

ИНВЕРСИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ДИВЕРГЕНЦИЯ КАРИОТИПОВ ХИРОНОМИД РОДА *SERGENTIA* KIEFF. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

В.И. Провиз

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия, e-mail: proviz@lin.irk.ru

Представлены результаты исследования инверсионного полиморфизма в популяциях 11 видов хирономид рода *Sergentia* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Германии, Швейцарии, России (Иркутское и Братское водохранилища, Дальний Восток) и США. Используются все имеющиеся к настоящему времени собственные и литературные данные. В кариофонде рода обнаружены 32 гомо- и гетерозиготные инверсии. Установлено, что общее число инверсионных последовательностей у 7 видов хирономид, обитающих в Байкале, и 4 видов, живущих за его пределами, совпадает – 18. Общими для обеих групп являются 4 инверсии. Из них наиболее широко распространена по ареалу инверсия П1F (11–19), встречающаяся как в Восточной Сибири, так и на Дальнем Востоке. Остальные отмечены только в Байкале и Иркутском водохранилище. Видообразование байкальских эндемичных видов – эврибатного *S. flavodentata*, литорального *S. baicalensis*, глубоководных *S. nebulosa* и *S. assimilis* – происходило с изменением в первую очередь дисковой структуры хромосомы I. Различные спектры инверсий у эндемичных и широко распространенных видов указывают на их адаптивную ценность в различных точках ареала и в условиях конкретных водоемов, особенно озера Байкал.

Ключевые слова: хирономиды, личинки, кариотип, хромосомы, инверсия, полиморфизм, видообразование, эндемик, Байкал.

Введение

Кариологические исследования хирономид рода *Sergentia* представляют большой интерес и являются актуальными как для уточнения таксономического статуса отдельных видов, так и для изучения особенностей эволюции разных групп видов и всего рода в целом. С таксономической точки зрения род *Sergentia* исследован крайне недостаточно, так как большинство видов описано только по личинкам, полный метаморфоз с описанием морфологии личинок и имаго известен только для нескольких видов. Всего к настоящему времени имеются сведения о личинках 15 видов, из которых исследованиями кариотипов видовая самостоятельность подтверждена только у 11. Это голарктический *S. coracina* Bauer, 1945 ($2n = 6$), палеарктические *S. baueri* Wülker *et al.*, 1999 ($2n = 8$), *S. prima* Proviz *et al.*, 1997 ($2n = 8$) и *S. electa* Proviz *et al.*, 1999 ($2n = 6$) и байкальские эндемичные виды *S. baicalensis* Tshernovskij, 1949 ($2n = 8$),

S. flavodentata Tshernovskij, 1949 ($2n = 8$), *S. nebulosa* Linevitsh *et al.*, 1984 ($2n = 8$), *S. rhysocephala* Linevitsh *et al.*, 1991 ($2n = 8$), *S. rara* Proviz *et al.*, 1999 ($2n = 8$), *S. affinis* Proviz *et al.*, 1999 ($2n = 8$), *S. assimilis* Proviz *et al.*, 1999 ($2n = 8$). Из остальных 4 видов у *S. koschowi* Linevitsh, 1948, *S. brachicephala* Linevitsh, 1964 и *S. albodentata* Linevitsh, 1964 описания личинок очень краткие и недостаточные для их идентификации (не исключено, что это морфотипы ранее описанных видов), у *S. intermedia* Linevitsh, 1958, напротив, кариотип, исследованный Л.В. Ферер (1985), оказался идентичен кариотипу *S. baueri*, что при отсутствии четких морфологических отличий личинок позволяет предположить, что это один и тот же вид.

Хромосомный полиморфизм хирономид рода *Sergentia* изучен в ряде популяций из Западной Европы, Восточной Сибири, Дальнего Востока и Северной Америки (Nevers, 1972; Кикнадзе и др., 1991; Провиз В., Провиз Л.,

1992, 1999; Wülker *et al.*, 1999; Провиз, 2005, 2008а, б, 2009а, б). На протяжении более чем 45-летнего периода разные авторы применяли в своих исследованиях собственные системы картирования хромосом. В итоге у широко распространенных видов за стандарт был принят кариотип *S. baueri* (Nevers, 1972; Wülker *et al.*, 1999), а у байкальских эндемичных видов – кариотип *S. rara* (Провиз В., Провиз Л., 1992), что в целом сделало затруднительным сравнительный анализ участков хромосом и последовательностей дисков с инверсиями у этих групп видов.

В настоящей работе представлен обзор всех известных в роде *Sergentia* гомо- и гетерозиготных инверсий, идентифицированных с использованием обеих систем картирования. Для определения особенностей эволюционных преобразований хромосом в качестве исходного использован кариотип *S. baueri* как более древнего вида по сравнению с байкальскими эндемиками (по данным молекулярного анализа, возраст рода *Sergentia* оценен в 38 млн лет, букета байкальских видов – 25,7 млн лет (Pарousheva *et al.*, 2003)) и как содержащего наименьшее количество хромосомных перестроек среди остальных небайкальских видов.

Материалы и методы

В работе использованы описания кариотипов и хромосомного полиморфизма *S. baueri* из Германии, Иркутского и Братского водохранилищ, Дальнего Востока и *S. coracina* из Швейцарии и США (Nevers, 1972; Кикнадзе и др., 1991; Провиз В., Провиз Л., 1999; Wülker *et al.*, 1999; Провиз, 2009а, б), *S. prima* и *S. electa* из Иркутского водохранилища (Провиз В., Провиз Л., 1999; Провиз, 2009а, б), *S. baicalensis*, *S. flavodentata*, *S. nebulosa*, *S. rhysocephala*, *S. rara*, *S. affinis*, *S. assimilis* из оз. Байкал (Провиз В., Провиз Л., 1992, 1999; Провиз, 2005, 2008а, б).

Для сравнительного анализа дисковой структуры *S. baueri* и *S. rara* у первого вида участки и плечи хромосом обозначались, как и ранее, по: Wülker *et al.*, 1999 – IL, IR, IIL, IIR, IIIL, IIIR, IV, у второго – по: Провиз, 2005 – IA, IB, IC, ID, IIE, IIF, IVG (рис. 1). Для идентификации инверсионных последовательностей, выявленных у небайкальских видов и картированных по

первой системе, нами приводится список всех гомо- и гетерозиготных инверсий, в котором плечи хромосом и участки с инверсиями указаны в соответствии с обеими системами картирования: IA (3–11) = IR (19–24), IC (2–8) = IIL (1–5), IC (4–13) = IIL (3–8), IC (8–13) = IIL (5–8), IC (10–12) = IIL (6–8), IID (14) = IIR (9–11), IID (14–20) = IIR (11–17), IIE (3–6) = IIIL (2–4), IIE (3–9) = IIIL (2–5), IIF (11–19) = IIR (7–12), IIF (18–19) = IIR (7–8), IVG (2–5) = IV (5–7), IVG (3–5) = IV (2–4), IVG (3.1–5) = IV (1.5.–3.1.5.2), IVG (4–5) = IV (2–3), IVG (5–8) = IV (2–6), IVG (6–9) = IV (3–7), IVG (8–9) = IV (6–7).

Результаты

Результаты изучения хромосомного полиморфизма в популяциях 11 видов хирономид рода *Sergentia* представлены в табл. 1. Среди байкальских эндемиков 3 вида – *S. rara*, *S. rhysocephala* и *S. affinis* – имеют одинаковые последовательности дисков, поэтому помещены в таблице в одну колонку.

Хромосома I. Выявлено 6 инверсионных последовательностей, 5 из которых встречены только у байкальских эндемиков. Наиболее распространена инверсия IA (6–9), встреченная у 4 видов в гомозиготном виде, а у *S. flavodentata* – и в гетерозиготе. У *S. baicalensis* и *S. assimilis* обнаружены фиксированные инверсии IA (3–6) и IA (2–7). Последовательность IB (16–24) найдена только в гетерозиготном состоянии у 3 видов, IA (9–12) – только у *S. nebulosa*. Среди небайкальских видов отмечена только 1 фиксированная инверсия IA (3–11) у *S. coracina* из США (Wülker *et al.*, 1999).

Хромосома II. Из всех хромосом кариотипа наибольшее количество инверсий обнаружено в плечах IC (8) и IID (3). При этом у байкальских и широко распространенных видов очень сильно отличаются спектры инверсий. В каждой из групп видов выявлено по 6 инверсий, только 1 из которых – IC (10–12) – найдена как у *S. baicalensis*, так и у *S. electa*. Среди байкальских эндемиков только 2 инверсии, IC (4–6) и IID (16–23), присутствуют у двух видов: первая – у глубоководных *S. nebulosa* (в гомозиготе) и *S. assimilis* (в гетерозиготе), вторая – у эврибатного *S. flavodentata* и *S. nebulosa* – только в гетерозиготах. Остальные 3 последовательности

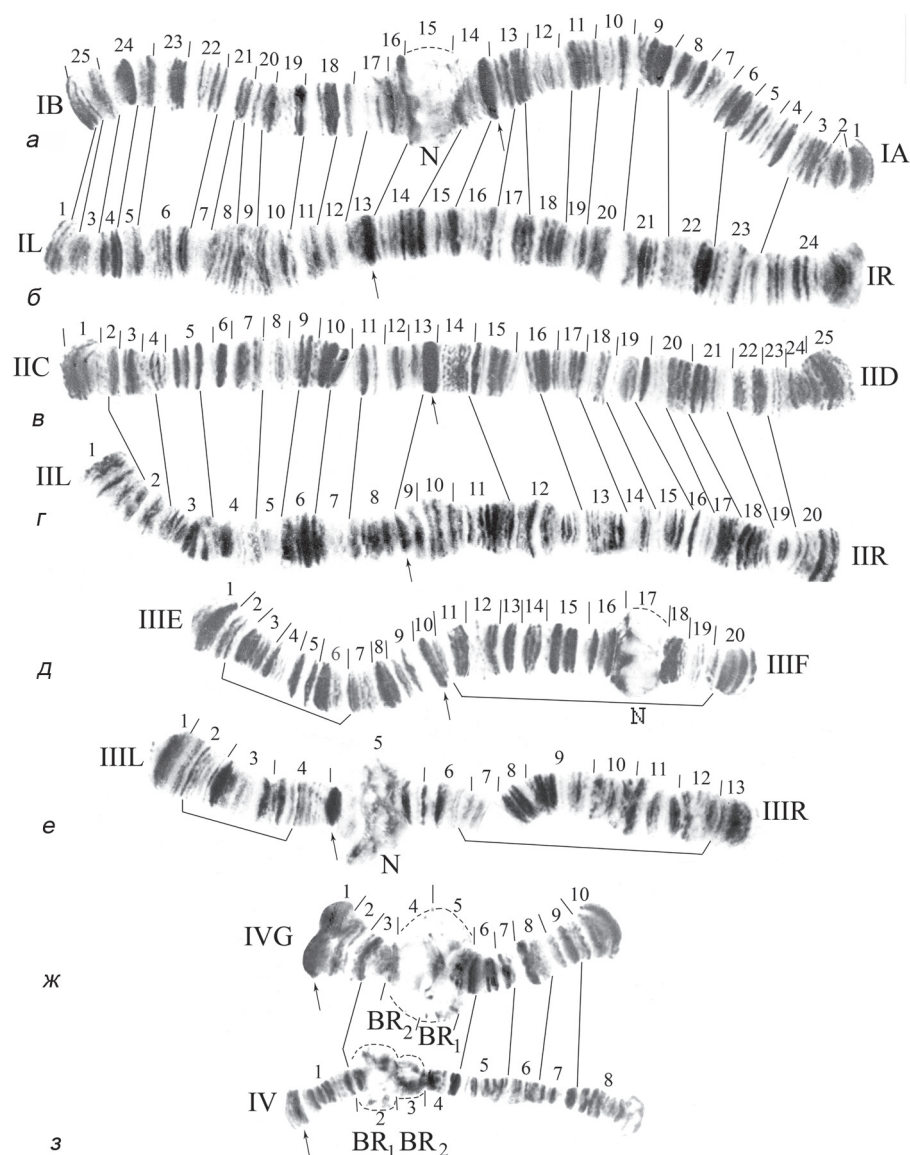


Рис. 1. Последовательности дисков в хромосомах *Sergentia baueri* и *Sergentia rara*.

а, в, д, ж – хромосомы I, II, III, IV *S. rara*, плечи – IA, IB, IIC, IID, IIIE, IIIF, IVG; б, г, е, з – хромосомы I, II, III, IV *S. baueri*, плечи IR, IL, IIR, IIL, IIIR, IIIL, IV. 1–25 – участки хромосом, N – ядрышко, BR – кольцо Бальбиани, стрелками указаны центромеры, скобками выделены участки с гомозиготными инверсиями.

найлены также в гетерозиготах у *S. flavodentata* – IC (2–9) и IC (11–13), и у *S. nebulosa* – IC (3–8). В группе небайкальских видов, кроме уже отмеченной инверсии IC (10–12), еще одна последовательность, IC (2–8), обнаружена в гомо- и гетерозиготном состоянии у двух видов – *S. prima* и *S. electa* из Иркутского водохранилища. В дальневосточной популяции *S. baueri* найдена одна фиксированная инверсия IC (8–13). Инверсии IC (4–13) и IID (14–20) у *S. coracina* и IID (14) – у *S. electa* выявлены только в гетерозиготном состоянии.

Хромосома III. В обоих плечах имеются широко распространенные инверсионные последовательности IIIE (3–6) и IIIF (11–19). Первая инверсия, кроме *S. prima* и *S. electa*, в гомозиготном состоянии обнаружена и у трех гомосеквентных байкальских видов *S. rara*, *S. rhycephala* и *S. affinis*. Вторая – у всех байкальских (в гомозиготах только у гомосеквентных) и палеарктических (в гомозиготах и гетерозиготах, кроме *S. prima*). Следует отметить, что в плече IIIE у четырех байкальских видов имеется близкая к IIIE (3–6) последователь-

Таблица 1

Инверсии в хромосомах хирономид рода *Sergentia* Kieff.

Инверсии	Байкальские эндемичные виды*										Палеарктические виды						ГА** вид		
	rar, ryn, aff		fla		bai		neb		ass		bau		pri		ele		cor		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
IA (2–7)									+										
IA (3–6)					+														
IA (3–11)																		+	
IA (6–9)			+	+	+		+		+										
IA (9–12)								+											
IB (16–24)				+				+		+									
IIС (2–8)													+	+	+				
IIС (2–9)				+															
IIС (3–8)								+											
IIС (4–6)							+		+										
IIС (4–13)																			+
IIС (8–13)											+								
IIС (10–12)						+										+			
IIС (11–13)				+															
IID (14)														+					
IID (14–20)																			+
IID (16–23)				+				+											
IIIЕ (3–6)	+												+	+	+				
IIIЕ (3–7) p			+		+		+		+										
IIIЕ (3–9)												+							
IIIЕ (11–19)	+			+		+		+			+	+	+		+	+			
IIIЕ (18–19)														+					
IVG (1–3)				+															
IVG (2–5)														+					
IVG (2–9)							+	+											
IVG (3–5)	+		+		+		+						+		+				
IVG (3.1–5)														+					
IVG (4–5)																			+
IVG (4–10)									+										
IVG (5–8)												+							
IVG (6–9)											+								
IVG (8–9)														+					

Примечания. * Названия видов указаны символами: rar – *S. rara*, ryn – *S. rynocephala*, aff – *S. affinis*, fla – *S. flavodentata*, bai – *S. baicalensis*, neb – *S. nebulosa*, ass – *S. assimilis*, bau – *S. baueri*, pri – *S. prima*, ele – *S. electa*, cor – *S. coracina*. ** ГА – голарктический вид. 1 – гомозиготная инверсия, 2 – гетерозиготная инверсия.

ность ШЕ (3–7), которая, возможно, вторична и возникла в результате реинверсии первой, почти восстановившей исходный порядок дисков. Инверсии ШЕ (3–9) и ШФ (18–19) встречены только у *S. baueri* и *S. prima* в гетерозиготном состоянии.

Хромосома IV. Из 10 инверсионных последовательностей, обнаруженных в плече IVG, наиболее распространенной является последовательность IVG (3–5), встреченная у 8 из 11 исследованных видов только в гомозиготном виде. Исключение составили два вида *S. assimilis* с гомозиготной инверсией IVG (4–10) и *S. coracina*, у которой в неарктических популяциях отмечена инверсия IVG (4–5). Наибольшее число инверсий (4) встречено у *S. prima*, из них 3 – IVG (2–5), IVG (3.1–5) и IVG (8–9) – только в гетерозиготах. Из остальных перестроек в гомозиготном виде найдены 2 последовательности – IVG (2–9) у *S. nebulosa* и IVG (6–9) у *S. baueri* из дальневосточной популяции, в гетерозиготах – последовательности IVG (1–3) у *S. flavodentata* и IVG (5–8) у *S. baueri* из Иркутского водохранилища.

Обсуждение

Полученные данные наглядно демонстрируют, что формирование кариотипов и преобразования дисковой структуры хромосом у исследуемых групп видов происходили с большими различиями. Дивергенция кариотипов двух широко распространенных видов с редуцированным числом хромосом ($2n = 6$) произошла за счет нерцепроковых транслокаций – тандемной у *S. coracina* и внутривхромосомной у *S. electa*. Также у всех видов, особенно у глубоководных *S. nebulosa* и *S. assimilis*, имеются различия в локализации и числе ядрышковых организаторов (табл. 2).

Следует отметить, что общее число инверсионных последовательностей у 7 видов хирономид, обитающих в Байкале, и 4 видов, живущих за его пределами, совпадает – 18. Из 32 инверсий, известных к настоящему времени в кариофонде рода, общими для обеих групп являются только 4. Из них наиболее широко распространена по ареалу инверсия ШФ (11–19), встреченная как в Восточной Сибири, так и на Дальнем Востоке.

Таблица 2

Характеристика кариотипов хирономид рода *Sergentia* Kieff.

Виды	$2n$	Сочетание плеч	N	Число и локализация ядрышек в плечах хромосом						
				A	B	C	D	E	F	G
Голарктические виды										
<i>S. coracina</i>	6	AB, CD, GEF	4	1	1	1	–	–	–	–
Палеарктические виды										
<i>S. baueri</i>	8	AB, CD, EF, G	5	–	–	–	–	–	1	–
<i>S. prima</i>	8	AB, CD, EF, G	9	1	–	–	1	–	–	–
<i>S. electa</i>	6	AB, CD, EGF	5	1	1	–	–	–	–	–
Байкальские эндемичные виды										
<i>S. rara</i>	8	AB, CD, EF, G	3	–	1	–	–	–	1	–
<i>S. rhycephala</i>	8	AB, CD, EF, G	3	–	1	–	–	–	1	–
<i>S. affinis</i>	8	AB, CD, EF, G	3	–	–	–	1	–	1	–
<i>S. flavodentata</i>	8	AB, CD, EF, G	9	–	1	–	–	–	–	1
<i>S. baicalensis</i>	8	AB, CD, EF, G	6	–	1	–	–	–	–	–
<i>S. nebulosa</i>	8	AB, CD, EF, G	10	–	1	1	–	–	–	1
<i>S. assimilis</i>	8	AB, CD, EF, G	6	–	1	1	–	–	–	1

Примечание. $2n$ – диплоидное число хромосом, N – количество инверсионных последовательностей.

Особенностью другой последовательности, IVG (3–5), с двумя кольцами Бальбиани, является то, что она встречается только в гомозиготной форме у 7 видов из Байкала и 1 вида из Иркутского водохранилища. Одинаковые последовательности дисков на инвертированных участках ПШЕ (3–6) имеют 5 видов: 3 байкальских гомосеквентных, *S. rara*, *S. rhycephala*, *S. affinis*, и *S. prima* и *S. electa*. Инверсия ПС (10–12) встречается только у двух видов: в гомозиготном состоянии у *S. electa* и в гетерозиготах у *S. baicalensis*.

Различные спектры инверсий у эндемичных и широко распространенных видов в целом свидетельствуют о разной адаптивной ценности данных хромосомных перестроек как в различных точках ареала, так и в условиях конкретных водоемов, особенно оз. Байкал. Очевидно, что видообразование всех хорошо адаптированных к разнообразным глубинам и биотопам видов: эврибатного *S. flavodentata*, литорального *S. baicalensis*, глубоководных *S. nebulosa* и *S. assimilis* – происходило с изменением в первую очередь структуры хромосомы I. В отличие от небайкальских видов, среди которых обнаружена только одна гомозиготная инверсия у *S. coracina*, у них в этой хромосоме встречено 5 гомо- и гетерозиготных инверсий.

В фауне хирономид озера Байкал, представленной 139 видами из 62 родов (Линевич, 1981; Провиз, 2004), эндемичные хирономиды рода *Sergentia* занимают особое место. Они единственные из всего класса Insecta населяют в настоящее время разнообразные глубины, вплоть до максимальных, и биотопы озера. Более 25 млн лет назад представители этого рода смогли не только внедриться в мелководную зону озера, но и, образовав «букет» из 7 эндемичных видов, преодолеть барьер несмешиваемости – специфического в Байкале явления несмешиваемости эндемичной и широко распространенной фауны (Верещагин, 1935; и др.). Явление несмешиваемости можно наблюдать и в настоящее время: широко распространенные виды рода *Sergentia* не встречаются ни в открытом Байкале, ни в прибрежно-соровой зоне; эндемики же не найдены в прибрежно-соровой зоне, они обитают только в открытом Байкале. Не исключено, что высокий эволюционный потенциал хирономид рода *Sergentia*, позволивший им проникнуть в биоценозы литорали, а затем и разных глубин,

был обусловлен и структурными особенностями кариотипов.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность д.б.н., профессору И.И. Кикнадзе за консультации, ценные замечания и рекомендации, неоднократно получаемые мной в течение 20-летнего периода работы над данным материалом. Также глубоко признательна и благодарна моим коллегам из лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН за помощь в сборе личинок.

Работа выполнена в рамках государственного проекта № VII 62-1-4 «Междисциплинарное исследование заплесковой зоны как важной составляющей литорали озера Байкал» (руководитель д.б.н. О.А. Тимошкин) и при поддержке гранта РФФИ № 09-04-00781.

Литература

- Верещагин Г.Ю. Два типа биологических комплексов Байкала // Тр. Байкальск. лимнолог. станции АН СССР. 1935. Т. 6. С. 199–212.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 115 с.
- Линевич А.А. Хирономиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. 152 с.
- Провиз В.И., Провиз Л.И. Структура и эволюция кариотипа группы эндемичных видов хирономид рода *Sergentia* (Diptera, Chironomidae) из озера Байкал // Зоол. журнал. 1992. Т. 71. Вып. 6. С. 60–70.
- Провиз В.И., Провиз Л.И. Атлас и определитель личинок хирономид рода *Sergentia* из озера Байкал. Новосибирск: Науч.-издат. центр ОИГГМ, 1999. 102 с.
- Провиз В.И. Хирономиды (Diptera: Chironomidae) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: в 2 т. Новосибирск: Наука, 2004. Т. 1: Озеро Байкал. Кн. 2. С. 878–924. (Справочники и определители по фауне и флоре озера Байкал).
- Провиз В.И. Хромосомный полиморфизм уникальной байкальской глубоководной популяции *Sergentia flavodentata* (Diptera, Chironomidae) из района выхода термальных вод // Генетика. 2005. Т. 41. № 3. С. 366–373.
- Провиз В.И. Видообразование и хромосомная эво-

- люция эндемичных хирономид рода *Sergentia* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из озера Байкал. Дивергенция кариотипов и хромосомный полиморфизм в популяциях эврибатного вида *Sergentia flavodentata* Tshern. и литорального *Sergentia baicalensis* Tshern. // Генетика. 2008а. Т. 44. № 9. С. 1191–1202.
- Провиз В.И. Видообразование и хромосомная эволюция эндемичных хирономид рода *Sergentia* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из озера Байкал. Дивергенция кариотипов и хромосомный полиморфизм в популяциях глубоководных видов *Sergentia nebulosa* Linevitsh *et al.* и *Sergentia assimilis* Proviz V. *et Proviz L.* // Генетика. 2008б. Т. 44. № 12. С. 1627–1637.
- Провиз В.И. Видообразование и хромосомная эволюция палеарктических видов хирономид рода *Sergentia* Kieffer (Diptera, Chironomidae). Дивергенция кариотипов *S. baueri* Wülker *et al.*, 1999, *S. prima* Proviz *et al.*, 1997, *S. electa* Proviz *et al.*, 1999 и их связь с эндемичными видами из озера Байкал // Генетика. 2009а. Т. 45. № 10. С. 1393–1400.
- Провиз В.И. Видообразование и хромосомная эволюция палеарктических видов хирономид рода *Sergentia* Kieffer (Diptera, Chironomidae). Хромосомный полиморфизм в популяциях *S. baueri* Wülker *et al.*, 1999, *S. prima* Proviz *et al.*, 1997 и *S. electa* Proviz *et al.*, 1999 из Иркутского водохранилища // Генетика. 2009б. Т. 45. № 12. С. 1650–1658.
- Фегер Л.В. Эколого-систематическое изучение хирономид (Diptera, Chironomidae) Братского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1985. 24 с.
- Nevers P. Beiträge zur Cytotaxionomie, Morphologie, Systematik und Biologie der Gattung *Sergentia* Kieff. (Diptera, Chironomidae). 1972. Staatsexamensarbeit Univ. Freiburg. 72 s.
- Papousheva E., Proviz V., Lambkin C. *et al.* Phylogeny of the endemic Baikalian *Sergentia* (Chironomidae, Diptera) // Mol. Phylog. Evol. 2003. V. 29. № 1. P. 120–125.
- Wülker W., Kiknadze I.I., Kerkis I.E., Nevers P. Chromosomes, morphology, ecology and distribution of *Sergentia baueri*, spec. nov., *S. prima* Proviz *et al.*, 1997 and *S. coracina* Zett., 1824 // Spixiana. 1999. V. 22(1). P. 69–81.

INVERSION POLYMORPHISM AND KARYOTYPE DIVERGENCE IN THE GENUS *SERGENTIA* KIEFF. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

V.I. Proviz

Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia,
e-mail: proviz@lin.irk.ru

Summary

Inversion polymorphism was studied in populations of 11 species of the genus *Sergentia* Kieff. (Diptera, Chironomidae) from Germany, Switzerland, Russia (Irkutsk and Bratsk reservoirs and Far East) and USA. The study was based on all personal data and those reported in the literature. The banding sequence pool of the genus included 32 homo- and heterozygous inversions, and the total number of band inversion sequences was 18 in 7 chironomid species inhabiting Lake Baikal and 4 species encountered elsewhere. Four inversions are common for both groups, III F (11–19) inversion being most widely distributed in East Siberia and Far East. The rest were recorded only in Lake Baikal and the Irkutsk reservoir. The speciation of endemic Baikalian species, namely, eurybathic *S. flavodentata*, littoral *S. baicalensis*, and deep-water *S. nebulosa* and *S. assimilis* was accompanied primarily by changes of banding patterns in chromosome I. Inversion variations of endemic and common species suggest their significance for fitness in different localities and certain water basins, Lake Baikal in particular.

Key words: chironomids, larvae, karyotype, chromosomes, inversion, polymorphism, speciation, endemic, Baikal.