

Описание трёх видов хирономид (Diptera, Chironomidae)
из озера Хубсугул, Монголия
(морфологический и кариологический аспекты)

Description of three species of chironomids
(Diptera, Chironomidae) from Lake Khubsugul, Mongolia
(morphological and karyological aspects)

Н.А. Петрова*, С.В. Жиров*, Э.А. Ербаева**
N.A. Petrova*, S.V. Zhirov*, E.A. Yerbayeva**

*Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, Санкт-Петербург 199034 Россия. E-mail: chironom@zin.ru.

*Zoological Institute RAS, Universitetskaja Nab. 1, Saint-Petersburg 199034 Russia.

**Научно-исследовательский институт биологии Иркутского государственного университета, ул. Ленина 3, Иркутск 664025 Россия.

**Research Institute of Biology of Irkutsk University, Lenina Str. 3, Irkutsk 664025 Russia.

Ключевые слова: озеро Хубсугул, личинки хирономид, кариотип, межконтинентальная дивергенция кариотипа.

Key words: Lake Khubsugul, chironomid larvae, karyotype, intercontinental divergence of the karyotype.

Резюме. Изучены 3 вида хирономид, идентифицированных по личиночным признакам и по рисунку дисков политенных хромосом, из сообщества озера Хубсугул (Северная Монголия). У вида *Micropsectra? fallax*, идентифицированного по личинке, впервые описан кариотип ($2n = 6$). Центромеры ярко выражены. Ядрышко локализовано во II хромосоме. III — акроцентрическая хромосома, её центромера иногда образует вакуолизованный блок. Вид *Chironomus jonmartini* имеет стандартную структуру кариотипа ($2n = 8$). Ядрышко локализовано в GIV, центромеры образуют полный или частичный хромосомный центр. Вид «*Chironomus annularius*» sensu Strenzke изучен наиболее подробно. $2n = 8$. В кариотипе 5 ядрышек: в плечах AI, CII, GIV и два в плече EIII. В генофонде популяции обнаружено 7 дисковых последовательностей: 5 палеарктических и по одной неарктической и голарктической. Обсуждаются варианты формирования генетической структуры популяции «*C. annularius*» sensu Strenzke в озере Хубсугул.

Abstract. Three chironomid species from the community of Lake Khubsugul (Northern Mongolia) have been identified and studied by larval characters and by polytene chromosome band patterns. In species *Micropsectra? fallax* identified by larval, the karyotype ($2n = 6$) was described for the first time. Centromere are pronounced. The nucleolus is localized in II chromosome. III is acrocentric chromosome, its centromere sometimes forms a vacuolized block. Species *Chironomus jonmartini* has standard karyotype ($2n = 8$). The nucleolus is localized in GIV; centromere form a complete or partial chromosome. Species «*Chironomus annularius*» sensu Strenzke was studied most thoroughly. $2n = 8$. The karyotype includes 5 nucleoli: in arms AI, CII, GIV and two in arm EIII. In the gene pool of the population 7 band sequences have been found: 5 paleartic, one nearctic and one

holarctic. Variants of forming of the genetic structure of the population of «*C. annularius*» sensu Strenzke in Lake Khubsugul are discussed.

Озеро Хубсугул — остаточное озеро байкальского многоозёрья [Кожов, 1949], расположено в Северной Монголии и составляет южную часть байкальской рифтовой зоны [Кожов, 1972]. По составу видов озеро весьма специфично и отличается как от Байкала, так и от обычных олиготрофных озёр [Kozlova, Zagorenko, 1979]. Оно заселено обеднённой сибирской гидрофауной, с некоторым не очень резко выраженным эндемизмом [Кожов, 1972]. Хубсугул находится на высоте 1640 м н.у.м. Длина озера 136 км, ширина 36,5 км, наибольшая глубина — 262 м [Атлас..., 1987]. Исследования бентоса озера начались в 50-х годах [Дашдорж, 1953] и продолжаются по настоящее время [Линевич, 1981; Erbaeva et al., 1989; Ербаева, 1998; Ербаева, Сафронов, 2009].

Из оз. Хубсугул определено 106 видов и форм хирономид, преимущественно по личиночным стадиям [Ербаева, 1998]. По видовому разнообразию это озеро лишь немного уступает фауне хирономид Байкала (116 видов). Всего в обоих озёрах зарегистрировано 167 видов. Из этого количества в обоих озёрах встречаются преимущественно палеарктические виды (52 вида) и 3 вида из двух родов — *Orthocladius compactus* Linevitsh, 1959, *O. gregarius* Linevitsh, 1970 и *Sergentia flavodentata* Tshernovskij, 1949, известные только из оз. Хубсугул и Байкала [Кожова и др., 1998]. Кариологически изучен всего один вид, *Acricotopus lucens* Staeger, 1838 [Зеленцов

и др., 1992]. В данной работе представлены морфологические и кариологические описания 3 видов хириноид из сообщества оз. Хубсугул, принадлежащих к разным родам Chironominae.

Материал и методика

Личинки *Micropsectra? fallax* Reiss, 1969, *Chironomus jonmartini* Lindeberg et Wiederholm, 1979 и *C. «annularius»* sensu Strenzke 1959 собраны в северной части оз. Хубсугул Э.А. Ербаевой в 1985 и 1997 годы.

Сборы проводились с глубин от 10 до 30 м. Грунт в точках сбора представляет собой заиленный песок. Личинки на месте сбора фиксировались в смеси Кларка (96 % этанол и ледяная уксусная кислота, 3:1). Из каждой личинки готовили морфологический препарат по стандартной методике [Панкратова, 1970], который включал отдельные части головной капсулы и 7–9 брюшные сегменты тела. Временные препараты политенных хромосом готовили из клеток слюнных желёз личинок с некоторыми модификациями стандартной методики [Keyl, 1962; Чубарева, Петрова, 1982]. Видовую принадлежность *M. ? fallax* определяли по морфологическим признакам личинки [Панкратова, 1983; Pinder, Reiss, 1983]. Изначально вид был определён по морфологии личинки как *Krenopsectra fallax*. Однако, учитывая ревизию Экрема с соавторами [Eckrem et al., 2010], это представитель рода *Micropsectra ? fallax*. Кариотип вида описан впервые. *C. jonmartini* определяли на основе сходства с кариотипом — по Вюлкеру [Wülker, 1973, 1991], Хирвенойа и Михайловой [Hirvenoja, Michailova, 1997].

Вид *C. «annularius»* sensu Strenzke, 1959 по морфологическим признакам личинки и по структуре кариотипа соответствовал классическому *C. annularius* [Кикнадзе и др., 1991], но анализ кариотипа вызвал у нас затруднения. Описания 3-х плеч (А, Е, F) в кариотипе *C. annularius* были представлены Кейлом [Keyl, 1962]. В 1981 г. Белянина [1981] предложила произвольное картирование всех хромосом *C. annularius*, но её фотокарта затрудняла сравнительный анализ с кариотипами, картированными по Кейлу, и не была принята. Новосибирские исследователи [Кикнадзе и др., 1996; Кикнадзе и др., 2012] предложили фотокарты хромосомных плеч С, D и G. Принимая во внимание последние данные, с учётом фотокарт плеч А, Е, F, предложенных Кейлом [Keyl, 1962], можно точно идентифицировать этот вид как *C. «annularius»* sensu Strenzke, 1959.

Кариологически исследовано 15 личинок *M. ? fallax*, 5 — *C. jonmartini*, 93 личинки *C. «annularius»*. Кроме того, в сборе обнаружены 4 особи *Orthocladius olivaceus* Kieffer и 3 — *Syndiamesa* sp. ex. gr. *nivosa*; эти виды были определены только по морфологии личинки. Единственная особь *Sergentia coracina* Zetterstedt идентифицирована на основе морфологических и кариологических признаков.

Результаты

Micropsectra ? fallax Reiss, 1969

Рис. 1, а–г.

Описание личинки. 4–5 мм длиной. VIII сегмент тела на дорсальной стороне имеет бугорок. Фронтотрипеальный шов отчётливый.

Ментум (рис. 1а). Срединный зубец округлый, в 2 раза шире первых боковых. 5 пар боковых зубцов, постепенно уменьшающихся к краю, край ментума слабо куполообразный. Вентроментальные пластины в 3 раза шире высоты, внутренние углы близко сдвинуты, их зубчики не выступают за края пластинок.

Мандибула (рис. 1б) с 4 внутренними тёмными зубцами и одним небольшим дорсальным зубцом. Субдентальная щетинка длинная, сужающаяся у самого конца, заходящая за вершину апикального зубца.

Премандибула (рис. 1в) с двумя крупными зубцами, один из которых приблизительно вдвое шире другого, его конец закруглён. Щётка хорошо выражена, состоит из 23–25 тонких щетинок.

Усик (рис. 1г) 5-члениковый. 1-й членик несколько длиннее флагеллума, с кольцевым органом у основания. 2-й членик дистально расширен. Соотношение длин члеников 115: 43: 9: 5: 4. Индекс усика 2. Щетинка антенны достигает конца второго членика. Лаутерборновы органы хорошо развиты, противостоящие, расположены на концах сенсилл, почти в 1,5 раза превышающих по длине 3–5 члеников антенны, вместе взятых.

Кариотип (рис. 2 а, б) $2n = 6$. Три большие хромосомы, почти равной длины с ярко выраженными центро-

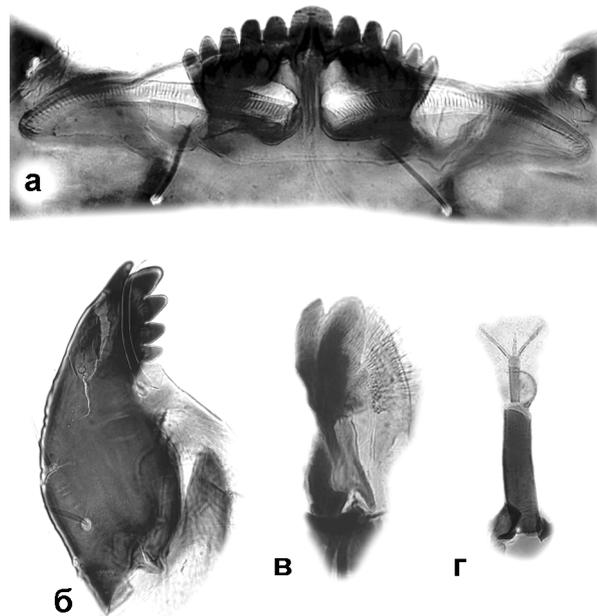


Рис. 1. Некоторые морфологические признаки головной капсулы личинки *Micropsectra? fallax*: а — ментум с вентроментальными пластинками, б — мандибула, в — премандибула, г — антенна.

Fig. 1. Some morphological characters of head capsule on larva of *Micropsectra ? fallax*: a — mentum with ventromental plates, b — mandible, c — premandible, d — antenna.

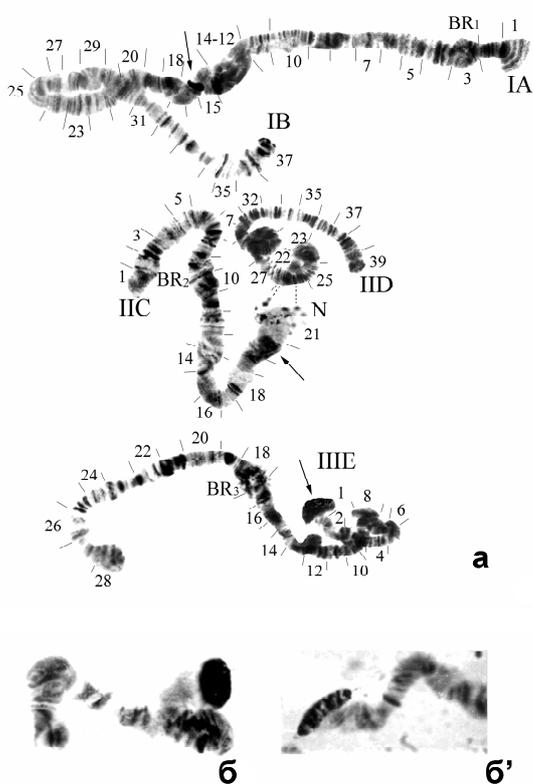


Рис. 2. Политенные хромосомы из слюнных желёз *Micropsectra? fallax*: а — кариотип, б, б' — вакуолизированный прицентромерный район III хромосомы. I, II, III — хромосомы, арабскими цифрами обозначены секции хромосом, римскими (А, В, С, D, E) — хромосомные плечи, N — ядрышко, BR — кольцо Бальбиани, стрелками отмечены центромерные районы.

Fig. 2. Polytene chromosomes from salivary glands of *Micropsectra? fallax*: a — karyotype, b, b' — vacuolized precentromere region of III chromosome. I, II, III — chromosomes; chromosome sections are designated by Arabic numerals; chromosome arms (A, B, C, D, E) are designated by Roman numerals. N is nucleolus, BR are Balbiani Rings, centromere regions are denoted by arrows.

мерными районами. По относительной длине хромосомы обозначены IAB, II CD, III E. Плечи А, В, С, D и E не гомологичны одноимённым плечам других видов. Центромеры хромосом I и II расположены в средней части хромосом в виде яркого диска, в хромосоме III центромера занимает прителомерное положение. Прицентромерный гетерохроматин хромосомы III иногда образует тёмноокрашенный вакуолизированный блок (рис 2б, б').

Хромосома IAB (метацентрическая) поделена на 37 секций (сек.). Центромера (С) локализована на границе сек. 15–16 и выглядит как хорошо очерченный хроматиновый блок (рис. 2а). В сек. 3 недалеко от теломеры плеча А активно кольцо Бальбиани (BR₁). У двух личинок обнаружена гетерозиготная инверсия, захватывающая сек. 12–14.

Хромосома II CD (субметацентрическая) поделена на 39 секций. Центромера локализована в сек. 20. Непосредственно к центромере примыкает хорошо развитое N. Такое расположение N и центромеры часто встречается в кариотипах мошек (Simuliidae) [Чубарева, Петрова, 2008].

В плече С в сек. 2 рядом с теломерой активно BR₂, а в сек. 18 проявляется пуфф (Р). Также в хромосоме отмечены два района неспаренности гомологов.

Хромосома III E состоит из одного плеча, является акроцентрической, поделена на 28 секций. Центромера в виде крупного гетерохроматинового блока занимает прителомерную позицию. В середине плеча E в сек. 18 расположено BR₃.

Chironomus jonmartini Lindeberg et Wiederholm, 1979

Рис. 3.

Комментарии. По морфологическим признакам и кариотипу личинки идентичны *C. jonmartini* [Wülker, 1973, 1991; Lindeberg, Wiederholm, 1979]. Вид известен из Швеции, Финляндии, Якутии, горного Казахстана [Кикнадзе и др., 1996; Hirvonoja, Michailova, 1997; Ракишева и др., 2001]. Находка этого вида в озере Хубсугул определила самую южную на сегодняшний день точку ареала. Вид интересен тем, что на личиночной стадии во всех популяциях особи имеют парные латеральные и вентральные отростки, и только у личинок из популяции Казахстана они отсутствуют [Ракишева и др., 2001].

Описание. Кариотип (рис. 3) 2n = 8. Вид отнесён к группе «*aberratus*» [Wulker, 1991]. IAB и II CD — метацентрические хромосомы, III E — ссубметацентрическая, IV G — акроцентрическая. Центромерные районы представлены широкими гетерохроматиновыми дисками. Наблюдается тенденция объединения хромосом центромерами в полный или частичный хромоцентр. Неспаренные гомологи IV G хромосомы конъюгируют только в районе N. Гомологи больших хромосом, напротив, спарены, за исключением небольших прителомерных секций. По дискам хромосомы полностью идентичны стандартному кариотипу *C. jonmartini* [Wülker, 1973; Hirvonoja, Michailova, 1997, Ракишева и др., 2001]. Хромосомных перестроек и

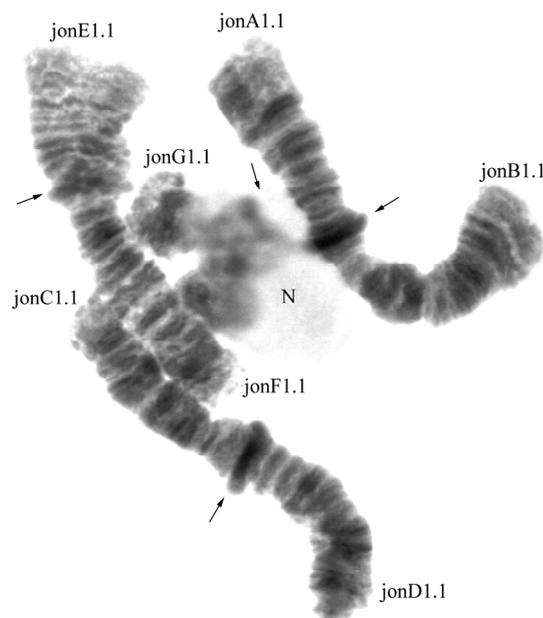


Рис. 3. Кариотип *Chironomus jonmartini*. Обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 3. Karyotype of *Chironomus jonmartini*. The designations are the same as in Fig. 2.

дополнительных хромосом в монгольском сборе не обнаружено.

Chironomus «annularius» sensu Strenzke, 1959

Рис. 4 а–д, 5.

Описание. Личинка красная. Длина тела личинок 4 возраста — 12–15 мм. Головная капсула жёлтая, в основном равномерно окрашена. На вентральной стороне головы имеется хорошо очерченное тёмное двоярное гулярное пятно, затылочный склерит тёмный. Зубцы ментума тёмно-коричневые (рис. 4а), срединный зубец широкий, округлый, заметно ниже и шире первого бокового, края основного зубца выпуклые. Имеются добавочные зубцы, хорошо обособленные от основного. Боковые зубцы конусовидные. Первые на 2/3 длины сливаются со вторыми, 4 и 5 обычно одинаковые по размеру, но иногда 4 меньше 5. Ширина пластинок ментума приблизительно втрое превышает высоту, их внутренние углы широко расставлены. Передний край гладкий, зубчики не выступают за край.

Мандибула массивная, с 4 внутренними, тёмно окрашенными зубцами и 2 дорсальными (рис. 4, б). Четвёртый нижний зубец хорошо обособлен, пигментирован слабее остальных.

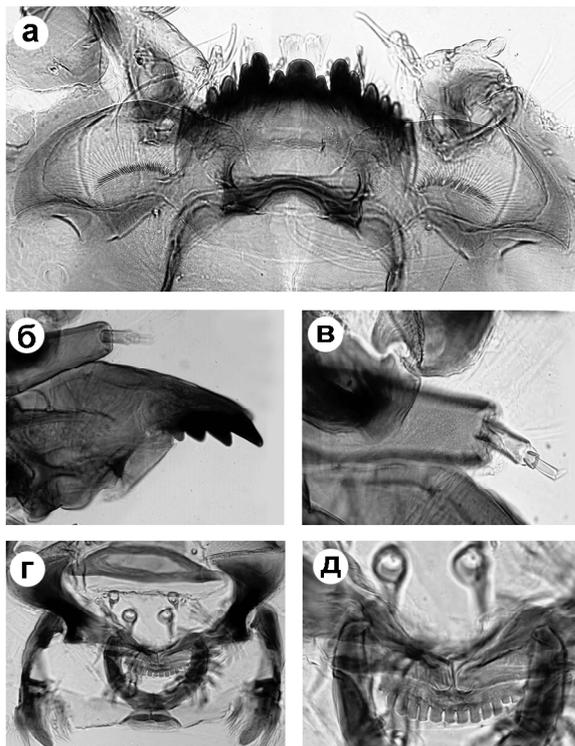


Рис. 4 Некоторые морфологические признаки головной капсулы личинки «*Chironomus annularius» sensu Strenzke*: а — ментум с вентроментальными пластинками, б — мандибула, в — антенна, г — премандибулы и эпифаринкс, д — эпифарингеальный гребень.

Fig. 4. Some morphological characters of the head capsule of larva of «*Chironomus annularius» sensu Strenzke*: а — mentum with ventromental plates, б — mandibule, в — antenna, д — premandibles and epipharynx, е — epipharyngeal crest.

Усик пятичлениковый (рис. 4в). Первый членик слабо сужается у основания. Кольцевой орган один, расположен на 1/3 высоты от основания первого членика. Соотношение длин члеников — 21,5 : 7 : 1,5 : 2 : 1, индекс усика приблизительно составляет 1,9. Щетинка усика немного не достигает конца 5 членика. Отношение длины к ширине 2 членика (без лаутерборновых органов) — 4. Лаутерборновы органы противостоят, сидячие, по длине не превышают середины третьего членика.

Премандибула дистально разделена на 2 зубца, наружный зубец узкий, заостренный (рис. 4г).

Эпифарингеальный гребень (рис. 4д) состоит из 12–14 прямоугольных зубчиков. Край гребня слегка закругленный.

Щупик максиллы маленький, составляет около трети длины первого членика. Передний край основания максиллы прямой, сглаженный.

Задние подталкиватели и анальные жабры хорошо развиты. Подставки преанальных кисточек небольшие, примерно равной высоты и ширины. На VII сегменте имеется пара коротких латеральных отростков, на VIII сегменте — две пары длинных вентральных.

Кариотип (рис. 5) $2n = 8$. Вид принадлежит к thummi комплексу (сочетание хромосомных плеч: АВ, CD, EF и G) [Keyl, 1962; Кикнадзе и др., 1996, 2012]. АВ — метацентрическая, CD и EF — субметацентрические, и G хромосома — акроцентрическая. Центромерные районы четко выделяются и являются типичными для рода *Chironomus*. Отмечено 5 хорошо идентифицируемых ядрышек (N). Постоянно активны три N: два в плече E (вблизи теломеры и почти в середине плеча), третье — в плече G рядом с теломерой. Факультативную активность проявляют N в плече A недалеко от теломеры рядом с маркерной перетяжкой и в плече C рядом с центромерой. Уровень активности двух последних N варьирует в разных популяциях и у разных особей. В G хромосоме функционируют 2 кольца Бальбиани (BR): первое находится рядом с теломерой, дистальной по отношению к ядрышку, второе — в середине хромосомы. Обнаружена одна личинка с гетерозиготной инверсией в прителомерном районе плеча E. Во всех хромосомах очень часто наблюдаются участки локальной неспаренности гомологов.

Ниже представлены последовательности дисков каждого плеча. Они полностью соответствуют описанным последовательностям для *Chironomus «annularius» sensu Strenzke* [Кикнадзе и др., 2012].

p'annA1 1a-2c 10a-12c 3i-N-2h 4d-9e 2d-g 4c-a 13a-19f

В монгольской популяции встречается только стандартная последовательность p'annA1. N в секции 3i не всегда проявляется.

h'annB2 плечо не картировано.

В плече B у всех особей встречается только инверсионная гомозигота h'annB2.2, не картированная, но описанная у Кикнадзе с соавторами [2012].

p'annC2 1a-5f 12c-11d 6gh 17a-16a 7d-a 6f-c 8a-11c 6ba 12d-15e N-17b-22g

В плече C у всех особей встречалась только последовательность p'annC2 в состоянии гомозиготы. N в секции 17b проявляется не всегда.

p'annD2 1a-3g 11a-16e 8b-10e 4a-7g 18a-d 8a 17a-f 18e-24g

Эта последовательность встречалась у всех особей только в состоянии гомозиготы p'annD2.2.

h'annE21a-N-4c-h 5a-N-10b 4h-3f 10c-13g

Данная последовательность встречалась только в состоянии инверсионной гомозиготы h'annE2.2. Оба N всегда активны и отделены друг от друга секциями 5a-10b.

p'annF1 1a-7g 8a-e 9c-f 10a-23f

Плечо F имело только стандартную последовательность p'annF1.

n'annG3

В плече G наблюдалась только последовательность дисков n'annG3, отличающаяся от стандарта G1 локализацией N.

Ядрышко локализовано у проксимальной теломеры. BR₁ активно вблизи дистальной теломеры, BR₂ находится почти в середине хромосомы.

Обсуждение

Первоначальная идентификация хирономид из озера Хубсугул проводилась по морфологическим признакам личинок. Дальнейшее уточнение систематической принадлежности осуществлялось с применением кариосистематических методов.

Кариотип *M. ? fallax* (Reiss) описывается впервые. Он состоит из 6 хромосом. В кариотипах видов из подсемейства Chironominae (около 200 видов) модальное число — 8 [Петрова, 1989]. Количество известных 6-хромосомных видов не превышает шести десятков [Петрова, 1989, 1990]. Наиболее известные — *Chironomus commutatus*, *C. nudiventris*, *Endochironomus albipennis*, *Sergentia coracina* и др. Существует точка зрения, что уменьшение числа хромосом в кариотипе за счёт тандемных слияний — прогрессивное явление [Martin et al., 1974; Michailova, 1985]. Исходя из этой посылки — *M. ? fallax* является молодым в эволюционном плане видом с неизученным адаптивным потенциалом. Монгольская популяция оказалась слабополиморфной, с единственным типом перестройки — инверсией в секции 12–14 плеча A.

C. jonmartini — вид кариологически мономорфный. Интерес представляет тот факт, что ранее изученные популяции находились севернее оз. Хубсугул. Наша находка может служить основанием для пересмотра южной границы ареала.

C. «annularius» встречается в Палеарктике и Неарктике. Вид в популяциях полиморфен по количеству активных ядрышек, а также спектру и частотам хромосомных перестроек [Keul, 1962; Белянина, 1981; Петрова, Михайлова, 1986; Кикнадзе и др., 1991, 1996; Кикнадзе и др., 2012]. Был отмечен также случай геномного полиморфизма по В-хромосомам [Жиров, 1999]. Популяция из озера Хубсугул полиморфна по ядрышкам, но полиморфизм по гетерозиготным структурным перестройкам отсутствует, обнаружена только одна гетерозиготная инверсия. В этом озере встречены гомозиготные палеарктические последовательности p'annA1, p'annC2, p'annD2, p'annE2, p'annF1 и по одной — неарктической n'annG3 и голарктической h'annB2. Помимо стан-

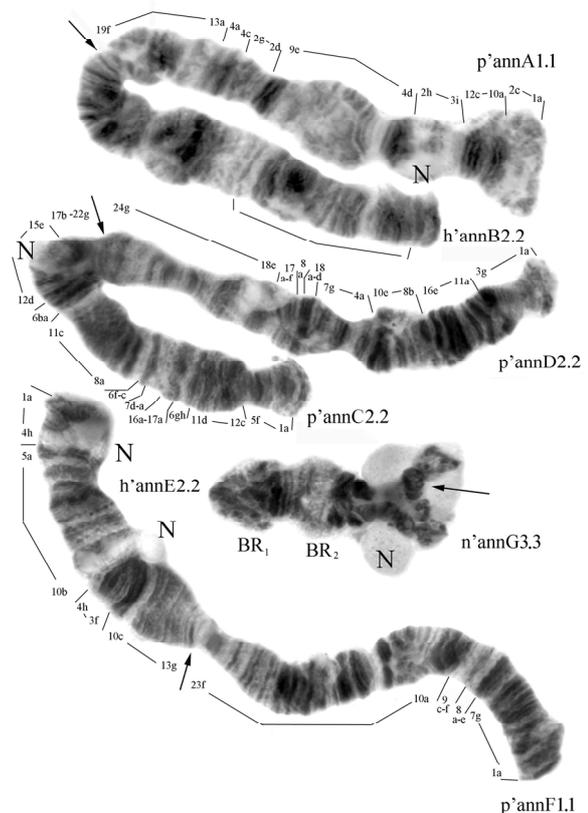


Рис. 5. Кариотип «*Chironomus annularius*» sensu Strenzke. Обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 5. Karyotype of «*Chironomus annularius*» sensu Strenzke. Designations as in fig. 2.

дартных (p'annA1 и p'annF1) в каждом плече встречен только один вариант инвертированных последовательностей, которые в популяции озера Хубсугул закрепились в геноме вида в гомозиготном состоянии.

Возникает вопрос — каким образом формировалась генетическая структура популяции *C. «annularius»* в оз. Хубсугул, если там наблюдается неарктическая последовательность n'annG3? Наиболее маловероятным можно считать независимое от неарктических популяций появление этой мутации n'annG3 в Палеарктике. Сложно также представить, что данная последовательность впервые появилась в ходе эволюции кариотипа *C. «annularius»* в Евразии, а позже была перенесена в Неарктику. Исходя из того, что большинство последовательностей в кариотипе монгольской популяции палеарктические, логичнее предположить, что n'annG3 возникла в Неарктике и была трансгрессирована мигрантами на восток. Однако, независимо от способа возникновения этой последовательности в Палеарктике, теперь её логичнее обозначать как голарктическую: h'annG3.

Наши данные являются дополнительным подтверждением точки зрения, что озеро Хубсугул специфично и отличается от многих олиготрофных озёр

не только своим видовым составом беспозвоночных животных [Кожов, 1949; Kozhova, Zagorenko, 1979], но и генетической структурой населяющих его видов.

Благодарности

Авторы искренне благодарят д.б.н. И.И. Кикнадзе, к.б.н. А.Г. Истомину и к.б.н. В.В. Голыгину за помощь в определении вида по кариотипу *Chironomus «annularius»* sensu Strenzke, 1959.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика и сохранение генофондов» и Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем».

Литература

Атлас озера Хубсугул. 1987. Монгольская Народная Республика. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР. 119 с.

Белянина С.И. 1981. Сравнение кариологической характеристики *Chironomus annularius* из различных географических зон // Зоологический журнал. Т.10. No.7. С.1030–1039.

Дашдорж А.К. 1953. К познанию водоёмов и гидрофауны Восточной и Северной Монголии (бассейны Амра и Селенги на территории МНР). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 20 с.

Зеленцов Н.И., Петрова Н.А., Ербаева Э.А. 1992. Кариотип и морфология *Aricotopus lucens* из Монголии // Энтомологическое обозрение. Т.71. No.2. С.295–301.

Ербаева Э.А. 1998. Водные насекомые озера Хубсугул (Монголия) // Энтомологические проблемы байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. С.28–31.

Ербаева Э.А., Сафронов Г.П. 2009. Хиროномиды (Diptera, Chironomidae) озера Хубсугул // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.2. Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Новосибирск: Наука. С.587–607.

Жиров С.В. 1999. Дополнительные хромосомы (В-хромосомы) в кариотипах некоторых видов хиროномид из Псковской области // Цитология. Т.41. No.1. С.91–95.

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. 114 с.

Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И., Салова Т.А., Айманова К.Г., Саввинов Д.Д. 1996. Кариофонды хиროномид криолитозоны Якутии: Триба Chironomini. Новосибирск: Наука. 166 с.

Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Голыгина В.В. 2012. Кариотип и хромосомный полиморфизм голарктического вида *Chironomus «annularius»* sensu Strenzke, 1959 (Diptera, Chironomidae) // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. No.2. С.95–114.

Кожов М.М. 1949. К истории озёрных систем Забайкалья и Прибайкалья и их фауны // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Т.1. С.210–223.

Кожов М.М. 1972. Очерки по байкаловедению. Иркутск: Восточно-Сибирское книжное издательство. 254 с.

Кожова О.М., Ербаева Э.А., Сафронов Г.П. 1998. Сравнительный анализ донной фауны Байкала и Хубсугула // Сибирский экологический журнал. No.5. С.391–396.

Линевич А.А. 1981. Хиროномиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск: Наука. 153 с.

Панкратова В.Я. 1970. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука. 344 с.

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

Петрова Н.А. 1989. Характеристика кариотипов хиროномид (Diptera, Chironomidae) мировой фауны. I. Подсемейства Telmatogetoninae, Podonominiae, Tanypodinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Orthoclaadiinae // Энтомологическое обозрение. Т.68. No.1. С.107–120.

Петрова Н.А. 1990. Характеристика кариотипов хиროномид (Diptera, Chironomidae) мировой фауны. II. Подсемейство Chironominae // Энтомологическое обозрение. Т.69. No.1. С.193–214.

Петрова Н.А., Михайлова П. 1986. Полиморфизм и кариологическое изучение некоторых видов хиროномид // Цитология. Т.28. No.1. С.727–734.

Ракишева А.Ж., Петрова Н.А., Михайлова П.В. 2001. Морфология личинки и особенности кариотипа *Chironomus jonmartini* Lindeberg, Wiederholm, 1979 (Diptera, Chironomidae) из краевой южной популяции (горный Казахстан) // Энтомологическое обозрение. Т.80. No.2. С.512–518.

Чубарева Л.А., Петрова Н.А. 1982. Цитогенетический метод анализа хромосом у хиросомид // Ахроров Ф. (ред.): Методическое пособие по изучению хиросомид. Душанбе: Дониш. С.64–73.

Чубарева Л.А., Петрова Н.А. 2008. Цитологические карты политенных хромосом и некоторые морфологические особенности кровососущих мошек России и сопредельных стран (Diptera: Simuliidae). СПб., М.: КМК. 353 с.

Eckrem T., Willassen E., Stur E. 2010. Phylogenetic utility of ÷ve genes for dipteran phylogeny: A test case in the Chironomidae leads to generic synonymies // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.57. P.561–571.

Erbaeva E.A., Varychanova K.V., Rozkova N.A. 1989. Wasserinsekten des Chubsugul-See in der Nordmongolei // Erforschung Biologische Ressourcen der Mongolischen Volkrepublik. No.6. S.69–75.

Hirvenoja M., Michailova P. 1997. On the karyology and morphology of *Chironomus jonmartini* Lindeberg (Diptera, Chironomidae) // Entomologica Fennica. Vol.18. P.39–55.

Keyl H.-G. 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. Vol.13. No.4. P.464–514.

Kozlova O.M., Zagorenko G.P. 1979. Peculiarities of the Khubsugul Lake ecosystem (Mongolia) // Polskie Archiwum Hydrobiologii. Vol.36. P.337–350.

Lindeberg B., Wiederholm T. 1979. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus* (Diptera: Chironomidae) // Entomologica Scandinavica. Supplement. Vol.10. P.99–116.

Martin J., Wülker W., Sublette J.E. 1974. Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* Meig. // Studies in Natural Sciences. Natural Sciences Research Institute, Eastern New Mexico University. Vol.1. No.12. P.1–12.

Michailova P. 1985. Tendencies in Karyotype Evolution of Species of the Family Chironomidae (Diptera) // Acta Zoologica Bulgarica. Vol.26. P.3–22.

Pinder L.C.V., Reiss F. 1983. The larvae of Chironominae (Diptera, Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnosis // Entomologica Scandinavica. Supplement. Vol.19. S.293–436.

Wülker W. 1973. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. III: Europäische Arten des thummi-Komplexes // Arch. Hydrobiol. Bd.72. H.3/4. S.336–374.

Wülker W. 1991. *Chironomus fraternus* sp.n. and *C. beljaninae* sp.n., sympatric sister species of the aberrata group in Fennoscandian reservoirs // Entomologica Fennica. Vol.2. P.97–109.