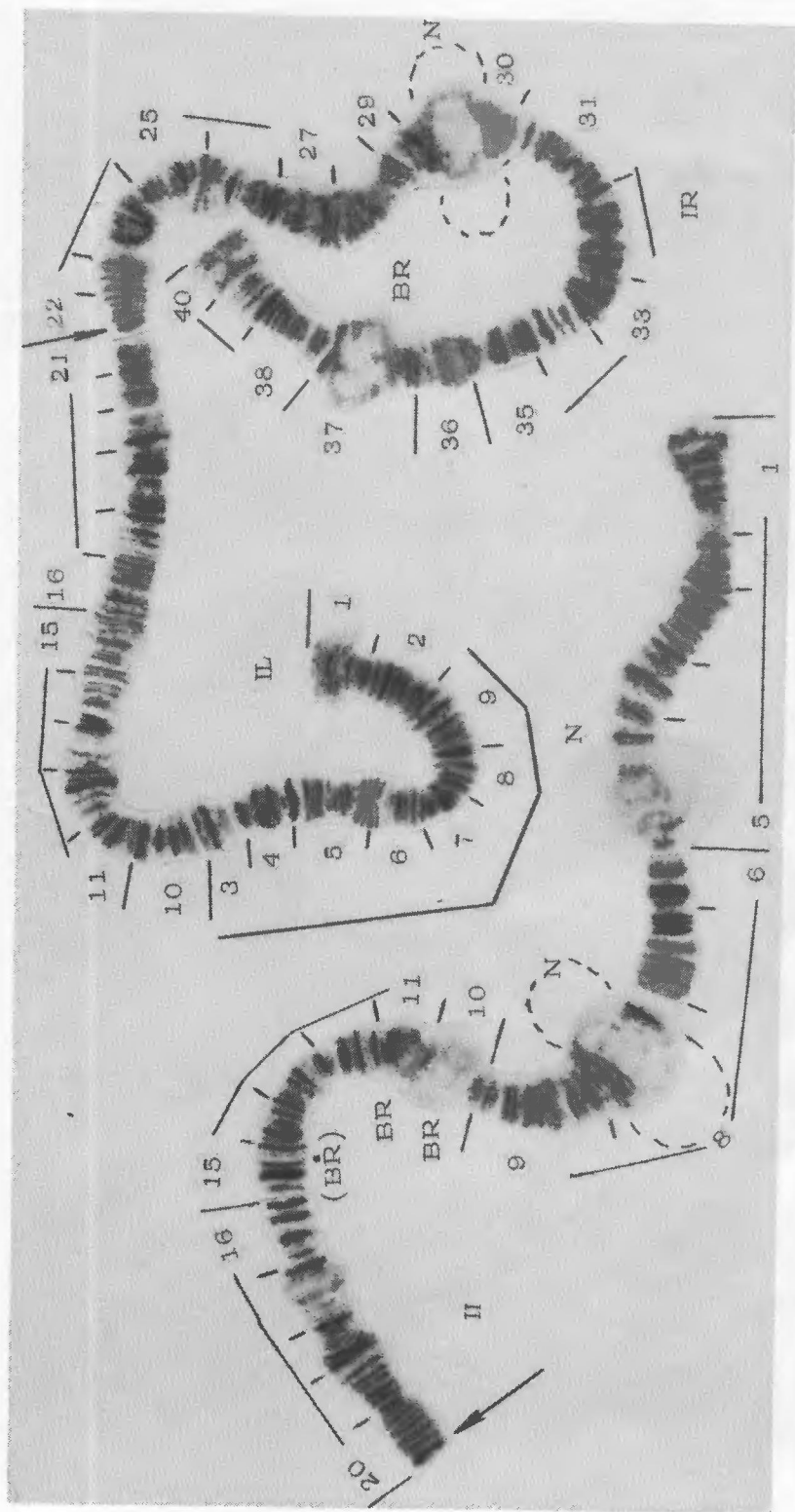


Фото 33. Картиотип *Lipiniella modesta* Kalugina.

Картирование по И. И. Киннаде с соавторами [1989]. Здесь и далее I, II, III — номера хромосом, L. и R — левое и правое плечи

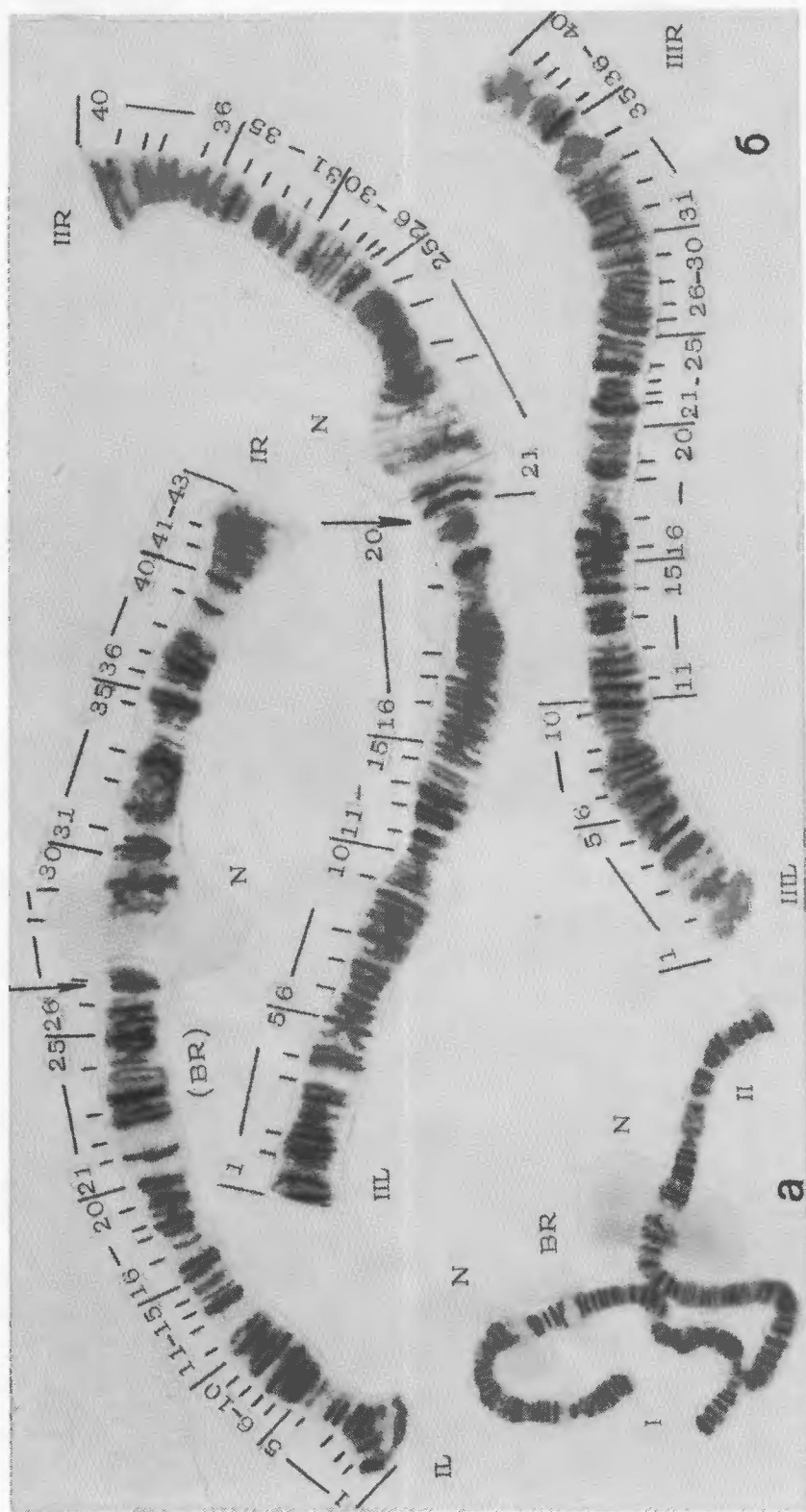


Фото 34. Карлотип *Cryptochironomus psittacinus* Meigen.

a — хромосомы из клеток основной доли железы, *б* — хромосомы клеток специальной доли.

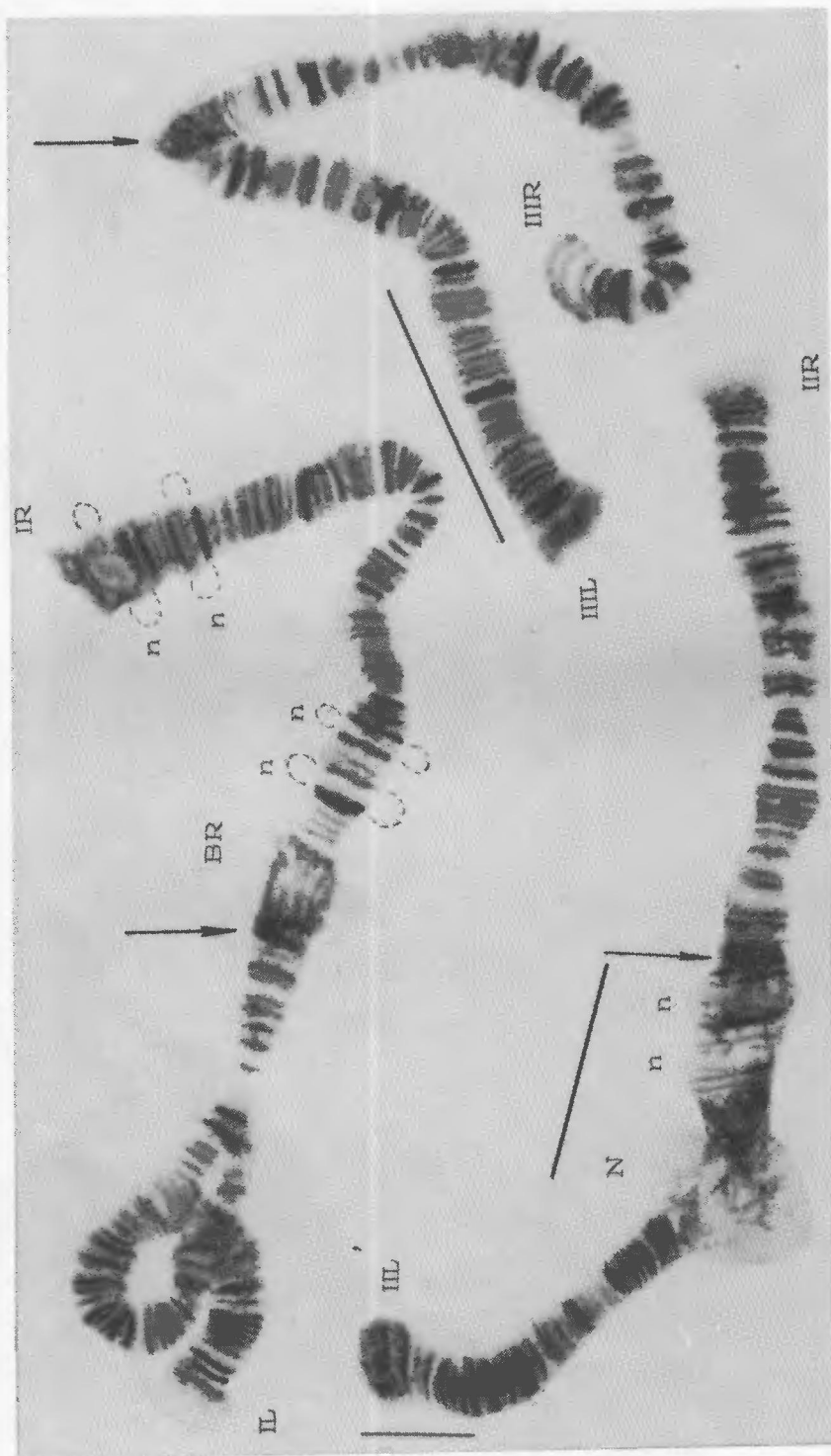


Фото 36. Кариотип *Cryptochironomus ussouriensis* Goetghebuer.

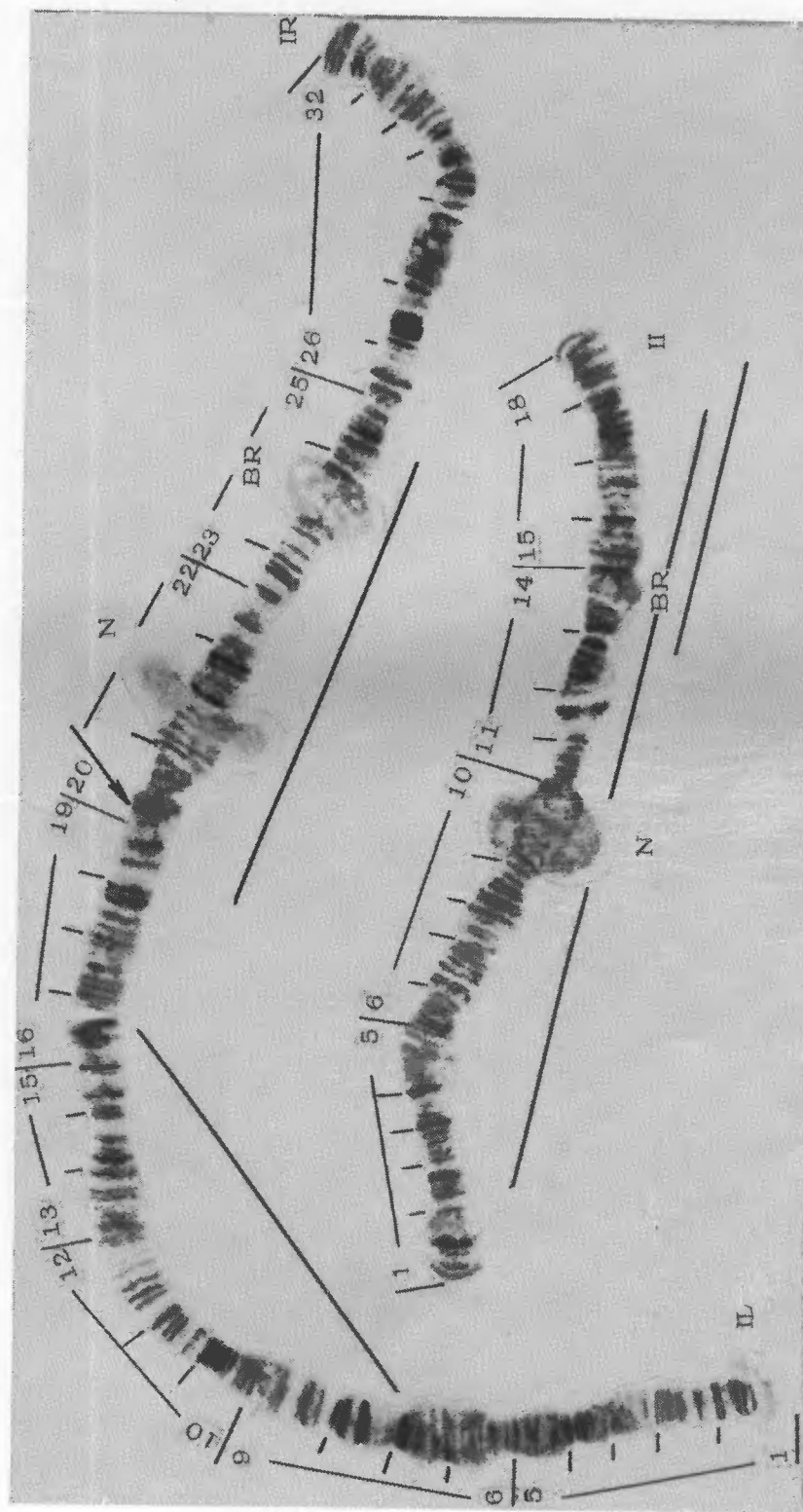


Фото 37. Кариотип *Sturtechiromys gr. defectus* (кариотип 2, $2n = 4$), *C. obreptans* (Walk.).

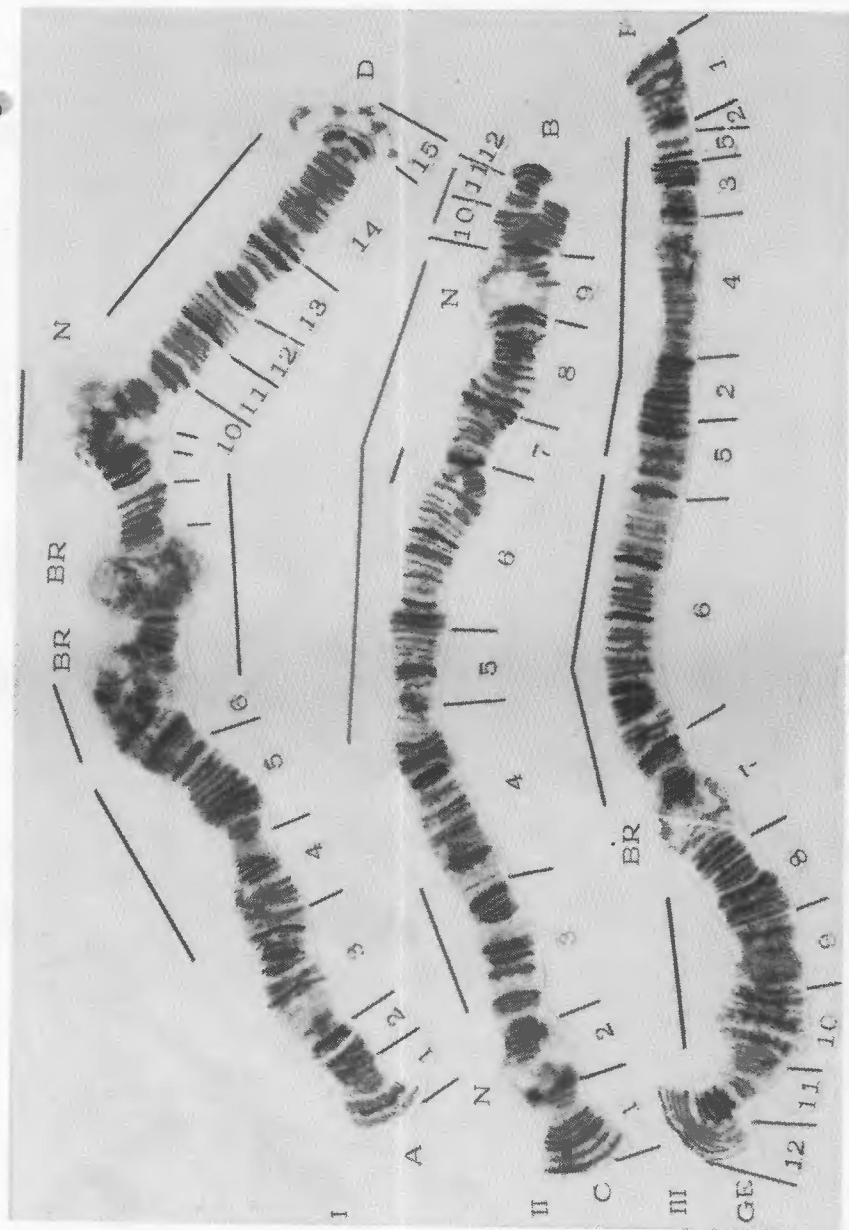


Фото 38. Кариотип *Endochironomus albipennis* (Meigen).
Картирование и обозначение плеч по Р. Мичалова [1987].



Фото 39. Кариотип *Endochironomus tendens* (Fabricius). Фото П. Михайловой.

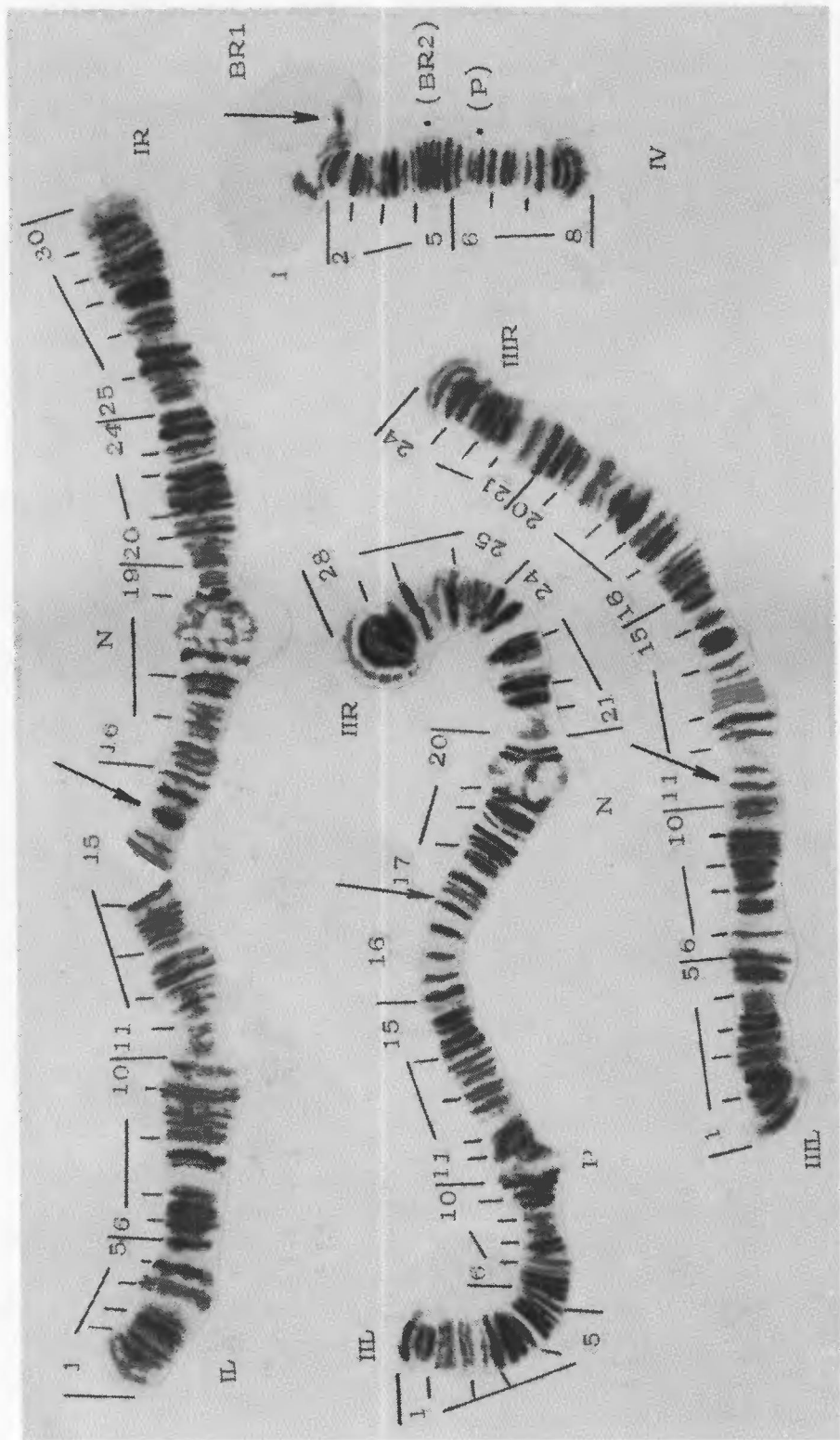


Фото 40. Карпентин *Fleuria lacustris* Kieffer.
Картирован авторами.

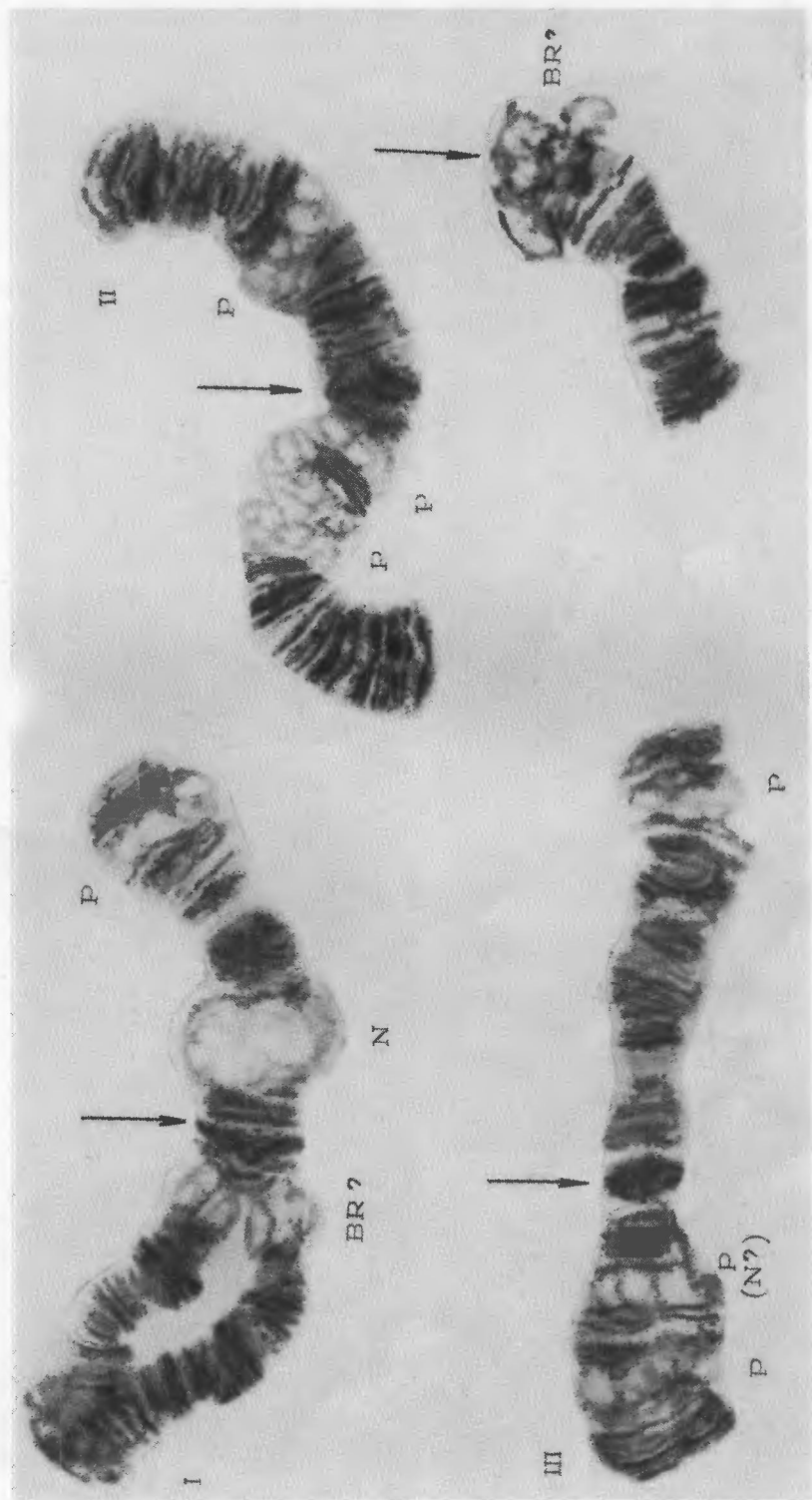
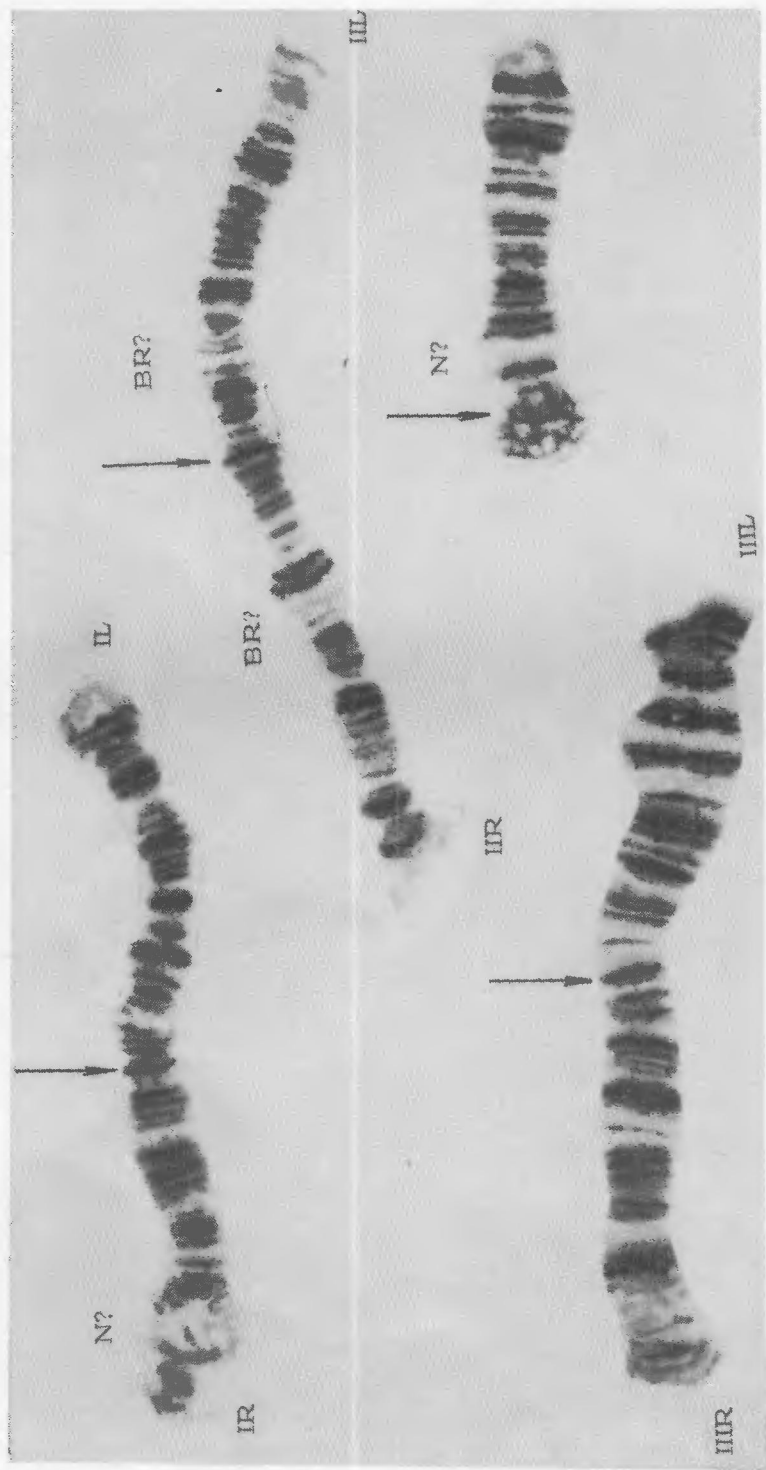


Фото 41. Кариотип *Stictochironomus crassiforceps* (Kieffer).



Формо 42. Кариотип *Stictochironomus rosenscholdi* (Zetterstedt).

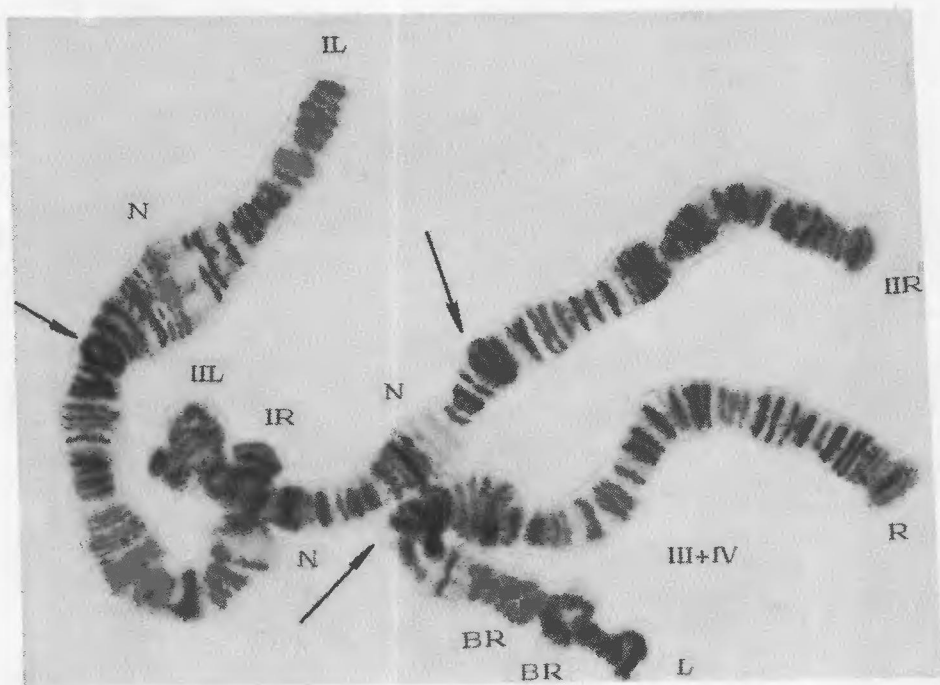


Фото 44. Картиотип *Sergentia coracina* (Zetterstedt). Фото W. Wülker.
Картирован П. Неверс.

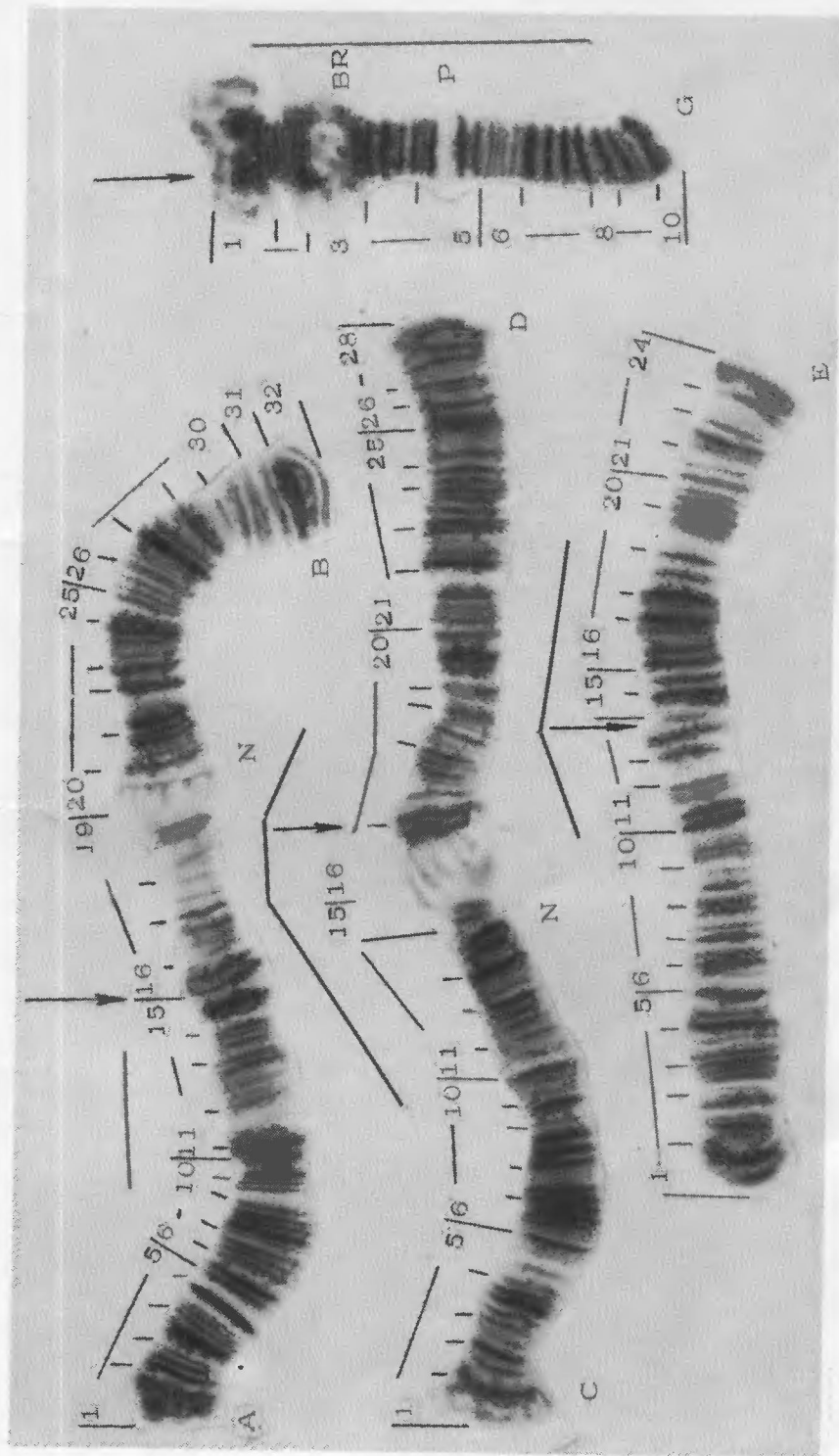


Фото 45. Кариотип *Polyedilum tuberculatum* (Meigen).
Картирование по Л. В. Фетер [1985].

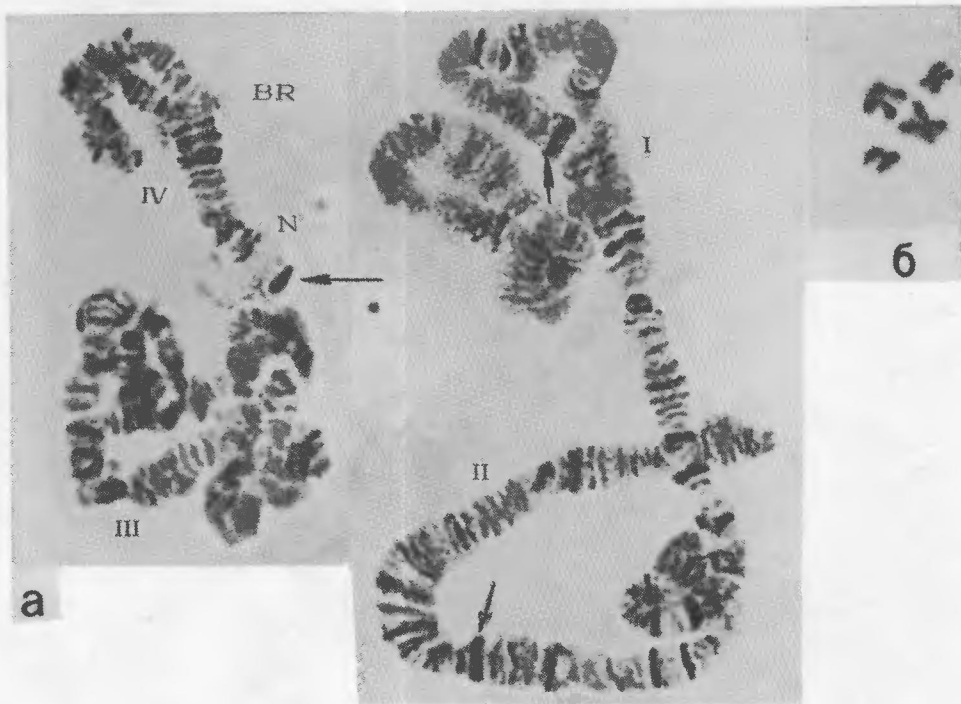


Фото 46. Кариотип *Microchironomus tener* (Kieffer).

а — политенные хромосомы из клеток слюнной железы, б — сперматогониальная метафаза.

Очень хороший материал можно получить, выводя личинок из кладок, собранных в природе или полученных от самок [Шилова, 1976]. В этом случае исследователь получает большое количество личинок одного вида, что позволяет определять границы внутривидовой изменчивости морфологических признаков, и более надежно выявить особенности строения преимагинальных стадий.

Препарирование и изготовление препаратов для морфологического анализа

Личинки, фиксированные в смеси этанол — ледяная уксусная кислота, пригодны для параллельного морфологического и цитологического анализа. Прежде чем приступить к препарированию личинки и приготовлению «морфологического» препарата, из грудного отдела извлекают слюнные железы, необходимые для получения цитологических препаратов (см. методы карпиологического анализа). Затем личинку промывают в воде, отделяют задний конец тела (с VI брюшного сегмента) и кладут его на брюшную сторону или боком (*Chironomus*) на предметное стекло в каплю жидкости Фора-Берлеза, а головную капсулу, нижней стороной вверх помещают на то же стекло в другую каплю. Во многих случаях желательно предварительно головную капсулу поместить в фарфоровый тигелек с 5—10%-м раствором едкого кали и на слабом огне вываривать 10—15 мин или выдерживать в том же растворе голову в течение 15—24 ч до полного растворения мышц, а далее, отмыв в воде головную капсулу от щелочи, разрезать ее микроскальпелем, или иглами сагитально, отделить дорзальную часть головы от вентральной, можно отделить мандибулы, максиллы, антенны и другие части ротового аппарата и поместить в каплю жидкости Фора-Берлеза. Под бинокляром наблюдают, чтобы детали строения личинки лежали в нужном положении, и подсушивают препараты либо на медицинском приспособлении для подсушки парафиновых срезов, либо при комнатной температуре. В первом случае препарат выдерживают 2—4 ч, в последнем 20—24 ч. Затем каждую каплю по отдельности накрывают покровным стеклом следующим образом. На покровное стекло помещают каплю жидкости Фора-Берлеза, быстро переворачивают его и покрывают каплю на предметном стекле.

Состав жидкости Фора-Берлеза, широко применяемой при изготовлении препаратов энтомологами и акарологами, и методика ее приготовления общеизвестны. Она применима для фиксированных любым фиксатором объектов без предварительной обработки, лишь промытых в дистиллированной воде. При длительном хранении жидкость Фора-Берлеза подсыхает, поэтому желательно через 1—2 нед после приготовления препарата окантовать покровное стекло силикатным клеем или бесцветным лаком.

Таким образом, препарат содержит детали строения головной капсулы и задний конец тела (рис. 49).

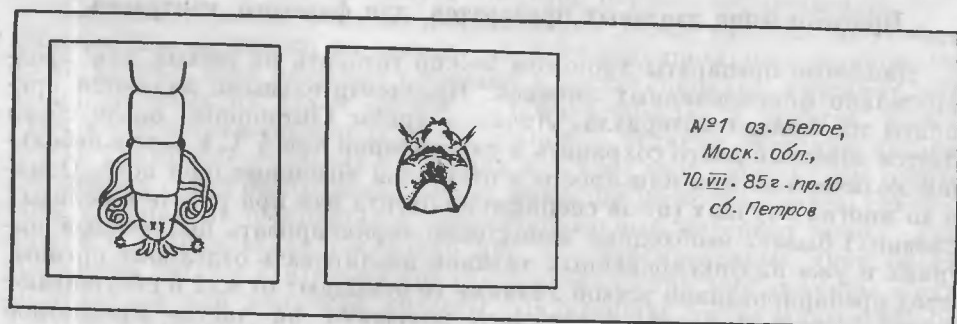


Рис. 49. Общий вид препарата для изучения морфологии личинки.

Помещать под одно покровное стекло задний конец тела и голову нельзя, так как они разной толщины, номер морфологического препарата обязательно должен соответствовать номеру цитологического, на котором расположены хромосомы слюнных желез той же самой личинки. Это позволит достоверно провести ассоциацию морфологических и кариотипических признаков.

Анализ препаратов

Перед приготовлением препаратов под бинокулярном изучают общий габитус: форму тела, головы, наличие придатков VII, VIII и X сегментов и т. д. После препарирования исследование проводят под световым микроскопом. Тщательно анализируют детали строения ротового аппарата, головы и придатков тела, при этом сравнивают морфологические признаки вида в последовательности, данной в определительных таблицах и диагнозах видов. Основные морфологические структуры зарисовывают с помощью рисовального аппарата (РА-4, РА-5). В случае необходимости измеряют детали строения личинки под микроскопом, длину тела под бинокулярном. А далее вычисляют индексы, используемые в диагнозах.

Изучение некоторых деталей под световым микроскопом затруднительно из-за плоскости изображения и ограничений разрешающей способности микроскопа. В таких случаях лучше работать с электронным сканирующим микроскопом, позволяющим получать объемные изображения увеличением до 100 000.

КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Для кариологического анализа используют хромосомы клеток разных органов личинок, предкуколок и имаго. Митотические хромосомы удобнее всего наблюдать в сперматогонияльных клетках гонад личинок последнего возраста и ранних предкуколок (6—7-я фазы), в клетках имгинальных дисков ног и крыльев личинок (5-я фаза). Для изучения мейотических хромосом используют делящиеся сперматоциты в гонадах предкуколок (7-я фаза). Политенные хромосомы имеются во многих органах личинок, куколок и имаго. Наиболее удобны для анализа политенные хромосомы слюнных желез личинок конца последнего (четвертого) возраста и ранних предкуколок. У тех видов хилономид, личинки и имаго которых имеют крупные размеры, пригодны также политенные хромосомы мальпигиевых сосудов.

Кариологический анализ митотических, мейотических и политенных хромосом проводят на давленных препаратах. В качестве основных методов анализа используют фазовый контраст, ацет-орсеиновую методику или дифференциальное окрашивание.

Приготовление давленных препаратов для фазового контраста

Давленные препараты хромосом можно готовить из живых или предварительно фиксированных личинок. Предпочтительными являются препараты из живого материала. Личинок трибы *Chironomini* после сбора удается довольно долго сохранять в лаборатории при 4 °С в воде с небольшим количеством ила или просто встойной водопроводной воде. Однако во многих случаях (из-за специфики объекта или при работе в полевых условиях) бывает необходимо немедленно зафиксировать полученный материал и уже из фиксированных личинок изолировать отдельные органы. Перед препарированием живой личинки ее отмывают от ила и обсушивают фильтровальной бумагой, после чего помещают на чистое предметное стекло в поле зрения стереомикроскопа. Придерживая одной препаровальной иглой личинку за середину тела, другой отделяют головную

капсулу, вместе с которой выделяется передняя часть кишечника и парные слюнные железы. При этом важно, чтобы вместе со слюнными железами из тела личинки выделилась гемолимфа, покрывающая слюнные железы. Можно также выделять слюнные железы в изотоническом растворе поваренной соли (0,65%-й NaCl) или в специальном физиологическом растворе Кэнпона, имеющем солевой состав, близкий к гемолимфе хирономид. В этом случае перед тем, как изолировать слюнные железы, личинку помещают на предметное стекло в каплю физиологического раствора. Необходимо, чтобы физрастворы всегда были свежими, так как малейшие изменения в них вызывают нарушения в структуре хромосом. Изолированные слюнные железы осторожно переносят с помощью препаровальных игл на чистое предметное стекло в каплю фиксатора — смеси этанол — ледяная уксусная кислота (3 : 1). Можно фиксировать железы на том же предметном стекле, где проводили выделение, но в этом случае удаляют остатки тела личинки, оттягивают фильтровальной бумагой гемолимфу или физиологический раствор и капают фиксатор. Продолжительность фиксации 1—2 мин, затем фиксатор удаляют фильтровальной бумагой и заменяют его несколькими сменами 45%-й уксусной кислоты (по 1—2 мин). Затем 45%-ю уксусную кислоту оттягивают фильтровальной бумагой и слюнные железы помещают в три смены молочной кислоты повышающейся концентрации (15-, 25- и 50%-ю по 1—2 мин в каждой). В 50%-й молочной кислоте остро заточенными иглами отделяют клетки железы от секрета, находящегося в центральном секреторном резервуаре. Секрет удаляют с предметного стекла, а клетки железы осторожно накрывают покровным стеклом. Листом фильтровальной бумаги аккуратно удаляют излишки молочной кислоты. При легком надавливании пальца руки на покровное стекло, покрытое чистой фильтровальной бумагой, политенные хромосомы дольки хорошо расправятся. Важно не допускать сдвига хромосом. Во избежание высыхания препарата по краям покровного стекла наносят расплавленный парафин или лак для ногтей. Приготовленный таким образом препарат политенных хромосом готов для исследования в фазово-контрастном микроскопе. Хромосомы при этом методе анализа не нуждаются в каком-либо окрашивании. Рисунок дисков политенных хромосом, структура пуфов, колец Бальбиани и ядрышек будет тем лучше в фазовом контрасте, чем тоньше слой цитоплазмы клеток и чем более уплощены хромосомы. Это наиболее удобный метод для изучения локализации ядрышек и колец Бальбиани — структур, которые являются важнейшими характеристиками кариотида.

Для работы с митотическими и мейотическими хромосомами в фазовом контрасте гонады и имгинальные диски выделяют из живых личинок в физиологическом растворе, затем на 10—15 мин переносят в гипотонический раствор цитрата натрия, после этого фиксируют в этанол — уксусной кислоте и раздавливают в 45 %-й уксусной кислоте. Их анализ в фазовом контрасте также не требует предварительного окрашивания.

Слюнные железы, гонады, имгинальные диски, ганглии могут быть изолированы не только из живых, но и из фиксированных личинок. Это более удобно, если материал собирают в экспедиционных условиях. Личинок, отмытых от ила и обсушенных фильтровальной бумагой, фиксируют в свежеприготовленной смеси этанол — ледяная уксусная кислота (3 : 1). Соотношение объема материала и объема фиксатора 1 : 10. В течение первых суток необходимо сменить фиксатор несколько раз до тех пор, пока личинки не обесцветятся. Зафиксированный материал может храниться в холодильнике несколько лет. Из фиксированных личинок необходимые органы извлекают под стереоскопическим микроскопом в капле уксусной или молочной кислоты. Дальнейшие этапы приготовления давленного препарата хромосом из изолированных органов такие же, как описано выше.

Важно подчеркнуть, что при кариосистематических исследованиях необходимо всегда одновременно готовить два препарата из одной и той же личинки: энтомологический и цитологический.

Ацет-орсеиновая методика

При кариологическом анализе наиболее часто применяют ацет-орсеиновый метод приготовления давленных препаратов, хотя крайне желательно использовать его в сочетании с фазовым контрастом, который, как указывалось выше, позволяет локализовать ядрышки и кольца Бальбиани.

При ацет-орсеиновой методике одновременно происходит фиксация и окраска хромосом. Но опыт показывает, что для получения хорошей структуры хромосом желательна предварительная фиксация в смеси этанол — ледяная уксусная кислота.

При использовании данной методики необходимо прежде всего приготовить ацет-орсеин. Существует много вариантов его приготовления. Один из них наиболее удобный, на наш взгляд: к 1,5 г сухого орсеина (марки Merck) добавить 45 мл ледяной уксусной кислоты, смесь довести до кипения на горелке или электроплитке, при закипании немедленно снять с огня. Повторить процедуру закипания примерно 15 раз. Прилить 55 мл дистиллированной воды и вновь довести до закипания 15 раз. Раствор охладить, профильтровать и разбавить 1 н. HCl в отношении 9 : 1. Перед приготовлением давленных препаратов краситель развести в соотношении 1 часть 1 н. HCl : 2 части красителя: 1 часть 45%-й уксусной кислоты.

При использовании ацет-орсеиновой методики слюнные железы, гонады, имагинальные диски могут быть изолированы как из живых, так и из фиксированных личинок (фиксация проводится в смеси этанол — ледяная уксусная кислота (3 : 1)).

Изолированные фиксированные органы помещают в каплю 45%-й уксусной кислоты, затем замещают ее раствором ацет-орсеина. Окраска продолжается 10—20 мин. Важно не дать капле красителя высохнуть, для чего необходимо время от времени добавлять его. После окрашивания изолированные органы отмывают от излишков красителя с помощью нескольких смесей 45%-й уксусной кислоты, постепенно оттягивая ее уголками фильтровальной бумаги. Затем следуют три смены молочной кислоты (15-, 25-, 50%-й) по 1—2 мин. В молочной кислоте происходит дифференцировка степени окраски и лучшее расправление хромосом. В последней смене молочной кислоты (50%-й) слюнные железы освобождают от секрета, секрет удаляют с предметного стекла, окрашенные секреторные клетки осторожно накрывают покровным стеклом. Избыток молочной кислоты, выступающий по краям покровного стекла, аккуратно удаляют фильтровальной бумагой. После этого готовят препарат (см. об этом выше).

Нередко окраску ацет-орсеином изолированных органов из фиксированных целиком личинок (особенно хранившихся долгое время) приходится проводить более длительное время. В частности, гонады, ганглии и имагинальные диски из фиксированных личинок лучше окрашивать в течение 12 ч при низкой температуре (4 °C).

При определении видовой принадлежности имаго большую роль может сыграть анализ его кариотипа. Для этой цели используют политенные хромосомы мальпигиевых сосудов. Собранных в природе имаго (лучше самок) помещают в холодилиник (4 °C) на 2—3 ч. Эта холодовая обработка способствует получению более четкой структуры хромосом. Затем имаго фиксируют холодной смесью этанол — ледяная уксусная кислота (3 : 1). Зафиксированных имаго переносят в чашку Петри с фиксатором, вспаривают брюшко с помощью препаровальных игл и изолируют мальпигиевые сосуды. Их помещают в ацет-орсеин, окрашивают 15—20 мин и затем готовят давленный препарат.

Препараты политенных хромосом слюнных желез, заключенные в 50%-ю молочную кислоту, могут храниться в холодильнике 1—1,5 мес. Чтобы уменьшить испарение молочной кислоты, препарат можно окантовать по периметру покровного стекла расплавленным парафином или лаком для ногтей.

Препараты с хорошо расправленными хромосомами рекомендуется перевести в постоянные. Для этого их помещают на металлическую подставку, помещенную на сухой лед. Можно также заморозить препараты погружая их на 15 с в жидкий азот. Но поскольку из-за резкого перепада температур предметные стекла часто лопаются, лучше использовать для замораживания препаратов специальный металлический столик из дюралюминия. Он представляет собой круглую металлическую подставку диаметром 130 мм и высотой 15 мм, насаженную на цилиндрический стержень диаметром 40 мм и высотой 300 мм. Высота стержня определяется высотой широкогорлой колбы для бытового термоса, в которую наливают жидкий азот и опускают стержень столика для замораживания. По мере испарения азота его добавляют в колбу. Чтобы не разбить колбу, между ней и столиком кладут прокладку из пенополистирола. После того как препараты замерзнут, с помощью бритвенного лезвия резким движением снимают покровное стекло и препарат немедленно погружают в охлажденный 96°-й спирт, затем его обезвоживают следующим образом: 96°-й спирт — 2 смены, бутиловый спирт — 2 смены, ксилол — 2 смены по 5—7 мин и заключают в канадский бальзам.

В случае затруднений с сухим льдом или жидким азотом можно воспользоваться методом Л. А. Чубаревой и Н. А. Петровой [1980]. Для этого препараты помещают в чашку Петри со смесью 96°-ного спирта и 45°-й уксусной кислоты (1 : 1), и они находятся там до тех пор, пока покровное стекло не отпадет от предметного. Это может произойти менее чем через час на свежих препаратах или может затянуться до суток у долгохранившихся препаратов. Далее следует обезвоживание препаратов и заключение в канадский бальзам.

Здесь приведена стандартная методика приготовления давленных препаратов политенных хромосом. Однако даже при приготовлении препаратов хромосом очень близких видов отработанную методику необходимо модифицировать в каждом конкретном случае.

Дифференциальная окраска хромосом

Существенным дополнением к кариотипической характеристике хирономид могут быть данные, полученные с помощью дифференциального окрашивания политенных и митотических хромосом [Hägele, 1977; Сигарева, 1985; Hägele, Speier, 1988]. Дифференциальная окраска позволяет идентифицировать пары метафазных хромосом, определять гомологичные хромосомы у сравниваемых форм, оценивать эволюционную изменчивость кариотипа, а также выявить такие важнейшие геномные компоненты, как структурный гетерохроматин (С-окраска), индивидуальный рисунок дисков митотических хромосом (G-окраска), ядрышкообразующие районы хромосом (N-окраска).

Для успешного применения метода дифференциального окрашивания политенных хромосом необходимо подготовить чистые, хорошо обезжиренные стекла. Необходимо учесть, что пригодны только хорошо расправленные хромосомы, максимально отделенные от цитоплазмы. Последняя ухудшает или полностью исключает дифференциальное окрашивание хромосом.

Л. Е. Сигаревой [1985] разработан простой способ приготовления давленных препаратов политенных хромосом, дающий хорошее воспроизведение дифференциальной окраски у разных видов хирономид. Слюнные железы выделяют в гемолимфе и фиксируют в смеси этанол — ледяная уксусная кислота (3 : 1) в течение 2—3 мин, как указано выше. Фиксиро-

важные железы помещают в каплю 40%-й молочной кислоты на одном из концов предметного стекла. Затем клетки накрывают другим предметным стеклом так, чтобы на первое налегала только 1/3 его часть. Клетки раздавливают осторожным надавливанием одного стекла на другое. Затем стекла помещают на планшет и выдерживают при температуре 2—4 °C 3—5 сут. После этого предметные стекла отделяют друг от друга путем осторожного скольжения стекла по стеклу. Полученные два препарата отмывают от молочной кислоты в трех сменах 96%-го этилового спирта и высушивают на воздухе. Для дифференциального окрашивания отбирают под микроскопом препараты с достаточно большим количеством недеформированных хромосом.

Контролем дифференциального окрашивания служат препараты, окрашенные азури-эозином по Романовскому без предварительной обработки хромосом. Для этого свежеприготовленные или хранившиеся в течение месяца препараты политенных хромосом окрашивают раствором готового красителя (2 : 50) в течение 9—10 мин. Препараты ополаскивают дистиллированной водой, высушивают на воздухе и заключают в канадский балзам.

Окраску хромосом по С-методу проводят по D. G. Bedo [1975] в модификации Л. Е. Сигаревой и С. И. Беляниной [Сигарева, 1985]. Свежеприготовленные препараты политенных хромосом погружают на 15 мин в стаканчик с насыщенным раствором гидрата окиси бария $Ba(OH)_2$ при комнатной температуре. После щелочной обработки препараты отмывают в четырех сменах дистиллированной воды, дают воде стечь и инкубируют в двойном солевом растворе ($2 \times SSC$: 17,53 г хлористого натрия и 8,82 г лимонно-кислого натрия на 1 л дистиллированной воды), pH 6,8—7,0 при температуре 57—60 °C в течение 2 ч, после чего препараты отмывают в дистиллированной воде и высушивают на воздухе. Сухие препараты окрашивают раствором красителя Гимза (2 мл красителя разводят в 50 мл дистиллированной воды или стандартного буфера (pH 6,5—7,0) в течение 1—1,5 мин, затем ополаскивают водой, высушивают на воздухе и заключают в канадский балзам.

В результате С-окраски политенные хромосомы под микроскопом выглядят светло-голубыми, при этом их дисковая структура почти не выявляется, а С-позитивные участки (в том числе и центромерные районы) четко окрашиваются в темно-синий цвет.

Для дифференциального окрашивания митотических хромосом используют клетки семенников, подглоточного и надглоточного ганглиев, имажинальных дисков. Процедура фиксации и время обработки изменены по сравнению с обычным. Предварительно обработанные гипотоническим раствором цитрата натрия ткани фиксируют 50%-й уксусной кислотой, раздавливают и постфиксируют в холодном растворе метанол — ледяная уксусная кислота (3 : 1) 24 ч. Высушенные на воздухе препараты обрабатывают 0,2 н. HCl 1 ч. Препараты промывают в дистиллированной воде и инкубируют в 5%-м $Ba(OH)_2$ 7 мин при 50 °C. После промывания их инкубируют в $2 \times SSC$ 1 ч при 60 °C, промывают, высушивают на воздухе и окрашивают 10%-м раствором Гимза на фосфатном буфере (pH 6,8) 15 мин, промывают и высушивают на воздухе.

Принципы картирования

При изучении хромосомного полиморфизма у хирономид описывают разные последовательности дисков, возникающие в результате инверсий и встречающиеся в популяциях вида в гомо- и гетерозиготном состоянии. Существуют определенные правила обозначения таких последовательностей [Wülker et al., 1981, 1983; Ryser et al., 1983; Кикнадзе и др., 1989]. Прежде всего используется символ хромосомного плеча, затем следует номер инверсии, соответствующий последовательности их обнаружения в популяции. Перед обозначением последовательности ставится

сокращенное название вида. Например, наиболее часто встречающаяся в популяциях (соответственно прежде всего описанная) последовательность плеча *A* у *C. balatonicus* обозначается как *balA1*, последующая описанная последовательность как *balA2* и т. д. Соответственно в гомозиготе они будут обозначаться как *balA11* и *balA22*, в гетерозиготе как *balA12*.

При картировании политенных хромосом в других родах необходимо исходить из этого же принципа, несмотря на то, что такой высокой гомологии рисунка дисков хромосомных плеч, как в роде *Chironomus*, у представителей других родов не наблюдается. Хромосому условно подразделяют на определенное число участков, используя в качестве границ участков наиболее характерные («маркерные») диски.

Наиболее хорошо система картирования политенных хромосом разработана для видов рода *Chironomus* [Keyl, 1962]. Согласно ей хромосомы обозначаются римскими цифрами I, II, III, IV в соответствии с их длиной, а плечи хромосом буквами *A, B, C, D, E, F, G*. В роде *Chironomus* гомология плеч практически у всех видов легко устанавливается по рисунку дисков, хотя сочетание плеч в хромосомах меняется у разных видов. При картировании плеч хромосом в качестве стандарта используется рисунок дисков *C. piger*. Это правило необходимо соблюдать при описании кариотипов новых или ранее кариологически не изученных видов.

В СССР разработана другая система картирования, при которой в качестве стандарта используется рисунок дисков политенных хромосом *C. plumosus* [Максимова, 1976]. Она более проста, но используется прежде всего при изучении видов группы *plumosus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные в атласе сведения о морфологии и кариотипах личинок трибы Chironomini касаются прежде всего так называемых массовых видов, т. е. видов, распространенных достаточно широко и встречающихся в больших количествах. Их точная видовая диагностика имеет особенно существенное значение при экологических исследованиях, связанных с оценкой продуктивности водоемов, при анализе воздействий различных антропогенных факторов.

Но эти виды составляют сравнительно небольшую часть общего числа известных (и еще неизвестных человеку) видов хирономид. Дальнейшее развитие кариологических исследований в сочетании с морфологическим анализом может значительно повысить точность диагностики этого процветающего семейства насекомых. В последние годы необычайно быстро развиваются методы молекулярной биологии и молекулярной цитогенетики. Они дополняют и расширяют возможности классических кариологических методов. Особенно полезна для кариологического анализа гибридизация *in situ* клонированных фрагментов ДНК. Этот метод позволяет четко определять действительную гомологию отдельных плеч и участков хромосом у разных видов. При обычной морфологической характеристике рисунка дисков она всегда оценивалась с определенной долей предположительности. Используя методы молекулярной гибридизации, удастся выявить степень генетических изменений, произошедших после дивергенции видов. Более того, в последние годы удалось четко определить локализацию в хромосомах хирономид многих индивидуальных генов, таких как гены глобинов, генов колец Бальбиани, рибосомных генов и т. д., и показать закономерности их положения в определенных группах сцепления у разных видов. Все это позволяет на новой, более информативной основе определять пути хромосомной эволюции хирономид.

Можно надеяться, что публикация данного атласа позволит привлечь внимание специалистов к кариологическим исследованиям хирономид по всему ареалу. Это крайне важно для репрезентативного анализа закономерностей хромосомного полиморфизма с достаточным числом изученных популяций и необходимым объемом количественных выборок, что требуется как для оценки уровня цитогенетической изменчивости вида в «нормальных» условиях обитания, так и для определения влияния антропогенных факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянина С. И. Строение гигантских хромосом и кариосистематика личинок подсемейства Chironomidae (Chironomidae, Diptera): Дис. ... канд. биол. наук.— Саратов, 1968.— 375 с.
- Белянина С. И. Хромосомный полиморфизм *Chironomus plumosus* L. из различных частей ареала. I. Кариотипическая структура популяции из Волги у Саратова, Ярославля и из Оби у Новосибирска // Цитология.— 1976а.— Т. 18, № 6.— С. 712—716.
- Белянина С. И. Кариотип *Stictochironomus pictulus* из оз. Иссык-Куль // Там же.— 1976б.— Т. 18, № 7.— С. 891—896.
- Белянина С. И. Хромосомный полиморфизм *Chironomus plumosus* L. из различных частей ареала. II. Кариотипическая структура трех географически разобщенных популяций // Там же.— 1977.— Т. 19, № 5.— С. 565—569.
- Белянина С. И. Кариотип личинок комара *Endochironomus tendens* из различных районов Волги // Там же.— 1978.— Т. 20, № 5.— С. 593—598.
- Белянина С. И. Кариотипический состав популяций хирономиды *Endochironomus impar* Walk. из водоемов Ямала и Полярного Урала // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых.— Л., 1980.— С. 4—9.— (Тр. ин-та Зоол. ин-т АН СССР; Т. 95).
- Белянина С. И. Хромосомный анализ воляжской хирономиды *Endochironomus albipennis* // Цитология.— 1981а.— Т. 23, № 9.— С. 1060—1064.
- Белянина С. И. Сравнительная кариологическая характеристика *Chironomus annularius* из различных географических зон // Зоол. журн.— 1981б.— Т. 10, № 7.— С. 1030—1039.
- Белянина С. И. Хромосомные различия хирономиды *Glyptotendipes barbipes* в пределах ареала // Цитология.— 1982.— Т. 24, № 1.— С. 78—85.
- Белянина С. И. Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР: Дис. ... д-ра биол. наук.— Саратов, 1983.— 455 с.
- Белянина С. И., Максимова Ф. Л., Бухтеева Н. М. и др. Кариотип *Chironomus plumosus* L. // Мотыль *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae).— М.: Наука, 1983.— С. 61—95.
- Белянина С. И., Сигарева Л. Е. Дифференциальная окраска хромосом хирономид. I. С-диски политепных хромосом *Chironomus plumosus* // Цитология.— 1978.— Т. 20, № 6.— С. 707—709.
- Бухтеева Н. М. Характеристика кариотипа и инверсионного полиморфизма *Chironomus plumosus* из Восточной Сибири // Там же.— 1974.— Т. 16, № 3.— С. 358—362.
- Бухтеева Н. М. Кариотипическая характеристика массовых видов бентоса водоемов Прибайкалья: Дис. ... канд. биол. наук.— Иркутск, 1980.— 125 с.
- Гребенюк Л. П., Кикнадзе И. И., Белянина С. И. Новый вид комара-звонца *Chironomus pankratovae* sp. n. (Diptera, Chironomidae) из водоемов СССР // Зоол. журн.— 1989.— Т. 68, вып. 1.— С. 76—82.
- Гринчук Т. М., Михайлова П. В. Кариотипическая изменчивость *Glyptotendipes barbipes* (Diptera, Chironomidae) из разных мест обитания // Цитология.— 1979.— Т. 21, № 8.— С. 959—968.
- Гундерина Л. И., Филиппова М. А., Кикнадзе И. И., Глазко В. И. Генетическая изменчивость и генетическая дифференциация у хирономид в процессе видообразования // Эволюция, видообразование и систематика хирономид.— Новосибирск: ИГиГ, 1986.— С. 78—94.
- Гундерина Л. И., Филиппова М. А., Кикнадзе И. И. Генетический полиморфизм ферментов у *Chironomus thummi* // Генетика.— 1988.— Т. 24, № 12.— С. 2127—2133.
- Гундерина Л. И., Филиппова М. А., Кикнадзе И. И. Генетическая характеристика природных и лабораторных популяций *Chironomus thummi thummi* Kieff. // Там же.— 1989.— Т. 25, № 1.— С. 57—66.
- Истомина А. Г., Кикнадзе И. И., Христолюбова Н. Б. Ультратрунтурная организация тканеспецифического кольца Бальбиани 3 (КБа) *Chironomus thummi* // Цитология.— 1983.— Т. 25, № 9.— С. 1037—1042.

- Калугина Н. С. Систематика и развитие комаров *Endochironomus albipennis* Mg., *E. tendens* F. и *E. impar* Walk. (Diptera, Tendipedidae) // Энтомол. обозрение.— 1961.— Т. 40, вып. 4.— С. 900—919.
- Калугина Н. С. Личинка и куколка *Chironomus* (*Camptochironomus pallidivittatus* Mall.) (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн.— 1963а.— Т. 42, вып. 4.— С. 624—626.
- Калугина Н. С. Систематика и развитие комаров-звонцов *Glyptotendipes glaucus* Mg. и *G. gripekoveni* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Энтомол. обозрение.— 1963б.— Т. 42, вып. 4.— С. 889—908.
- Калугина Н. С. Определительная таблица *Glyptotendipes* (Diptera, Chironomidae) водоемов Московской области // Зоол. журн.— 1975.— Т. 54, вып. 12.— С. 1830—1837.
- Керкис И. Е., Кикнадзе И. И., Шилова А. И. Кариотипическая характеристика хирономиды *Lipiniella arenicola* // Цитология.— 1985.— Т. 27, № 12.— С. 1410—1413.
- Керкис И. Е., Кикнадзе И. И., Истомина А. Г. Сравнительный анализ трех видов-близнецов хирономид из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Там же.— 1989.— Т. 31, № 6.— С. 713—720.
- Керкис И. Е., Филиппова М. А., Шобанов Н. А. и др. Кариологическая и генетико-биохимическая характеристика *Chironomus borokensis* из группы *plumosus* // Цитология.— 1988.— Т. 30, № 11.— С. 1364—1372.
- Кикнадзе И. И. Функционирование хромосом // Руководство по цитологии.— М.; Л.: Наука, 1965.— Т. 2.— С. 329—346.
- Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом.— М.; Л.: Наука, 1972.— 211 с.
- Кикнадзе И. И. Сравнительная характеристика пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. I. Пуффинг в хромосоме IV // Цитология.— 1976.— Т. 18, № 11.— С. 1322—1329.
- Кикнадзе И. И. Сравнительное изучение картины пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. II. Картина пуффинга в хромосомах I, II, III // Там же.— 1978.— Т. 20.— С. 514—521.
- ✓ Кикнадзе И. И., Блинов А. Г., Колесников Н. Н. Молекулярно-цитологическая организация генома хирономид // Структурно-функциональная организация генома.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989а.— С. 4—58.
- Кикнадзе И. И., Керкис И. Е., Шилова А. И. Кариологическое и морфологическое описание личинки *Lipiniella moderata* Kalugina (Diptera, Chironomidae) // Цитология.— 1989б.— Т. 31, № 5.— С. 576—581.
- Кикнадзе И. И., Гребенюк Л. П., Филиппова М. А., Керкис И. Е. Кариологический анализ видов комплекса *pseudothummi* из водоемов СССР // Биология внутренних вод.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1988а.— № 79.— С. 56—59.— (Информ. бюл.; № 79).
- Кикнадзе И. И., Гундерина Л. И., Филиппова М. А., Серая Е. И. Хромосомный полиморфизм в лабораторных и природных популяциях *Chironomus thummi* Kieff. // Генетика.— 1988б.— Т. 24, № 10.— С. 1795—1805.
- Кикнадзе И. И., Керкис И. Е. Кариотипическая характеристика хирономиды *Chironomus f. l. reductus* с $2n = 6$ из Обского водохранилища // Цитология.— 1984.— Т. 26, № 6.— С. 735—740.
- Кикнадзе И. И., Керкис И. Е. Сравнительная характеристика рисунка дисков поли-тенных хромосом сибирских видов-близнецов *Chironomus balatonicus* и *Chironomus muratensis* // Там же.— 1986.— Т. 28, № 4.— С. 430—436.
- ✓ Кикнадзе И. И., Керкис И. Е., Филиппова М. А. Сравнительный анализ рисунка дисков и хромосомного полиморфизма у видов-двойников группы *plumosus* из Западной Сибири // Эволюция, видообразование и систематика хирономид.— Новосибирск: ИЦиГ, 1986.— С. 50—64.
- Кикнадзе И. И., Керкис И. Е., Филиппова М. А. Хромосомный полиморфизм в сибирских природных популяциях *Chironomus plumosus* L. // Зоол. журн.— 1987а.— Т. 66, № 6.— С. 877—882.
- Кикнадзе И. И., Керкис И. Е., Рузанова А. И. Хромосомный полиморфизм сибирских популяций *Chironomus nudiventris* // Цитология.— 1987б.— Т. 20, № 10.— С. 1161—1168.
- Кикнадзе И. И., Керкис И. Е., Назарова Н. К. Особенности хромосомного полиморфизма у хирономиды *Glyptotendipes paripes* // Там же.— 1990.— Т. 32, № 5.
- Кикнадзе И. И., Колесников Н. Н., Лопатин О. Е. Хирономус — *Chironomus thummi* Kieff. (лабораторная культура) // Объекты биологии развития.— М.: Наука, 1975.— С. 95—127.
- Кикнадзе И. И., Колесников Н. Н., Каракин Е. И., Козова В. А. и др. Организация и экспрессия генов тканеспецифической функции у Diptera.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985.— 239 с.
- Кикнадзе И. И., Колесников Н. Н., Панова Т. М. и др. Мобильные элементы генома хирономид. Сообщение I. Локализация клона pCth C1. 2Hb в политенных хромосомах *Chironomus thummi thummi*, *C. thummi piger* и их гибридов // Генетика.— 1987.— Т. 23, № 8.— С. 1365—1376.

- Кикнадзе И. И., Филатова И. Т. Функциональные изменения содержания РНК в ядрах слюнных желез хирономуса при метаморфозе // Изв. СО АН СССР. — 1960. — Т. 12, № 2. — С. 131—134.
- Константинов А. С. Хирономиды бассейна р. Амур // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции (1945—1949). — М.: МОИП, 1950. — Т. 1. — С. 145—286.
- Константинов А. С. Биология хирономид и их разведение. — Саратов: ВНИИОРХ, 1958. — 358 с. — (Тр. Сарат. отд-ние; Т. 5).
- Линевич А. А., Александров В. Н., Провиз В. И., Провиз Л. И. Кариотип и морфология личинки *Sergentia nebulosa* sp. n. (Diptera, Chironomidae) из оз. Байкал // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. — С. 132—138.
- Максимова Ф. Л. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* L. Усть-Ижорской природной популяции Ленинградской области // Цитология. — 1976. — Т. 18, № 10. — С. 1164—1169.
- Максимова Ф. Л. О хромосомном полиморфизме *Chironomus plumosus* // Там же. — 1977. — Т. 19, № 1. — С. 126—128.
- Максимова Ф. Л. Инверсионный полиморфизм природных популяций *Chironomus plumosus* L. // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. — Л., 1980. — С. 34—39. — (Тр. ин-та/Зоол. ин-т АН СССР; Т. 95).
- Максимова Ф. Л., Петрова Н. А. Географическая изменчивость кариотипа *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. — 1978. — Т. 57, вып. 12. — С. 1816—1826.
- Мисейко Г. Н., Минсаринова Б. Х., Кикнадзе И. И. Кариотипическая структура природной популяции *Glyptotendipes barbipes* // Цитология. — 1971. — Т. 13, № 12. — С. 1501—1506.
- Мисейко Г. Н., Минсаринова Б. Х. Кариологическая структура природных популяций двух видов комаров рода *Glyptotendipes* // Цитология. — 1974. — Т. 16, № 7. — С. 893—896.
- Мисейко Г. Н., Кикнадзе И. И., Минсаринова Б. Х. Добавочные хромосомы у хирономид // Докл. АН СССР. — 1971. — Т. 200, № 3. — С. 709—711.
- Мисейко Г. Н., Попова В. С. Кариологическое изучение *Cryptochironomus gr. defectus*. I. Общая характеристика кариотипического разнообразия // Цитология. — 1970а. — Т. 12, № 2. — С. 159—165.
- Мисейко Г. Н., Попова В. С. Кариологическое изучение *Cryptochironomus gr. defectus* Kieff. II. Характеристика первого кариотипа // Там же. — 1970б. — Т. 12, № 9. — С. 1170—1182.
- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae): Систематика, морфология, экология, продукция. — М.: Наука, 1983. — 309 с.
- Нестерова (Белянина) С. И. Исследование гигантских хромосом у некоторых видов *Chironomidae* (Diptera) // Цитология. — 1967. — Т. 9, № 5. — С. 524—529.
- Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсем. Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae) // Определитель по фауне СССР. — Л.: Наука, 1970. — Вып. 102. — 344 с.
- Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae) // Там же. — 1983. — Вып. 134. — 309 с.
- Панкратова В. Я., Чубарева Л. А., Петрова Н. А. К систематике видов рода *Chironomus* озера Севан // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. — Л., 1980. — С. 50—54. — (Тр. ин-та/Зоол. ин-т АН СССР; Т. 95).
- Петрова Н. А., Кикнадзе И. И., Михайлова П. В. Видовая интеграция на примере «*plumosus*-группы» хирономид // Система интеграции вида. — Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии ЛитССР, 1986. — С. 138—160.
- Петрова Н. А., Максимова Ф. Л. Роль хромосомных перестроек в видообразовании хирономид // Генетика. — 1978. — Т. 14, № 7. — С. 1201—1207.
- Петрова Н. А., Михайлова П. В. Популяционно-кариологическое исследование некоторых видов хирономид // Цитология. — 1987. — Т. 28, № 7. — С. 727—734.
- Петрова Н. А., Чубарева Л. А., Кузьменко К. Н. Кариотипы пяти видов хирономид // Там же. — 1977. — Т. 19, № 8. — С. 900—905.
- Петрова Н. А., Чубарева Л. А., Золотарева Л. В., Калибердо Т. А. Кариотипы хирономид из Братского водохранилища // Там же. — 1981. — Т. 23, № 10. — С. 1180—1187.
- Петрова Н. А., Фегер Л. В. Хромосомный полиморфизм у хирономиды *Glyptotendipes paripes* Edw. // Там же. — 1985. — Т. 27, № 6. — С. 710—712.
- Провиз В. И. Кариотип *Chironomus plumosus forma larvalis reductus* (Diptera, Chironomidae) из Посольского сора // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. — С. 140—145.
- Провиз В. И. Кариотипы *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) из озер Байкал, Котокель и Духовое // Черви, моллюски, членистоногие. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. — С. 124—135.
- Сигарева Л. Е. Дифференциальная окраска хромосом хирономид. II. С-диски политемных хромосом трех видов хирономусов // Цитология. — 1981. — Т. 23, № 3. — С. 270—274.

- Сигарева Л. Е. Изучение структурного гетерохроматина в дифференциально окрашенных политемных хромосомах хирономид: Дис. ... канд. биол. наук.— Саратов, 1985.— 197 с.
- Тагунова Н. Д., Шилова А. И. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) // Указатель отечественной и зарубежной литературы.— М.: БЕН АН СССР, 1980.— 151 с.
- Фегер Л. В. Эколого-систематическое изучение хирономид Братского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук.— Л., 1985.— 131 с.
- Черновский А. А. Определитель личинок комаров сем. Tendipedidae (Chironomidae) // Определитель по фауне СССР.— М.; Л., 1949.— Вып. 31.— 186 с.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Методика приготовления цитологических препаратов для кариологического изучения двукрылых насекомых // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых.— Л., 1980.— С. 73—80.— (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 95).
- Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища.— Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1976.— 252 с.
- Шобаиов Н. А., Демин С. Ю. *Chironomus agilis* — новый вид из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн.— 1988.— Т. 67, вып. 10.— С. 1489—1497.
- Acton A. B. Selective values of chromosome inversions in *Chironomus* // Proc. Roy. Rhys. Soc. Edinburgh.— 1955.— Vol. 24.— P. 10—14.
- Acton A. B. Chromosome inversions in natural populations of *Chironomus tentans* // J. Genetics.— 1957.— Vol. 55.— P. 64—94.
- Acton A. B. A cytological comparison of Nearctic and Palearctic representatives of *Chironomus tentans* // Proc. Linnean Soc. London.— 1958.— Vol. 169, N 1/2.— P. 129—131.
- Acton A. B. A study of the differences between widely separated populations of *Chironomus tentans* (Diptera) // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B.— 1959.— Vol. 151.— P. 277—296.
- Ashe P. A catalogue of chironomid genera and subgenera of the world including synonyms (Diptera: Chironomidae) // Entomol. Scand.— 1983.— Suppl. N 17.— P. 1—68.
- Basur B. Inversion polymorphism in the midge *Glyptotendipes barbipes* // Chromosoma.— 1957.— Vol. 8, N 5.— P. 597—608.
- Bauer H. Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus thummi* Kieff. // Z. Zellforsch.— 1935.— Bd 23.— S. 280—313.
- Bauer H. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen // Zool. Jahrb., Abt. 1.— 1936.— Bd 56.— S. 239—276.
- Bauer H. Chromosomen und Systematik bei Chironomiden // Arch. Hydrobiol.— 1945.— Bd 40.— S. 994—1008.
- Bedo D. G. G-banding in polytene chromosomes of *Simulium ornaticipes* and *S. melatum* (Diptera: Simuliidae) // Chromosoma.— 1975.— Vol. 51, N 3.— P. 291—300.
- Beerinnann W. Cytologische Analyse eines *Camptochironomus* — Artbastards. I. Kreuzungsergebnisse und die Evolution des Karyotypus // Ibid.— 1955.— Vol. 7.— S. 198—259.
- Beermann W. Riesenchromosomen // Protoplasmatologia.— Wien: Springer, 1962.— N 6a.— S. 1—161.
- Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part I. Larvae. (ed. T. Wiederholm) // Entomol. Scand.— 1983.— Suppl. N 19.— 457 p.
- Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part II. Pupae. (ed. T. Wiederholm) // Ibid.— 1986.— Suppl. N 28.— 492 p.
- Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part III. Adult males. (ed. T. Wiederholm) // Ibid.— 1989.— Suppl. N 34.— 532 p.
- Colman O. D., Stockert I. C. Puffing patterns during the fourth larval instar in *Chironomus pallidivittatus* salivary gland // Chromosoma.— 1975.— Vol. 53.— P. 381—392.
- Daneholt B. Transcription in polytene chromosomes // Cell.— 1975.— Vol. 4.— P. 1—9.
- Dévai GY., Wülker W., Scholl A. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp. n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta Zool. Acad. Scient. Hung.— 1983.— Vol. 29.— P. 357—374.
- Dévai GY., Miskolczi M., Wülker W. Standartization of chromosome arms B, C and D in *Chironomus* (Diptera: Chironomidae) // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.— 1989.— Vol. 2, Pt 1.
- Dvořák J., van Brink J. M., Kianta B. A note on the germ cell chromosome of the three species of the genus *Clyptotendipes* Kieff. // Genen Phaenen.— 1970.— Vol. 14.— P. 5—8.
- Edström J.-E. Polytene chromosomes in studies of gene expression // The cell nucleus.— N. Y.; L., 1974.— P. 293—331.
- Filippova M. A., Gunderina L. I., Kiknadze I. I. Enzyme and chromosomal polymorphisms of sibling species *Chironomus balatonicus* and *Chironomus plumosus* from West Siberia // Isozyme Bull.— 1987.— Vol. 2.— P. 27.
- Filippova M., Gunderina L., Kiknadze I. A population-genetic study of the species of the *Chironomus* genus // Advances in Chironomidology. Part I.— 1989.— Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.— Vol. 2.

- Fittkau E. J., Reiss F., Hoffrichter O. A bibliography of the Chironomidae // *Gunneria*.— 1976.— Vol. 26.— P. 1—177.
- Gunderina L., Filippova M., Kiknadze I. Genetic variation and differentiation in laboratory and natural populations of *Chironomus thummi* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*— 1989.— Vol. 2, Pt 1.
- Hägele K. DNS-Replication muster der Speicheldrüsenchromosomen von Chironomiden // *Chromosoma*.— 1970.— Vol. 31, N 1.— P. 91—138.
- Hägele K. Chironomus... *Handbook of Genetics*.— N. Y.; L., 1975.— Vol. 3.— P. 269—278.
- Hägele K. Different staining of polytene chromosome bands in *Chironomus* by Giemsa banding methods // *Chromosoma*.— 1977.— Vol. 59.— P. 207—216.
- Hägele K. Localization of a male sex determining chromosome region in *Chironomus thummi ptger* // *Genetica*.— 1986.— Vol. 70, N 3.— P. 187—190.
- Hägele K., Speier H. C-band differentiation between the chromosomes of two subspecies of the chironomid midge *Chironomus thummi* // *Experientia*.— 1988.— Vol. 44, N 3.— P. 260—261.
- Hilburn L. R., Athley W. R. Studies on inversion polymorphisms in *Glyptotendipes barbipes* St. // *J. Kansas Entomol. Soc.*— 1976.— Vol. 49.— P. 419—429.
- Hoffrichter O., Reiss F. A bibliography of the Chironomidae. Supplement I to a bibliography of the Chironomidae // *Gunneria*.— 1981.— Vol. 37.— P. 1—68.
- Istomina A., Kiknadze I. Electron microscopy of Balbiani rings and nucleoli of *Chironomus plumosus*-group // *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*— 1989.— Vol. 2, Pt 1.
- Kerkis I., Kiknadze I., Filippova M., Gunderina L. Cytogenetic differentiation of Chironomus species of the *plumosus*-group // *Ibid.*
- Keyl H.-G. Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus thummi* // *Chromosoma*.— 1957.— Vol. 8, N 1.— P. 739—756.
- Keyl H.-G. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. II. Diagnosen der Geschwisterarten *Chironomus acidophilus* n. sp. und *Ch. uliginosus* n. sp. // *Arch. Hydrobiol.*— 1960a.— Bd 57, H. 1/2.— S. 187—195.
- Keyl H.-G. Chromosomenbau und Evolution in der Gattung *Chironomus* // *Zool. Anz.*— 1960b.— Suppl. Bd 24.— S. 280—283.
- Keyl H.-G. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden III. Diagnose von *Chironomus parathummi* n. sp. und Ergänzungen zur Bestimmungstabelle // *Arch. Hydrobiol.*— 1961.— Bd 58, N 1.— S. 1—6.
- Keyl H.-G. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbanten und phylogenetische Beziehungen der Arten // *Chromosoma*.— 1962.— Vol. 13, N 4.— P. 464—514.
- Keyl H.-G. Duplication von Untereinheiten der chromosomalen DNS während der Evolution von *Chironomus thummi* // *Ibid.*— 1965.— Vol. 17, N 2.— P. 139—180.
- Keyl H.-G., Hägele K. Heterochromatin-proliferation an den Speicheldrüsenchromosomen von *Chironomus melanotus* // *Ibid.*— 1966.— Vol. 19.— P. 223—230.
- Keyl H.-G., Hägele K. B-chromosome bei *Chironomus* // *Ibid.*— 1971.— Vol. 35.— P. 402—417.
- Keyl H.-G., Keyl I. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden I. // *Arch. Hydrobiol.*— 1959.— Bd 56, H. 1/2.— S. 43—57.
- Keyl H.-G., Strenzke K. Taxonomie und Cytologie von zwei Subspezies der Art *Chironomus thummi* // *Z. Naturforsch.*— 1956.— N 11b.— S. 727—735.
- Kiknadze I. I. Chromosomal polymorphism in natural populations of *plumosus* species-group of West Siberia // *Entomol. Scand.*— 1987.— Suppl. N 29.— P. 113—121.
- Kiknadze I. I., Zainiev G. A., Panova T. M., Istomina A. G., Zakharenko L. P. Identification of BRs in *Chironomus thummi* // *Biol. Zbl.*— 1985.— Bd 104.— S. 113—123.
- Kiknadze I. I., Kerkis I., Shilova A., Filippova M. A review of the species of the genus *Lipiniella* Shilova (Diptera, Chironomidae). I. *L. arenicola* Shil. and *L. moderata* Kalug. // *Acta biol. Debr. Oecol. Hung.*— 1982.— Vol. 2.— Pt 1.
- Lindeberg B., Wiederholm T. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus* // *Entomol. Scand.*— 1979.— Suppl. N 10.— P. 99—116.
- Martin J. Chromosome as tools in taxonomy and phylogeny of Chironomidae (Diptera) // *Ibid.*— P. 67—74.
- Martin J., Lee B. T. O. Sex determiner and speciation in the genus *Chironomus* // *Pacif. Sci.*— 1988.— Vol. 42, N 1/2.— P. 51—55.
- Martin J., Porter D. L. The salivary gland chromosomes of *Glyptotendipes barbipes*: Description of inversions and comparison of Nearctic and Palearctic karyotypes // *Stud. Nat. Sci. (Portales, New Mexico)*.— 1973.— Vol. 1, N 7.— P. 1—25.
- Martin J., Wülker W., Sublette J. E. Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* Meig. // *Ibid.*— 1974.— Vol. 1, N 12.— P. 1—12.
- Michailova P. Comparative karyological analysis of the species of the genus *Glyptotendipes* (Diptera, Chironomidae) // *Caryologia*.— 1979.— Vol. 32, N 1.— P. 23—44.
- Michailova P. Tendencies in the karyotype evolution of the family Chironomidae (Diptera) // *Acta Zool. Bulg.*— 1985.— Vol. 25.— P. 3—22.
- Michailova P. C-banding in the polytene chromosomes of species of the *plumosus* group (Diptera, Chironomidae) and their experimental hybrids // *Genetica*.— 1987a.— Vol. 74.— P. 41—51.

- Michailova P. Comparative karyological analysis of species of the genus *Endochironomus* Kieff. // Entomol. Scand.—1987b.— Suppl. N 29.— P. 105—111.
- Michailova P., Belyanina S. *Chironomus kiknadze* sp. n. from Ob sea (USSR) // Reichenbachia.—1984.— Bd 22, N 9.— S. 77—85.
- Michailova P., Fischer J. Cytogenetic studies on *Chironomus plumosus* L. from different populations and their experimental hybrids // Mem. Amer. Entomol. Soc.—1983.— N 34.— P. 211—221.
- Michailova P., Fischer J. *Chironomus vancouveri* sp. n. from Canada // Reichenbachia.—1986a.— Bd 23, N 18.— S. 99—106.
- Michailova P., Fischer J. Speciation within the *plumosus* group of the genus *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.—1986b.— Bd 24, H. 3.— S. 207—222.
- Michailova P., Gercheva P. Cytotaxonomical characteristics of the species of genus *Endochironomus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Caryologia.—1982.— Vol. 35, N 1.— P. 33—56.
- Michailova P., Petrova N. Initial stage of sympatric divergency in species of the genus *Glyptotendipes* Kieff. // Ibid.—1984.— Vol. 37, N 4.— P. 293—307.
- Pinder L. C. V., Reiss F. The larvae of Chironominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region — Keys and diagnoses // Entomol. Scand.—1983.— Suppl. N 19.— P. 293—435.
- Porter D., Martin J. The cytology of *Polypedium nubifer* (Diptera, Chironomidae) // Caryologia.—1977.— Vol. 30, N 1.— P. 41—62.
- Ryser H. M., Scholl A., Wülker W. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). VII. *C. muratensis* n. sp. und *C. nudiventris* n. sp., Geschwisterarten aus der *plumosus*-Gruppe // Rev. suisse zool.—1983.— Vol. 90, N 2.— P. 299—316.
- Saether O. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae) // Entomol. Scand.—1980.— Suppl. N 14.— P. 1—51.
- Scholl A., Geiger H. J., Ryser H. M. Die Evolution der Gattung *Chironomus* aus Biochemisch-Genetischer Sicht // Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology.— Oxford; N. Y.; Toronto; Sydney; P.; Frankfurt: Pergamon Press, 1980.— P. 25—33.
- Schmidt E. R., Vistorin G., Keyl H.-G. An A-T — rich DNA component in the genomes of *Chironomus thummi thummi* and *Chironomus thummi piger* // Chromosoma.—1980.— Vol. 76, N 1.— P. 35—45.
- Sublette J. E., Sublette M. F. The morphology of *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) (Diptera, Chironomidae) // Stud. Nat. Sci. Po. tales, New Mexico.—1973.— Vol. 1, N 6/7.— P. 1—104.
- Walter L. Syntheseprozesse an den Riesenchromosomen von *Glyptotendipes* // Ibid.—1973.— Vol. 41.— P. 327—360.
- Wülker W. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. III. Europäische Arten der *thummi*-komplexes // Arch. Hydrobiol.—1973.— Bd 72, H. 3/4.— S. 336—372.
- Wülker W. Basic patterns in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera) // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.—1980.— Bd 18, H. 2.— S. 112—123.
- Wülker W., Butler M. G. Karyosystematics and morphology of northern *Chironomus* (Diptera, Chironomidae): Freshwater species with larvae of the *salinarius*-type // Entomol. Scand.—1983.— Vol. 14.— P. 121—136.
- Wülker W., Klötzli A. M. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. IV. Arten der *lacunarius-commutatus* komplex // Arch. Hydrobiol.—1973.— Bd 72.— S. 474—489.
- Wülker W., Ryser H. M., Scholl A. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). VI. *C. holomelas* Keyl, *C. saztalis* n. sp., *C. melanescens* Keyl // Rev. suisse zool.—1981.— Vol. 88, N 4.— P. 903—924.
- Wülker W., Ryser H. M., Schook A. Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). VIII. Arten mit Larven des *fluviatilis*-typs (*obtusidens*-Gruppe): *C. acutiventris* n. sp. und *C. obtusidens* Goetgh. // Ibid.—1983.— Vol. 90, N 3.— P. 725—745.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ.

- Camptochironomus* 19, 89
 pallidivittatus 20, 90, рис. 27
 sp. N. 1 90, фото 27
 tentans 19, 90, рис. 26, фото 26
Chironomus 13, 76
 agilis 13, 80, рис. 5, фото 2
 annularius 16, 84, рис. 12, фото 10
 anthracinus 16, 84, рис. 13, фото 11
 aprilinus 18, 87, рис. 19, фото 18
 balatonicus 14, 80, рис. 6, фото 3
 bonus 14, 81, рис. 7, фото 4
 borokensis 14, 81, рис. 8, фото 5
 cingulatus 16, 85, рис. 14, фото 12
 dorsalis 18, 87, рис. 20, фото 19
 entis 15, 82, рис. 9, фото 6
 halophilus 87
 luridus 18, 87, рис. 21, фото 20
 melanescens 18, 88, рис. 22, фото 21
 melanotus 17, 85, рис. 15, фото 13
 muratensis 15, 82, рис. 10, фото 7
 nudiventris 16, 83, рис. 11, фото 8
 obtusidens 17, 85, рис. 16, фото 14
 pankratovae 19, 88, рис. 23, фото 22
 parathummi 19, 89, рис. 25, фото 25
 piger 17, 86, рис. 17, 18, фото 16
 plumosus 13, 79, рис. 4, фото 1
 pseudothummi 19, 88, рис. 24, фото 23
 riparius syn. *thummi* 17, 86, рис. 18, фото 17
 sp. B. 86, фото 15
 sp. J. 83, фото 9
 uliginosus 89, фото 24
Cryptochironomus 23, 93
 obreptans (gr. *defectus*, карпотип 2) 23, 94, рис. 35, фото 37
 psittacinus 93, фото 34
 gr. *defectus* (карпотип 1) 93, фото 35
 ussouriensis 23, 93, рис. 34, фото 36
Endochironomus 24, 94
 albipennis 24, 94, рис. 36, фото 38
 donatoris 25, рис. 39
 impar 25, 95, рис. 38
 tendens 25, 94, рис. 37, фото 39
Fleuria 26, 95
 lacustris 26, 95, рис. 40, фото 40
Glyptotendipes 20, 90
 barbipes 20, 91, рис. 28, фото 28
 glaucus 21, 91, рис. 29, фото 29
 gripekoveni 22, 92, рис. 31, фото 31
 paripes 21, 91, рис. 30, фото 30
Lipiniella 22, 92
 arenicola 22, 92, рис. 32, фото 32
 moderata 23, 92, рис. 33, фото 33
Microchironomus 30, 97
 tener 30, 97, рис. 48, фото 46
Polypedilum 28, 97
 bicrenatum 29, 97, рис. 45
 cultellatum 30, рис. 47
 nubeculosum 28, 97, рис. 44, фото 45
 scalaenum 29, рис. 46
Sergentia 28, 96
 coracina 96, фото 44
 gr. *longiventris* 28, 96, рис. 43, фото 43
Stictochironomus 27, 95
 crassiforceps 27, 95, рис. 41, фото 41
 rosenscholdi 28, 96, рис. 42, фото 42

SUMMARY

This review is an attempt to bring together the karyotype and morphological data for 46 species of 11 genera of a tribe of Chironomini inhabiting the USSR, mainly West Siberia. A collection of photomaps of the polytene chromosomes and figures of the morphology of the larvae of the tribe of Chironomini is presented in chapters 1 and 2. A large group of closely related species of the *Chironomus* genus, the *plumosus* group is described in details for the first time. Karyotype analysis is considered as a tool decisive in the taxonomic identification of sibling-species.

The karyotypes are represented by sets of the salivary gland polytene chromosomes and also mitotic or meiotic plates. Photomaps are given for the majority of the species. In mapping the karyotypes of the *Chironomus* genus, Keyl's [1962] system allowing us to analyse banding patterns in arms *A*, *E*, *F*, was mainly followed, and in mapping of those of the *plumosus* group we also applied Maximova's (1976) system. The particular system used is indicated over [Maximova, 1976] or under [Keyl, 1962] each polytene chromosome of the *plumosus* group. Use of Maximova's system has made it possible to analyze banding patterns not only in arms *A*, *E* and *F*, but also in arms *B*, *C*, *D*, *G*.

Karyotype characterization and polymorphism level are given together for the majority of the species. Heavy lines over the polytene chromosomes indicate the regions of fixed and fluctuated inversions.

In characterization of the karyotypes, the emphasis is on the localization of the nucleoli (N) and Balbiani rings (BR) as species-specific features. Some of the species, however, show intraorganic variations in the set of the BRs: an additional BR encoding the synthesis of specific secretion protein develops in the cells of the special lobe of the salivary glands. (BR) designates the region of arm *G* where an additional BR develop.

In the last chapter an introduction to handling of chironomid larvae and karyotype preparing is given.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Список сокращений	5
Глава 1. Общая характеристика трибы Chironomini и морфология личинок	7
Глава 2. Структура и эволюция кариотипа в трибе Chironomini	76
Глава 3. Методы морфологического и кариологического анализа личинок. . .	98
Заключение	106
Список литературы	107
Указатель латинских названий	113
Summary	114

Научное издание

Кикнадзе Ия Ивановна
Шилова Алевтина Ивановна
Керкис Ирина Евгеньевна и др.

КАРИОТИПЫ
и морфология личинок трибы
Chironomini
АТЛАС

Редактор издательства Т.В. Щербинина. Художественный редактор Н.Г. Ковалева. Художник Н.А. Пискун. Технический редактор Л.П. Минеева. Корректоры В.В. Фабричная, А.И. Чернова

ИБ № 42819

Сдано в набор 18.10.90. Подписано в печать 09.04.91. Формат 70х108 1/16.
Бумага офсетная ; Обыкновенная гарнитура. Высокая печать.
Усл. печ. л. 9,8+4,2 на мел. бум. Усл. кр.-отт. 14,5. Уч.-изд. л. 14,1. Тираж 980 экз. Заказ № 440. Цена 2 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука", Сибирское отделение. 630099 Новосибирск, ул. Советская, 18.

4-я типография издательства "Наука". 630077 Новосибирск, ул. Станиславского, 25.

2 р. 80 к.