

**ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ
ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ГОЛАРКТИЧЕСКОЙ ХИРОНОМИДЫ
GLYPTOTENDIPES BARBIPES STAEGER (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)**

© Н. А. Петрова, С. В. Жиров

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034;
электронный адрес: chironom@zin.ru

Исследованы наборы и частоты инверсионных последовательностей дисков в политенных хромосомах палеарктических популяций голарктической хирономиды *Glyptotendipes barbipes* ($2n = 8$) (Северо-Запад России, Иркутская обл. РФ, Киргизия, Армения). Большинство личинок было гетерозиготами по инверсиям. Обнаружены различия в наборе и частотах инверсий между популяциями из разных регионов. Установлено, что кариотип *G. barbipes* в изученных популяциях включает в себя инверсионные последовательности дисков, эндемичные для Палеарктики ($p'barG2$), а также общие последовательности дисков, встречающиеся как в Палеарктике, так и в Неарктике ($h'barB3$, $h'barC3$, $h'barE2$, $h'barF2$).

Ключевые слова: *Glyptotendipes barbipes*, хирономиды, политенные хромосомы, хромосомный полиморфизм.

Glyptotendipes barbipes Staeger — голарктический вид комаров-звонцов, широко распространенный в Старом и Новом Свете. Его крупные (12—15 мм) ярко-красные личинки последнего возраста, как правило, многочисленны в бентосных сборах. Они развиваются на дне прудов, небольших озер и в мелководной зоне водохранилищ (на глубинах от 1 до 3 м), где обитают на глинисто-илистом грунте с примесью детрита. Этот вид — единственный из рода *Glyptotendipes*, у которого личинки последнего возраста никогда не минируют растения. Изучение кариотипа и хромосомного полиморфизма у *G. barbipes* предпринимались неоднократно многими исследователями (Vauser, 1936; Basrur, 1957; Беянина, 1969, 1982; Мисейко и др., 1971; Martin, Porter, 1973; Walter, 1973; Hilburn, Atchley, 1976; Michailova, 1979; Кикнадзе и др., 1991, 1996; Андреева, 1999). В конце XX в. была проведена ревизия палеарктического хромосомного полиморфизма этого вида, несколько позже обратились к неарктическому хромосомному полиморфизму и сравнили их друг с другом (Кикнадзе и др., 1998; Андреева, 1999). Для палеарктических популяций (p') характерны гомозиготы $p'barB1.1$, $p'barD1.1$, $p'barG2.2$ и 19 гетерозиготных зиготических сочетаний последовательностей дисков. Для Неарктики (n') характерны гомозигота $n'barF3.3$, голарктическая (h') гомозигота $h'barB3.3$ и 14 гетерозиготных эндемичных зиготических сочетаний последовательностей дисков (Кикнадзе и др., 1998; Андреева, 1999). Таким образом, четкая дивергенция кариотипов палеарктического и неарктического видов *G. barbipes* обусловлена наличием эндемичных последовательностей дисков, встречающихся в гомозиготном состоянии. Проведенная ревизия всех имеющихся данных и сравнение палеарктических и неарктических популяций показали, что цитогенетические различия между популяциями разных континентов выше,

чем межпопуляционные различия в пределах каждого из континентов (Кикнадзе и др., 1998). В то же время в Палеарктике, в Якутии, цитогенетические расстояния между популяциями достоверно больше, чем расстояния между неарктическими популяциями, поскольку на востоке ареала встречаются последовательности дисков, ранее считавшиеся эндемичными для Неарктики (Кикнадзе и др., 1998). Это свидетельствует об интенсивном обмене генным материалом между палеарктическими и неарктическими популяциями через Берингов пролив. Подтверждением этому может служить значительное количество последовательностей дисков, «общих» для обеих климатических областей.

Цель данной работы — исследование палеарктических популяций *G. barbipes*, материал которых был собран авторами в период с 1977 по 2010 г., а также изучение степени эндемизма популяций по спектру и частотам встреченных последовательностей дисков и их зиготических сочетаний. Исследован хромосомный полиморфизм популяций и проведена оценка генетического вклада популяций *G. barbipes* в палеарктический кареофонд вида.

Материал и методика

Изучали политенные хромосомы слюнных желез личинок *G. barbipes* IV возраста. Список исследованных популяций, число изученных особей, а также даты сбора представлены в табл. 1. В таблице не отмечено факта находки одной личинки последнего возраста *G. barbipes* в Армении в 10 км от Еревана, которая оказалась гомозиготной по стандартным последовательностям дисков (Petrova et al., 2012).

Таблица 1

Общая и кариотипическая характеристика полевых сборов личинок *Glyptotendipes barbipes*

Место сбора	Дата сбора	Число гетерозигот (объем выборки)	Автор сбора
Киргизия, оз. Иссык-Куль	10 VIII 1977	1 (12)	В. Никулина
Россия, Иркутская обл., Братское водохранилище	IV—V 1985	10 (20)	Л. Фегер
Россия, Псковская обл., дер. Монкино	V 1991	16 (19)	С. Жиров
То же	V 1992	15 (19)	То же
» »	VIII 1992	4 (4)	» »
» »	V 1993	19 (27)	» »
Россия, Ленинградская обл., Усть-Ижора	V 1996	11 (19)	Н. Хабазова, Н. Петрова
Россия, Ленинградская обл., Невский лесопарк	VI 1997	2 (10)	Н. Петрова

Для анализа рисунка дисков и обозначения хромосомных плеч использовали цитофотокарту сибирской популяции, так как по структуре кариотипа цитокарта ей полностью соответствовала (Мисейко и др., 1971). Мартин и Портер (Martin, Porter, 1973) взяли эту карту за основу как наиболее удобную при обозначении плеч хромосом, начиная с А и заканчивая G; такое название плеч не указывает на гомологию между плечами *G. barbipes* и плечами с аналогичными обозначениями у видов в роде *Chironomus*. Кроме того, авторы изменили названия последовательностей дисков: вместо обозначения плеч как «левое-правое», L и S, стали обозначать А, В и т. д. Тогда стандартная последовательность дисков в плече А будет обозначаться как А1, в В как В1 и т. д. Все другие последовательности дисков, например в плече А, соответственно будут А2, А3 и т. д.

Давленные препараты политенных хромосом готовили по рутинной ацетоорсеиновой методике (Чубарева, Петрова, 1982). Новые инверсионные последовательности дисков обозначали согласно следующему правилу: указывали сокращенное название последовательностей дисков, выявленных для Палеарктики, Неарктики или Голарктики (р', n', h'), сокращенное название вида (bar), символ хромосомного плеча (А, В, С и т. д.), номер последовательности дисков в порядке изучения — р'барА1 или n'барF4 и т. д. (Kiknadze et al., 1996).

Результаты и обсуждение

Диплоидное число хромосом у *C. barbipes* $2n = 8$ (рис. 1). Комбинация хромосомных плеч — АВ, CD, EF, G. Три длинные хромосомы — метацентрические, короткая хромосома — телоцентрическая. Прицентромерные гетерохроматиновые блоки имеют очень крупные размеры, значительно превышающие диаметр хромосом. Конъюгация гомологов плотная. Кариотип вида характеризуется наличием нескольких ядрышек, в хромосомах I и II ядрышковый организатор находится в плечах В и С около центромера, в хромосоме III он локализован ближе к теломере плеча F. Два кольца Бальбиани локализованы в хромосоме IV на дистальном по отношению к центромере конце. В дополнительной доле слюнных желез, состоящей из четырех особенно крупных клеток, у самой цент-

ромеры активизируется третье кольцо Бальбиани (Кикнадзе и др., 1998).

В плече А во всех изученных нами популяциях встречается только одна голарктическая последовательность дисков h'барА1 (рис. 1), в гомозиготном состоянии. Она доминирует во всех популяциях как в Палеарктике, так и в Неарктике (Martin, Porter, 1989; Кикнадзе и др., 1998). Согласно литературным данным, в палеарктических популяциях в плече А насчитывается еще три инверсионные последовательности дисков — р'барА2, р'барА5 и р'барА6, которые встречались исключительно в гетерозиготном состоянии (Кикнадзе и др., 1998).

В плече В были выявлены палеарктическая последовательность дисков р'барВ1 (рис. 1) и голарктическая h'барВ3 (рис. 2, а). Первая последовательность дисков встречается во всех популяциях только в гомозиготном состоянии, она является эндемичной для Палеарктики. Вторая последовательность дисков была обнаружена в гомо- и гетерозиготном состоянии в популяции *G. barbipes* из Братского водохранилища. Эта последовательность дисков имеет голарктическое распространение. В литературе есть указания на то, что в плече В выявлено еще шесть палеарктических последовательностей дисков — р'барВ2, р'барВ9, р'барВ10, р'барВ11, р'барВ12, р'барВ13, которые встречаются только в гетерозиготном состоянии (Кикнадзе и др., 1998).

В плече С обнаружены две голарктические последовательности дисков — h'барС1 (рис. 1) и h'барС3 (рис. 2, б). Первую обнаружили в гомозиготном состоянии во всех популяциях. Вторая последовательность дисков h'барС3 часто встречалась в популяциях в Усть-Ижоре, Невском лесопарке Ленинградской обл., а также в популяции из Псковской обл. (дер. Монкино) только в гетерозиготном состоянии h'барС1.3 (рис. 2, б; табл. 2). По литературным данным, обе эти последовательности дисков найдены в гомозиготном состоянии в обеих климатических зонах (Кикнадзе и др., 1998).

В плече D обнаружили только одну последовательность дисков р'барD1 (рис. 1) в гомозиготном состоянии. У этого вида в палеарктических популяциях в этом плече, как известно из литературных данных, обнаружено еще четыре редкие последовательности дисков — р'барD2, р'барD8, р'барD9, р'барD10 — в гетерозиготном состоянии, а также одна голарктическая последовательность ди-

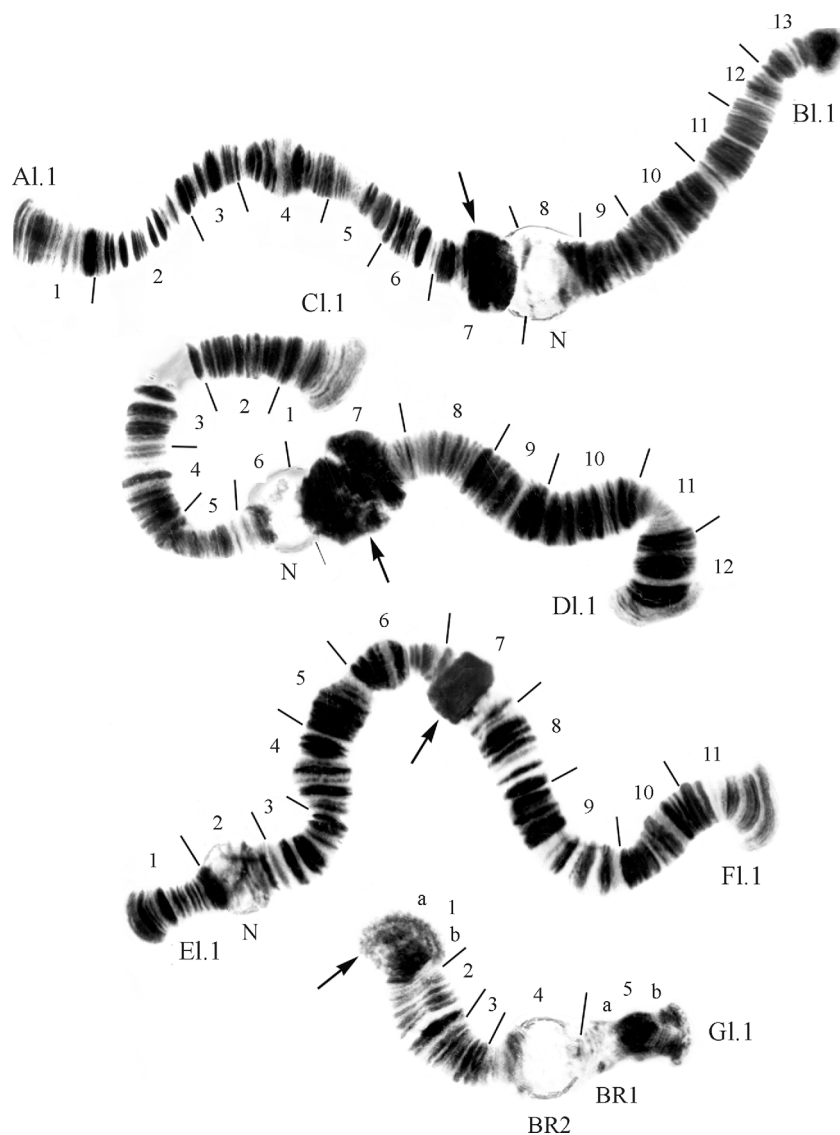


Рис. 1. Кариотип *Glyptotendipes barbipes* ($2n = 8$).

A—G — плечи хромосом. Сочетание 1.1 означает гомозиготную комбинацию последовательностей дисков, принятых за стандарт. Арабскими цифрами обозначены районы хромосом, стрелками указаны центромеры, N — ядрышко, BR — кольца Бальбиани.

сков h'barD3, которая присутствовала как в гомозиготе, так и в гетерозиготе (Кикнадзе и др., 1998).

В плече E выявлены две голарктические последовательности дисков — h'barE1 (рис. 1) и h'barE2 (рис. 2, в). Первая последовательность дисков доминирует во всех изученных популяциях и встречается в гомозиготном и гетерозиготном состояниях. Вторая последовательность часто встречается в популяции *G. barbipes* из дер. Монкино (22.2 %), тогда как в популяции из Усть-Ижоры ее частота относительно невелика (4.5 %) (рис. 2, в; табл. 2). По литературным данным, в этом плече обнаружены еще две последовательности дисков — p'barE6 и p'barE7, редко встречающиеся в гетерозиготных зиготических сочетаниях (Кикнадзе и др., 1998).

В плече F обнаружены две последовательности дисков — h'barF1 (рис. 1) и h'barF2 (табл. 2). Первая последовательность дисков доминировала во всех популяциях, чаще присутствуя в гомозиготном состоянии. Вторая последовательность дисков с высокой частотой встречалась только в популяции из Псковской обл. (дер. Монкино) в

гетерозиготном состоянии, но, согласно данным трехлетнего мониторинга, ее частота постепенно снижалась с 47.7 до 18.5 %. По литературным данным, в плече F также была обнаружена редкая последовательность дисков p'barF6 (Кикнадзе и др., 1998).

В плече G обнаружены две последовательности дисков — h'barG1 (рис. 1) и p'barG2 (рис. 2, з, д; табл. 2). Первая последовательность дисков характерна для обеих климатических зон, вторая является исключительно палеарктической. В исследованных нами популяциях доминировала голарктическая последовательность дисков h'barG1, как правило в гомозиготном состоянии (рис. 1). Последовательность p'barG2 была обнаружена почти во всех популяциях, но с разными частотами. Так, в популяции из Псковской обл. (дер. Монкино) и Усть-Ижоры она встречалась в гетерозиготном состоянии с довольно высокой частотой (10.5—29.6 %) (рис. 2, з, д), а в популяциях из Братского водохранилища и Невского лесопарка частота встречаемости этой перестройки очень мала (0.5—2.0 %). Последовательность дисков p'barG2 могла

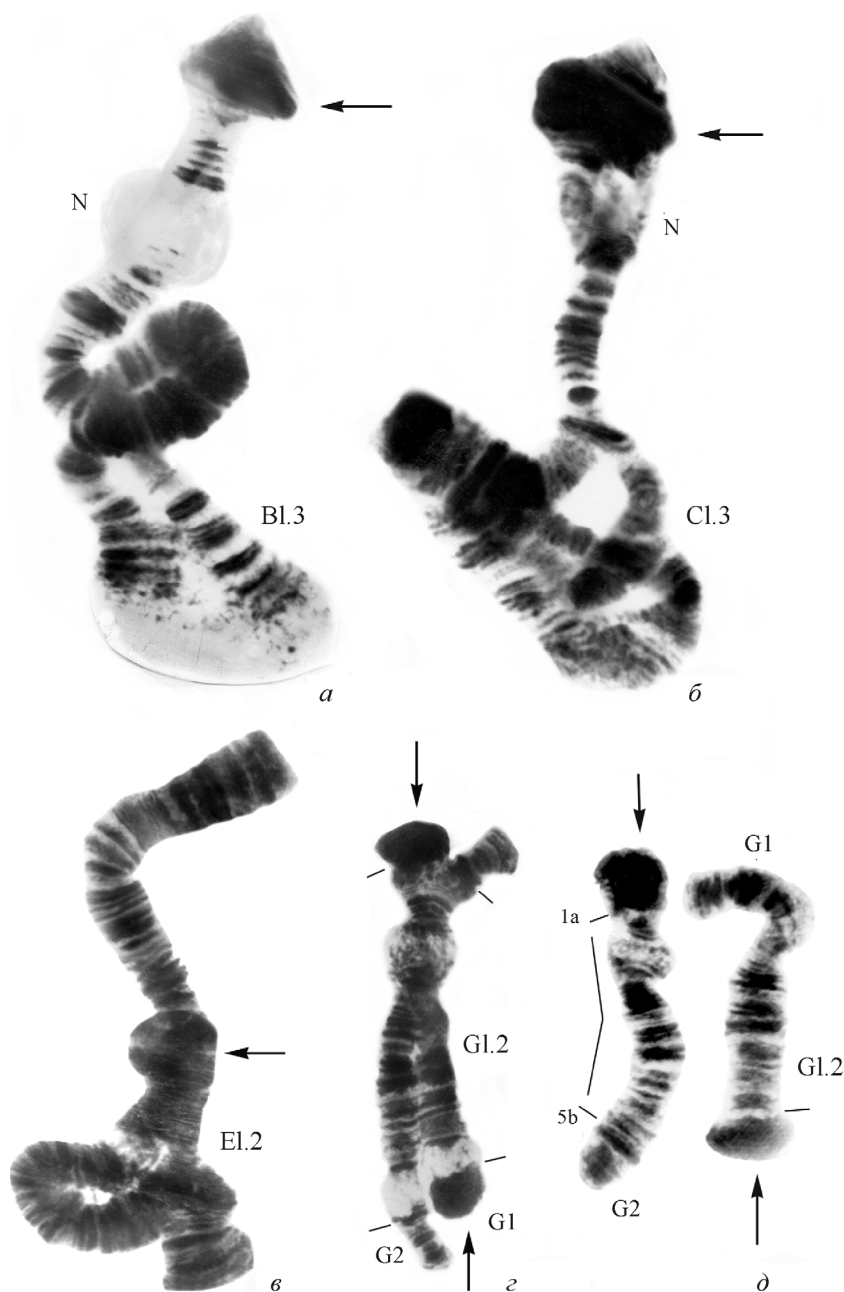


Рис. 2. Перестройки в кариотипе *Glyptotendipes barbipes* (не картированы).

a — p'bar B13, *б* — p'bar C13, *в* — p'bar E12, *з* — p'bar G12 (частичная конъюгация), *д* — p'bar G12 (отсутствие конъюгации). Поперечными отрезками отмечены границы перестройки, сплошной линией отмечена ее протяженность в плече G. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

возникнуть двумя способами: в результате инверсии на участке 2—5a либо как итог реципрокной транслокации концевых участков 1 и 5b гомологов хромосомы IV. Однако, учитывая редкость возникновения транслокаций в кариотипах хирономид, мы считаем данную перестройку результатом парацентрической инверсии, которая обычна для короткой хромосомы у хирономид (Кикнадзе и др., 1991). По литературным данным, в этом плече встречаются также палеарктическая последовательность дисков p'barG5 и голарктическая последовательность h'barG3, которые редко обнаруживаются в гетерозиготных зиготических сочетаниях (Кикнадзе и др., 1998).

Обобщение данных хромосомного полиморфизма голарктической хирономиды *G. barbipes* позволило выя-

вить в некоторых изученных нами палеарктических популяциях наличие хромосомных перестроек в плечах B, C, E, F и G, среди которых обнаружены как палеарктические, так и голарктические типы хромосомных перестроек. Более 30 лет назад у *G. barbipes* были выделены 4 хромосомные расы: 3 палеарктические (пресноводная сибирская, солоновато-водная причерноморская и среднеазиатская) и 1 неарктическая (Гринчук, Михайлова, 1979; Беянина, 1982). Однако в солоноватых водоемах была обнаружена не новая хромосомная раса *G. barbipes*, как предполагалось, а близкий вид *G. salinus*, впоследствии описанный как самостоятельный вид (Michailova, 1987). Он морфологически и кариологически оказался очень близким к виду *G. barbipes* и, возможно, является его двойником.

Т а б л и ц а 2

Частота инверсионных последовательностей дисков в разных популяциях *Gliptotendies barbipes*, %

Место сбора	h'barB3	h'barC3	h'barE2	h'barF2	p'barG2
Киргизия, оз. Иссык-Куль	8.2				
Россия, Иркутская обл., Братское водохранилище	25.0				0.5
Россия, Псковская обл., дер. Монкино (1991)		52.6		47.7	10.5
Россия, Псковская обл., дер. Монкино (1992)		36.8		31.6	21.1
Россия, Псковская обл., дер. Монкино (1993)		14.8	22.2	18.5	29.6
Россия, Ленинградская обл., Усть-Ижора		21.5	4.5		15.2
Россия, Ленинградская обл., Невский лесопарк		2.0			2.0

Два этих вида обитают симпатрично, имеют одинаковую общую структуру кариотипа, но в водоемах с солоноватой водой, как правило, преобладает *G. salinus*. Инверсионные последовательности дисков A4, B8, C4, C5, D7, E5 и F5, характерные для популяций из солоновато-водных причерноморских водоемов и среднеазиатских популяций в сообществах этих двух видов (Гринчук, Михайлова, 1979; Белянина, 1982), соответствуют последовательностям дисков, характерным для кариотипа *G. salinus*, а не *G. barbipes*. Таким образом, в Палеарктике кариотип *G. barbipes* складывается из обычных полиморфных популяций из разных мест обитания. Дивергенция кариотипа наблюдается только между палеарктическими и неарктическими популяциями (Гундерина и др., 1996; Kiknadze et al., 1996, 1997, 1998; Butler et al., 1997).

Подобная ситуация характерна также для некоторых других голарктических видов хирономид — *Chironomus plumosus*, *C. entis*, *C. annularius*, *C. antracinus* и *Camptochironomus pallidivittatus* остаются в состоянии высокополиморфных дарвиновских видов, несмотря на их межпопуляционную изменчивость. У *G. barbipes* значительно больше общих голарктических последовательностей дисков, чем у видов рода *Chironomus*, имеющих голарктическое распространение, что свидетельствует о меньшем уровне дивергенции кариотипа *G. barbipes* между палеарктическими и неарктическими популяциями. В гомозиготном состоянии у *G. barbipes* с высокими частотами встречались 5 последовательностей дисков, остальные последовательности дисков обнаруживались значительно реже и исключительно в гетерозиготах.

Последняя ревизия показала, что кариотип *G. barbipes* содержит последовательности дисков, по большей мере характерные для неарктической зоны — n'barA3, n'barB4 и т. д.; их доля в кариотипе вида значительна (34 %), хотя частота в популяциях нередко мала (Кикнадзе и др., 1998). В ходе наших исследований мы не наблюдали неарктических последовательностей дисков в вышеописанных популяциях. Это неудивительно, так как изученные регионы находятся географически далеко от Неарктики.

Мартин и Портер (Martin, Porter, 1974) вслед за Эктоном (Астон, 1962, 1965) полагали, что интрогрессия проходит через Атлантику, однако исследования новосибирских ученых (Кикнадзе и др., 1998) показали, что мигра-

ционный круг замыкается, и генетический обмен возможен также в восточном направлении. Из вышесказанного можно сделать ряд выводов.

Совокупность изученных нами популяций можно охарактеризовать как палеарктические внутриконтинентальные. Набор обнаруженных перестроек свидетельствует о том, что центр предполагаемого ареала палеарктических популяций расположен где-то в границах четырехугольника: Северо-Запад России—Закавказье—Киргизия—юго-запад Сибири. И вероятность обнаружения неарктических перестроек внутри этого мысленно очерченного региона достаточно низка.

В настоящее время вид *G. barbipes* находится в стабильности, и состояние кариотипа вида можно оценить как «флуктуирующее», когда направление возможной эволюции кариотипа спрогнозировать не представляется возможным. Однако микроэволюционные процессы все-таки имеют место. Наличие редких эндемичных последовательностей дисков в той же Неарктике говорит о том, что уникальные перестройки не только периодически возникают, но и закрепляются в поколениях. К сожалению, невозможно подсчитать число этих поколений, но, учитывая спорадичность и географическую ограниченность кариологических исследований, можно утверждать, что такие явления в природе на самом деле нередки.

За длительное время существования вида как «хорошего» или «дарвиновского», все последовательности дисков не стали универсальными или голарктическими. Что стало этому причиной? Либо неарктические последовательности дисков относительно эволюционно молодые, не достигшие внутренних континентальных районов Палеарктики в ходе активной и пассивной миграции, либо они менее адаптивны, чем аборигенные последовательности дисков, и отбор отсеивает их по мере продвижения в глубь Евразии. То же самое справедливо для палеарктических последовательностей дисков, если представить процесс их продвижения в Неарктику. Исходя из этого наиболее часто встречающиеся последовательности дисков, особенно в гомозиготном состоянии, можно считать наиболее древними. Тогда как редкие палео- и неарктические последовательности дисков независимо оттого, эндемичные они или нет, являются более молодыми, с их помощью вид «тестирует» стратегию не только выжива-

ния, но и генетической экспансии в разных природных зонах.

Таким образом, несмотря на статистически значимую разницу между структурой популяций *G. barbipes* Старого и Нового Света, нет никаких оснований для видообразования. Идет интенсивный циркумполярный обмен между кариофондами обеих климатических зон, механизмы изоляции практически не действуют. И пока ситуация не изменится, вид *G. barbipes* целесообразно рассматривать как единое целое.

Авторы выражают благодарность сотруднику Зоологического института РАН Н. С. Хабазовой за помощь при оформлении рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы президиума РАН «Динамика и сохранение генофондов» и программы ОБИ РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем».

Список литературы

- Андреева Е. Н. 1999. Кариотипы и хромосомный полиморфизм у неарктических видов хирономид (Diptera, Chironomidae): Автореф. канд. дис. 32 с. (Andreeva E. N. 1999. Karyotypes and chromosomal polymorphism of Nearctic species of chironomids (Diptera, Chironomidae): The author's abstract of dissertation. 32 p.)
- Белянина С. И. 1969. Цитотаксономическое исследование некоторых видов рода *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae). В кн.: Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир саратовского Поволжья. Саратов: Изд-во СГУ. 49—52. (Belyanina S. I. 1969. Cytotaxonomical research of some species of genus *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae). In: Influence of human economic activities on fauna of the Saratov Volga region. Saratov: Publ. house SGU. 49—52.)
- Белянина С. И. 1982. Хромосомные различия хирономиды *Glyptotendipes barbipes* в пределах ареала. Цитология. 14 (1): 78—85. (Belyanina S. I. 1982. Chromosomal distinctions of chironomid *Glyptotendipes barbipes* within their range of distribution. Tsytologiya. 14 (1): 78—85.)
- Гринчук Т. М., Мухайлова П. В. 1979. Кариотипическая изменчивость *Glyptotendipes barbipes* (Diptera, Chironomidae) из разных мест обитания. Цитология. 21 (8): 959—968. (Grinchuk T. M., Mihajlova P. V. 1979. Karyotypic variability of *Glyptotendipes barbipes* (Diptera, Chironomidae) from different habitats. Tsytologiya. 21 (8): 959—968.)
- Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И., Айманова К. Г., Истомина А. Г., Провиз В. И., Салова Т. А., Ракишева А. Ж., Батлер М. Дж. 1996. Цитогенетическая дифференциация природных и лабораторных популяций *Camptochironomus tentans* (Chironomidae, Diptera). Генетика. 31 (12): 45—59. (Gunderina L. I., Kiknadze I. I., Ajmanova K. G., Istomina A. G., Proviz V. I., Salova T. A., Rakisheva A. Zh., Butler M. Dzh. 1996. Cytogenetical differentiation of natural and laboratory populations of *Camptochironomus tentans* (Chironomidae, Diptera). Genetica. 31 (12): 45—59.)
- Кикнадзе И. И., Андреева Е. Н., Истомина А. Г., Батлер М. Дж. 1998. Кариофонд голарктической хирономиды *Clyptotendipes barbipes* (Staege). Цитология. 40 (10): 900—912. (Kiknadze I. I., Andreeva E. N., Istomina A. G., Butler M. Dzh. 1998. Karyofund of Holarctic chironomid *Clyptotendipes barbipes* (Staege). Tsytologiya. 40 (10): 900—912.)
- Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Гундерина Л. И., Салова Т. А., Айманова К. Г., Савинов Д. Д. 1996. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: триба Chironomini. Новосибирск: Наука. 166 с. (Kiknadze I. I., Istomina A. G., Gunderina L. I., Salova T. A., Ajmanova K. G., Savinov D. D. 1996. Karyofunds of chironomids from Yakutia kryolithozone: tribe Chironomini. Novosibirsk: Nauka. 166 p.)
- Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкус И. Е., Шобанов Н. А., Зеленцов Н. И., Гребенюк Л. П., Истомина А. Г., Прасолов В. А. 1991. Кариотипы и морфология личинок Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. 115 с. (Kiknadze I. I., Shilova A. I., Kerkis I. E., Shobanov N. A., Zelentsov N. I., Grebenjuk L. P., Istomina A. G., Prasolov V. A. 1991. Karyotypes and morphology of Chironomini larvae. The atlas. Novosibirsk: Nauka. 115 p.)
- Мусейко Г. Н., Минсаринова Б. Х., Кикнадзе И. И. 1971. Кариотипическая структура природных популяций *Glyptotendipes bardipes*. Цитология. 13 (12): 1501—1505. (Misejko G. N., Minsarinova B. H., Kiknadze I. I. 1971. Karyotypic structure of natural populations of *Glyptotendipes bardipes*. Tsytologiya. 13 (12): 1501—1505.)
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. 1994. Цитологический метод анализа хромосом у хирономид. В кн.: Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе: Дониш. 64—73. (Chubareva L. A., Petrova N. A. 1994. A cytological method of the analysis of chironomid chromosomes. In: The methodical manual on studying of chironomids. Dushanbe: Donish. 64—73.)
- Acton A. B. 1962. Incipient taxonomic divergence in *Chironomus* (Diptera)? Evolution. 16: 330—337.
- Acton A. B. 1965. *Chironomus tentans* (Diptera): the giant chromosomes and taxonomic divergence. In: Proc. XII Int. Congr. Entomol. London. 245.
- Basrur B. 1957. Inversion polymorphism in the midge *Glyptotendipes barbipes*. Chromosoma. 8: 597—608.
- Bauer H. 1936. Beitrage zur vergleichenden Morphologie der Speichelrusenchromosomen. Zool. Jahrb. 56: 239—276.
- Butler M., Kiknadze I. I., Golygina V. V., Wulker W. F., Martin J., Sublette J. E., Sublette M. E. 1997. Macrogeographic patterns of banding sequences in Holarctic *Chironomus plumosus* L. In: Abstr. 13th Int. Symp. on Chironomidae. Freiburg: Albert-Ludwigs-Universitat. 17.
- Hilburn L., Atchley W. 1976. Studies on inversion polymorphisms in *Glyptotendipes barbipes* (Staege) (Diptera: Chironomidae). J. Kansas Entom. Soc. 49: 419—428.
- Kiknadze I. I., Butler M. G., Aimanova K. G., Andreeva E. N., Gunderina L. I., Cooper K. 1996. Geographic variation in polytene chromosome banding pattern of the holarctic midge *Camptochironomus tentans* Fabr. Can. J. Zool. 74: 171—191.
- Kiknadze I. I., Butler M. G., Aimanova K. G., Andreeva E. N., Martin J., Gunderina L. I. 1998. Divergent cytogenetic evolution in Nearctic and Palearctic populations of Sibling species in the subgenus *Camptochironomus* Kieffer. Can. J. Zool. 76: 361—376.
- Kiknadze I. I., Butler M. J., Golygina V. V., Wulker W. F., Martin J., Sublette J. E., Sublette M. F. 1997. Macrogeographic patterns of banding sequences in Holarctic *Chironomus entis* Sh. In: Abstr. 13th Int. Symp. on Chironomidae. Freiburg: Albert-Ludwigs-Universitat. 62.
- Martin J., Porter D. 1973. The salivary gland chromosomes of *Glyptotendipes barbipes* (Staege) (Diptera, Chironomidae): description of inversions and comparison of Nearctic and Palearctic karyotypes. Stud. Nat. Sci. 1: 1—25.
- Michailova P. 1979. Comparative karyological analysis of the species of the genus *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae). Caryologia. 32: 23—44.
- Michailova P. 1987. Comparative karyological studies of three species of the genus *Glyptotendipes* Kieff. (Diptera, Chironomidae) from Hungary and Bulgaria and *Glyptotendipes salinus* sp. n. from Bulgaria. Folia Biol. 35: 43—56.
- Petrova N. A., Zhirov S. V., Harutyunova M. V., Harutyunova K. V. 2012. Cytotaxonomy and morphology of *Chironomid larvae* (Diptera, Chironomidae) in Armenia. World Acad. Sci., Engineering and Technology. 64: 1220—1226.
- Walter L. 1973. Synteseprozesse an den Riesenchromosomen von *Glyptotendipes*. Chromosoma. 41: 327—360.

THE CYTOGENETIC CHARACTERISTIC OF SOME PALEARCTIC POPULATIONS
OF HOLARCTIC MIDGE *GLYPTOTENDIPES BARBIPES* STAEGER
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

N. A. Petrova, S. V. Zhirov

Zoological Institute RAS, St. Petersburg, 199034;
e-mail: chironom@zin.ru

Set and frequencies of inversion banding sequences in polytene chromosomes in the Palearctic natural populations of a Holarctic chironomid *Glyptotendipes barbipes* ($2n = 8$) (the Northwest of Russia, Irkutsk region, Kirghizia, Armenia) have been investigated. The majority of larvae were heterozygotes on inversions. Distinctions in a set and frequencies of inversions between populations from different regions have been ascertained. We have established that *G. barbipes* karyotype in the populations studied includes inversion banding sequences that are endemic for Palearctic ($p'\bar{G}2$), and also the general sequences met both in Palearctic, and in Nearctic ($h'\bar{B}3$, $h'\bar{C}3$, $h'\bar{E}2$, $h'\bar{F}2$).

Key words: *Glyptotendipes barbipes*, chironomids, polytene chromosomes, polymorphism.
