

ЭКОЛОГО-КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПОСЛЕДСТВИЙ ДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ХИРОНОМИД (CHIRONOMIDAE, DIPTERA)

Н.В. Полуконова, И.А. Федорова

*Саратовский государственный медицинский университет
Россия, 410026, Саратов, Большая Казачья, 112*

Поступила в редакцию 23.07.06 г.

Эколого-кариологическая оценка последствий действия экологических факторов на хирономид (Chironomidae, Diptera). – Полуконова Н.В., Федорова И.А. – Представлен обзор цитогенетических эффектов воздействия на политенные хромосомы хирономид (Chironomidae, Diptera) ксенобиотиков, антибиотиков, физических и химических факторов среды в водных экосистемах. Цитогенетические эффекты проявляются в появлении пухов *de novo*, снижении активности ядрышка, конденсации и укорочении хромосом, увеличении активности колец Бальбани, увеличении активности пухов, депрессии имеющихся в кариотипе пухов. Наиболее редки – увеличение объема ядрышка, деконденсация хромосом, активация претеломерных участков и образование дополнительных ядрышек. Часто встречаются сочетания – появление пухов *de novo* на фоне увеличения активности уже имеющихся пухов или на фоне снижения активности ядрышка, снижение активности ядрышка на фоне общей конденсации хромосом и их укорочения. Специфическая реакция генома на воздействие разных факторов среды проявляется в спектре показателей транскрипционной активности политенных хромосом. Показана перспективность применения эколого-кариологического подхода в экологическом мониторинге популяций хирономид и пресноводных экосистем.

Ключевые слова: хирономиды, политенные хромосомы, генотоксичность, цитогенетические эффекты, экологический мониторинг, влияние ксенобиотиков.

Ecologo-karyological estimation of the effect of ecological factors on midges (Chironomidae, Diptera) – Polukonova N.V., Fedorova I.A. – A review of the cytogenetic influence of physical and chemical factors, xenobiotics and antibiotics in freshwater ecosystems on the polytene chromosomes of midges (Chironomidae, Diptera) is presented. Such cytogenetic effects manifest themselves in the appearance of puffs *de novo*, a reduction of the nucleus activities, chromosome condensation and shortening, an increase of the Balbiani rings' activity, an increase of the puffs activity, a depression of the puffs available in the karyotype. The most rare ones are an increase in the nucleus volume, chromosome decondensation, pretelomeric zone activation, and the formation of additional nuclei. Frequently observed combinations are the appearance of puffs *de novo* on the background of an increased activity of the already existing puffs or on the background of a reduction of the nucleus activity, a reduction of the nucleus activity on the background of total chromosome condensation and their shortening. A specific genome reaction to the exposure to various environmental factors manifests itself in a spectrum of transcriptive activity factors of the polytene chromosomes. The ecologo-karyological approach is shown to be promising in ecological monitoring of midge populations and freshwater ecosystems.

Key words: midges, polytene chromosomes, genotoxicity, cytogenetic effects, ecological monitoring, xenobiotic influence.

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая кариология – сравнительно недавно возникшее научное направление и, несмотря на большое теоретическое и прикладное значение, пока мало разработанное. Исследование реакции генома эукариот на воздействие эко-

гических факторов актуально при проведении генетического мониторинга природных популяций в условиях роста антропогенной нагрузки на водные экосистемы и для реализации комплексного подхода в эволюционном анализе популяций. Одно из ведущих мест в рамках экологической кариологии занимает проблема функционирования интерфазной хромосомы под влиянием факторов среды. Удобным объектом исследования являются гигантские или политенные хромосомы (ПХ), характерные для ряда тканей Diptera – дрозофил, кулицид, мошек, хирономид и др. Они позволяют идентифицировать каждую хромосому в кариотипе по рисунку дисковой исчерченности, выявлять хромосомные инверсии, проводить наблюдения за изменением функциональной активности интерфазных хромосом в норме и под воздействием различных факторов среды.

Накоплены обширные сведения по выявлению зависимости уровня инверсионного полиморфизма личинок хирономид от экологических факторов различной природы: глубины обитания (Ильинская и др., 1999; Krieger-Wolff, Wuelker, 1971), кислородного и температурного режимов водоема (Ильинская и др., 1988, 1999; Шобанов, 1994; Michailova, 1979; Matena, 1991), солености воды (Балушкина, Петрова, 1989; Полуконова, Белянина, 2003; Michailova, 1973, 1979), природных и антропогенных химических факторов (Белянина и др., 1991; Полуконова и др., 2002 а, б; Белянина и др., 2006 и др.). Исследования действия температуры на структуру и функциональную активность ПХ хирономид проводились в разные сезоны года (Ильинская, Максимова, 1976, 1978; Демин, Ильинская, 1988), в условиях вечной мерзлоты Исландии, Гренландии, арктической Аляски, Финляндии, Якутии, севера России (Белянина, 1983; Филинкова, 1995; Кикнадзе и др., 1996; Кикнадзе, Истомина, 2000; Wuelker, Butler, 1983).

В настоящей статье представлен обзор цитогенетических эффектов ПХ хирономид и в ряде случаев – дрозофил (Diptera), возникающих в результате воздействия на личинок физических и химических факторов среды. Состояние функциональной активности ПХ устанавливали согласно следующим критериям: показатель работы ядрышкового организатора (ЯО), показатель работы колец Бальбиани (КБ), показатель имеющихся в кариотипе работы пучков и появление пучков *de novo*, длина и общая активность хромосом, изменение структуры дисков, состояние предтеломерных участков хромосом.

Влияние физических факторов среды на структуру и функциональную активность политенных хромосом

Влияние низкой температуры. ПХ наименьшей компактности обнаружены у личинок зимой и ранней весной при низких температурах (Демин, 1989; Ильинская, 1989). Для *Chironomus* севера отмечена эктопическая конъюгация ПХ – центромерные районы их объединялись, образуя хромоцентр, или же хромосомы соединялись друг с другом теломерными районами (Кикнадзе и др., 1996; Кикнадзе, Истомина, 2000). Резкое уменьшение числа и размеров пучков, размеров КБ, уменьшение числа дисков выявлено у *Camptochironomus tentans* и *Chironomus plumosus*, находящихся в состоянии диапаузы (Демин, 1989; Ильинская, 1989; Clever, 1962; Ineichen, 1978). Искусственное воздействие на личинок хирономид

низкими температурами также прекращало работу КБ, создавало картину хромосом, обычно наблюдаемую у молодых куколок, когда ингибирован весь пуффинг, а свою активность сохраняли пуфы, характерные для всего цикла развития (Кикнадзе, 1972).

Влияние повышенной температуры. При повышении температуры воды в пределах нормы у личинок *C. plumosus* наблюдалось увеличение числа особей с более компактными ПХ (Демин, 1989; Ильинская, 1989). ПХ наибольшей компактности обнаружены в конце лета и ранней осенью (Ильинская, Максимова, 1976, 1978; Ильинская, 1979; Демин, Ильинская, 1988). Укорочение длины и плохая структурированность ПХ отмечены у хирономид, собранных летом даже в водоемах полярного Урала, Ямала, Исландии, Гренландии, арктической Аляски, Финляндии (Белянина, 1983, 1986; Филинкова, 1995; Wuelker, Butler, 1983). Для ПХ северных видов *Chironomus* и *Camptochironomus* характерно сближение дисков, вследствие чего ПХ сильно укорачивались и приобретали крайнюю степень компактности (Филинкова, 2005). Значительное укорочение ПХ описано у личинок хирономид из Ивановского водохранилища у Конаковской ГРЭС при тепловом загрязнении водоема (Белянина, Мосияш, 1980).

Модификации ПХ в природных условиях закономерно включены в сезонный цикл развития личинок и связаны с состоянием диапаузы, а в активный период развития зависят, по-мнению С.Ю. Демина (1989) и Н.Б. Ильинской (1989), от температурных условий. Сезонные изменения дисков обусловлены изменением степени спирализации ПХ и слиянием групп дисков в плотные, интенсивно окрашивающиеся блоки осенью и разделением их зимой. Диски, сливаясь, образовывали блоки конденсированного хроматина, и хромосомы укорачивались в 2 – 3 раза. Конденсация хромосомного материала сопровождалась инактивацией синтеза РНК (Жимулев, Беляева, 1975). Локальная конденсация хромосом связана с транскрипцией, поэтому изменение компактности ПХ можно рассматривать как механизм, обеспечивающий гомеостаз клетки при изменении условий обитания личинок (Ильинская, 1989).

Полученные данные по воздействию на геном *Chironomidae* температурного шока (Резник, Керкис, 1989, цит. по: Дубровский и др., 1990) свидетельствуют в пользу универсальности явления индукции генетической активности на изменение температуры и его адаптивном значении, по крайней мере, для двукрылых. При стрессовом воздействии перепада температур структурные изменения возникали на всех уровнях упаковки ДНП. Нарушалась упаковка «ленты» в цилиндрическую хромосому: ПХ переходила из цилиндрического состояния в состояние «меандров» или плоской ленты. При воздействии температуры до 36°C отмечены индукция пуфа *de novo*, увеличение ЯО и КБ₁₂, появлялась сегментация в этих локусах, а также грануляция дисков, особенно выраженная в центральных районах и увеличение междисковых участков ПХ. Такие изменения ПХ были обратимы в пределах 1 – 3 ч при температуре содержания личинок 18°C. Воздействие температуры выше 36°C приводило к необратимым последствиям: резкой индукции дисковой грануляции, увеличению междисков и раскручиванию ПХ, а также индукции экспрессии генов белков теплового шока (Дубровский и др., 1990).

Влияние глубины. Укороченными с высокой степенью конденсации ПХ обладали личинки *C. plumosus* и *Stictochironomus pictulus* из озера Иссык-Куль, пойманные на глубинах до 61 м (Белянина, 1976, 1977, 1983, 1986). Обитание в глубоководном озере с температурной стратификацией, по-видимому, вызывало приостановку развития (до одной генерации в два года у *C. plumosus*) и изменение метаболизма, что, вероятно, взаимосвязано с конденсацией ПХ.

Механические повреждения клеток. Существуют данные о возникновении крупных перестроек транскрипционной активности генома в результате повреждения клеточной оболочки в ходе изоляции желез (Ямполь, 1987).

Электромагнитное излучение КВЧ. На *Chironomus plumosus* под действием электромагнитного излучения КВЧ (Брилль и др., 1993) были установлены следующие морфологические изменения ПХ. Отмечалось стимулирующее влияние на функционально активные и предтеломерные участки. Наиболее выраженный биоэффект наблюдался при частоте f_c 40.25 ГГц, что проявлялось в изменении компактности ПХ и индукции пухов *de novo*. На основе разной активации генома у разных особей одной экспериментальной группы было предположено наличие индивидуальной чувствительности к электромагнитному излучению КВЧ.

Изменение функциональной активности поличенных хромосом под действием природных антибиотиков, ксенобиотиков и других химических факторов среды

Влияние солености водоема. При увеличении солености ПХ *Chironomus valkanovi* укорачивались, приобретая рыхлую структуру со сближенными дисками (Балушкина, Петрова, 1989; Michailova, 1973, 1979). ПХ хирономид солоноватоводного комплекса из Каспийского моря и гипергалинных водоемов – *Chironomus (Halochironomus) sp.*, *C. valkanovi*, *C. salinarius*, *C. anchialicus*, *Baeotendipes nostivaga*, *Baeotendipes sp.* и др. (Полуконова, Белянина, 2003; Michailiva, 1989, 1992) – в разные сезоны года короткие, с меандрической структурой, вакуолизированные и с распуфленными дисками, что приводило к потере их дискового строения.

Действие природных антибиотиков и лекарственных препаратов. На *Chironomus riparius* под действием ряда фармацевтических препаратов (Белянина и др., 1991) были установлены общие закономерности – низкие концентрации веществ приводили к активации районов ПХ, а более высокие – к их ингибированию и сблоченности дисков. Такое изменение генетической активности ПХ, как укорочение за счет слияния соседних дисков, грануляция и сблоченность проявилось при воздействии всеми исследованными веществами, что, по-видимому, можно считать общим механизмом ответной реакции интерфазных хромосом эукариот на подобное воздействие.

Известно (Войников, Иванова, 1988), что при стрессе очень быстро изменяется экспрессия генов, что приводит к образованию стрессовых белков. Биохимические функции стрессовых белков неясны, но с ними связывают становление устойчивости клетки к стрессирующему фактору. Индукция активного района, однако, еще не означает синтеза РНК в нем, т.е. деконденсация хроматина и синтез РНК являются, хотя и взаимосвязанными, но самостоятельными процессами. Так,

при изучении эффектов действия актиномицина *D* на транскрипцию в ПХ (Валеева, 1979) было обнаружено неожиданное свойство сохранения или даже индукции пухов при полном ингибировании синтеза ДНК высокими дозами антибиотика (10 – 25 мкг/мл). Синтез стрессовых белков всегда сопряжен с изменениями степени конденсированности ПХ (Дубровский и др., 1990). Возможно морфологическим свидетельством экспрессии генов, отвечающих за синтез подобного рода белков, является образование пухов *de novo* в гигантских хромосомах, распуфливание предтеломерных районов под воздействием ряда ксенобиотиков.

Действие ксенобиотиков оказало непосредственное влияние на личинок. Оно ускоряет их окукливание и благополучный вылет имаго. С одной стороны, этот факт подтверждает мнение об ускорении процесса метаморфоза под действием неблагоприятных факторов среды обитания личинок, а с другой – открывает возможности для установления связи между вновь заработавшими генами и ускорением процесса метаморфоза насекомых в загрязненном водоеме.

Изменение функциональной активности политенных хромосом под действием биологических факторов

Инфекция микроорганизмами сопровождалась резкой перестройкой метаболизма клеток слюнных желез Chironomidae, в результате менялась структура дисков. Сливаясь, диски формируют блоки конденсированного хроматина, в результате чего ПХ укорачивались в 2 – 3 раза, конденсация ПХ сопровождалась инактивацией синтеза РНК (Жимулев, Беляева, 1976).

Длительное культивирование слюнных желез в брюшке имаго приводит к резкой перестройке метаболизма клеток, в результате чего также происходит изменение структуры дисков ПХ (Жимулев, Беляева, 1976). Наблюдаются эффекты, сходные с инфекционным воздействием.

Анализ цитогенетических эффектов и хромосомного полиморфизма у хирономид и других Diptera

Были выделены 11 основных цитогенетических эффектов (таблица): снижение активности ЯО, увеличение объема ядрышка, образование дополнительных ядрышек, увеличение активности КБ, увеличение активности работы пухов, появление пухов *de novo*, депрессия имеющихся в кариотипе пухов, конденсация и укорочение ПХ, деконденсация хромосом, изменение структуры дисков, активация предтеломерных участков, возникновение хромосомных aberrаций и добавочных хромосом.

Анализируя более 30 приведенных в таблице фактов воздействия на ПХ, можно отметить следующее. Наиболее часто повторяющимися цитогенетическими эффектами являются: появление пухов *de novo* – 45%, снижение активности ядрышка – 32, конденсация и укорочение хромосом – 23, увеличение активности КБ – 19, увеличение активности пухов – 19, депрессия имеющихся в кариотипе пухов – 13. Наиболее редкими показателями изменения транскрипционной активности ПХ следует считать: увеличение объема ядрышка, деконденсация хромосом, активация предтеломерных участков и образование дополнительных ядрышек. Такая ответная реакция генома, как появление пухов *de novo*, специфична. Она связана с включе-

ЭКОЛОГО-КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА

нием в работу ряда молчащих генов и синтезом белков, необходимых организму, по-видимому, для поддержания гомеостаза в критических ситуациях. Образование пухов *de novo* в половине проанализированных фактов воздействия отражает объективное повышение транскрипционной активности генома в целом.

Цитогенетические эффекты как реакция генома на воздействие различных экологических факторов

Действующий фактор	Объект исследования	Цитогенетические эффекты												Источник
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Водный раствор фенола	<i>Camptochironomus tentans</i>	+			+									Куберская, Бухтеева, 1975
	<i>Prodiamesa olivaceae</i>	+			+									
Хлорофос	<i>Chironomus riparius</i>				+									Белянина и др., 1979
Метафос	<i>C. riparius</i>						+							
Ботулинический токсин	<i>Chironomus plumosus</i>	+					+		+					Белянина и др., 1993
	<i>C. piger</i>	+					+		+					
Актиномицин	Chironomidae	+				+	+							Валеева, 1979
Неомицин	Chironomidae						+					+		Ratore, Swarup, 1980 (цит. по: Белянина и др., 1991)
	Chironomidae						+							
Окситетрациклин	Chironomidae					+	+							Serfling et al., 1969
Пилокарпин	Chironomidae				+									Stockert, 1990 (цит. по: Белянина и др., 1991)
Берберин сульфат	Chironomidae				+									
Диметилсульфоксид	Chironomidae				+									Sass, 1981 (цит. по: Белянина и др., 1991)
Тиоацетамид	<i>C. tentans</i>		+	+										Сахаров, Рапопорт, 1971; Кикнадзе, 1972
Глинозем	<i>C. tentans</i>	+												Бухтеева, 1975
5-фторурацил	<i>Drosophila melanogaster</i>							+						Дроздовская и др., 1976
Бор	<i>D. melanogaster</i>					+	+							Дроздовская, 1974
Бромдеоксиридин	<i>Drosophila hydei</i>	+					+							Boyd, Boyd, 1977
Трипсин	<i>D. melanogaster</i>			+										Христоробова, 1968
Уретан	<i>D. melanogaster</i>							+						Дроздовская и др., 1977
7-аминоактиномицин D	<i>C. riparius</i>	+					+			+				Валеева, 1979
Окситетрациклин	<i>Chironomus strenzke</i>					+	+							Serfling et al., 1969
Роданид Na	<i>D. melanogaster</i>						+							Сахарова, Рапопорт, 1971
> радиационного фона	<i>C. plumosus</i>								+					Белянина, 1983
Инфекция микроорганизмами	Chironomidae	+							+		+			Pavanatal, 1969 (цит. по: Белянина и др., 1991)

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Культиви- рование желез в брюшке имаго	Chironomidae	+							+					Жимулев, Беляева, 1976
> солености воды	Chironomidae								+		+			Michailova, 1979
> температу- ры водоема	<i>C. plumosus</i>								+					Демин, 1989
Температур- ный шок	<i>C. riparius</i>						+							Резник, Керкис, 1989 (цит. по: Дубровский и др., 1990)
Температур- ный шок	<i>D. melanogaster</i>					+	+							Дубровский и др., 1990
Инбридинг	<i>D. melanogaster</i>	+				+	+	+						Лычев, 1965
КВЧ излучение	<i>C. plumosus</i>						+		+			+		Брилль и др., 1993
Радияция	<i>C. riparius</i>												+	Blaylok, 1966; Ду- бинин и др., 1972; Гундерина, 2001
Хлорид ртути	Culicidae												+	Sharma et al., 1989 (цит. по: Белянина и др., 1991)

Примечание. 1 – снижение активности ЯО, 2 – увеличение объема ядрышка, 3 – образование дополнительных ядрышек, 4 – увеличение активности КБ, 5 – увеличение активности работы пучков, 6 – появление пучков *de novo*, 7 – депрессия имеющихся в кариотипе пучков, 8 – конденсация и укорочение хромосом, 9 – деконденсация хромосом, 10 – изменение структуры дисков, 11 – активация предтеломерных участков, 12 – возникновение хромосомных аберраций.

Анализ работы ЯО обнаружил наиболее частое снижение его активности под действием ксенобиотиков (32%). Конденсация и укорочение хромосом, как ответная реакция на воздействие, проявилась чаще (23%), чем деконденсация ПХ. Анализ изменения структуры и транскрипционной активности ПХ под влиянием разных ксенобиотиков и других факторов среды на первый взгляд может показать неспецифическую реакцию генома, за исключением образования пучков *de novo*. Однако анализ спектра значений показателей транскрипционной активности ПХ внутри разных групп исследованных веществ позволил выявить сочетания цитогенетических эффектов. Такие сочетания могут свидетельствовать не только о единстве механизмов, вызвавших цитогенетические эффекты, но и определить специфичность воздействия на геном тех или иных факторов.

Как было показано нами (см. таблицу), наиболее часто встречаются такие сочетания, как появление пучков *de novo* на фоне увеличения активности уже имеющихся пучков – 19%, появление пучков *de novo* на фоне снижения активности ядрышка – 13, а также снижение активности ядрышка на фоне общей конденсации хромосом и их укорочения – 1. Анализируя выявленные сочетания цитогенетических эффектов, можно полагать, что механизмы активации уже имеющихся пучков в геноме вида с появлением пучков *de novo* функционально связаны между собой. Функциональную связанность можно отметить и в отношении снижения активности работы ЯО и конденсации хромосом.

Отсутствие взаимосвязи показывают такие эффекты, как активация ранее молчащих генов (появление пухов *de novo*) и активация работы ЯО и КБ, а также общая конденсация – деконденсация ПХ и активность ЯО. Так, увеличение активности КБ в четырех из шести фактов проявления отмечено отдельно от других эффектов и только в двух случаях – на фоне снижения активности работы ЯО. Установлено (Кикнадзе, 1985), что КБ, в которые входят тканеспецифические гены, секретируют высокомолекулярную РНК, которая в составе РНП-гранул попадает в цитоплазму и служит матрицей для синтеза секреторных белков. Активность КБ в клетках слюнных желез контролируется несколькими регуляторными системами. С одной стороны, такой регуляторный механизм – автономный, функционирующий по принципу обратной связи, в зависимости от степени наполнения протоков слюнных желез секретом, с другой – работа данного механизма зависит от стадии развития личинок (Кикнадзе, 1972).

Адаптивность хромосомных инверсий обусловлена тем, что каждая инверсия захватывает определенный блок генов, наследуемых как единое целое (Дубинин, 1966). Если в определенных экологических условиях данный набор генов оптимален, то он сохраняется, и инверсия будет поддерживаться отбором как селективно выгодная. Обширные данные по анализу инверсионного полиморфизма свидетельствуют о том, что на его динамику могут оказывать влияние сезон развития личиночной популяции, направленное действие доминирующего фактора, а также географическое положение популяции в ареале вида. Так, уровень инверсионного полиморфизма *C. plumosus* выше у весенне-летней генерации (Ильинская и др., 1988). Низкий уровень гетерозиготности и незначительное разнообразие типов инверсий отмечены в популяциях *Chironomus* северных регионов, что свидетельствует об узкой приспособленности этих двукрылых к условиям обитания и о том, что данные условия являются постоянными (Белянина, 1983, 1986). Уровень полиморфизма в популяциях *Chironomus* на периферии ниже, чем в центральной части ареала (Ильинская, Петрова, 1996).

К возникновению хромосомных aberrаций приводят воздействия радиации (Дубинин, 1966; Гундерина, 2001; Blaylok, 1966), хлорида ртути (Sharma et al., 1989) и другие факторы среды в районах антропогенного загрязнения (Michailova et al., 2006). Б. Блейлоком (Blaylok, 1966) у *C. riparius* под действием радиоактивных отходов описано возникновение 10 новых инверсий и одна делеция, которые впоследствии были устранены. Однако хроническое радиационное облучение не влияло на приспособленность популяции путем изменения частоты эндемичных инверсий. Индукция хромосомных aberrаций и доминантных аллелей была обнаружена у комара *Culex* под действием хлорида ртути (Sharma et al., 1989). Механизмы повреждающего действия, по-видимому, связаны с нарушением активности фермента РНК-полимеразы.

Присутствие в кариотипе добавочных или *B*-хромосом у животных ведет к изменению разных функций (Nur, 1969, 1977; Lespinasse, Nicolas, 1975; Harvey, Hewitt, 1979). По-видимому, *B*-хромосомы имеют адаптивное значение, принимая участие в эколого-физиологических механизмах приспособления популяций к конкретным условиям среды. По данным Н.А. Петровой (1991), в кариофонде популяции *C. balatonicus* из водоема-охладителя Чернобыльской АЭС впервые для

этого вида обнаружены *B*-хромосомы. Увеличение числа особей с добавочными хромосомами в кариотипе было отмечено в популяции *C. plumosus* Конаковской ГРЭС (Белянина, Мосияш, 1980), где доминирующим фактором является повышенное температурное воздействие. Повышенное содержание добавочных хромосом в геноме отмечено также и для Якутии (Кикнадзе и др., 1996; Кикнадзе, Истомина, 2000), где преобладают, наоборот, низкие температуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Перспективность применения эколого-кариологического подхода в экологическом мониторинге природных и лабораторных популяций хирономид очевидна. Перечисленные морфо-функциональные особенности ПХ, возникающие под действием ряда факторов, наряду с более крупными перестройками – хромосомными абберациями и добавочными хромосомами, представляют собой устойчивые адаптации на клеточном уровне хирономид и эукариот в целом. Специфичность реакции генома на факторы среды можно установить на основе анализа спектра показателей транскрипционной активности ПХ, что отражает наличие в геноме тонких механизмов связи функциональных участков между собой. Исследование по установлению корреляций в работе разных участков ядерного генома возможно только на основе комплексного подхода с привлечением биохимических и молекулярно-генетических методов анализа генной активности и мутаций, возникающих на разных уровнях организации наследственного материала – геном, хромосомном и геномном.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Петрова Н.А. Функционирование популяций хирономид в гипергалинных озерах Крыма // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 205. С. 129 – 138.
- Белянина С.И. Кариотип хирономиды *Stictichironomus pictulus* из озера Иссык-Куль // Цитология. 1976. Т. 18, №7. С. 891 – 896.
- Белянина С.И. Хромосомный полиморфизм *Chironomus plumosus* из различных частей ареала. II. Кариотипическая структура трех географически разобщенных популяций // Цитология. 1977. Т. 19, №5. С. 565 – 570.
- Белянина С.И. Кариотипический анализ хирономид (Chironomidae, Diptera) фауны СССР: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 418 с.
- Белянина С.И. Современное состояние кариофондов хирономид в водоемах СССР // Эволюция, видообразование и систематика хирономид. Новосибирск: Изд-во Новосиб. гос. ун-та, 1986. С. 45 – 49.
- Белянина С.И. Новый цитологический комплекс // Цитология. 1989. Т. 31, №7. С. 854 – 856.
- Белянина С.И., Мосияш С.А. Кариофонд природной популяции *Chironomus plumosus* из Иваньковского водохранилища в районе Конаковской ГРЭС // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 12 – 15.
- Белянина С.И., Кузьмина К.А., Сигарева Л.Е. Гигантские хромосомы хирономид как модель для изучения генетических эффектов пестицидов на водные организмы // Гигиенические аспекты охраны окружающей среды. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1979. С. 80 – 83.
- Белянина С.И., Гаврикова В.В., Логинова Н.В. Влияние ряда ксенобиотиков на генетическую активность и структуру гигантских хромосом хирономид // Экология и здоровье: Тез. докл. науч.-практ. конф. Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 1991. С. 52 – 53.

Белянина С.И., Чеснокова Н.П., Колбенева А.О., Невважай Т.А. Влияние ботулинического токсина на генетическую активность гигантских хромосом // Бактериально-вирусные инфекции. Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 1993. Ч. 1. С. 90 – 94.

Белянина С.И., Полуконова Н.В., Белоногова Ю.В., Дурнова Н.А., Сигарева Л.Е. Реакция генома эукариот на воздействие факторов среды на примере хирономид (Diptera: Chironomidae) // Современные проблемы популяционной экологии: Материалы Междунар. науч.-практ. экол. конф. Белгород: Изд-во Белгород. гос. ун-та, 2006. С. 21 – 22.

Брилль Г.Е., Апина О.Р., Белянина С.И., Панина Н.П. Влияние низкоинтенсивного КВЧ-излучения на генетическую активность политенных хромосом *Chironomus plumosus* // Физическая медицина. 1993. Т. 3, №1 – 2. С. 71.

Бухтеева Н.М. Реакция ядерного аппарата клеток слюнных желез личинок 4 возраста и предкуколок *Camptochironomus tentans* на воздействие глинозема // Морфология и морфогенез тканей и органов мезэнхимного происхождения. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1975. С. 7 – 9.

Валеева Ф.С. Действие высоких доз актиномина на структуру, пуфинг и транскрипцию политенных хромосом слюнных желез *Chironomus thummi* // Цитология. 1979. Т. 21, № 12. С. 1411 – 1418.

Гундерина Л.И. Генетическая изменчивость в эволюции хирономид (Diptera, Chironomidae): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2001. 32 с.

Демин С.Ю. Изменчивость степени конденсированности политенных хромосом в клетках разных органов личинок *Chironomus plumosus* из природы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 25 с.

Демин С.Ю., Ильинская Н.Б. Изменение компактности политенных хромосом из разных органов личинок мотыля *Chironomus plumosus* // Цитология. 1988. Т. 30, №4. С. 407 – 415.

Дроздовская Л.Н. Влияние бора на развитие пухов в политенных хромосомах слюнных желез *Drosophila melanogaster* на стадии ранней предкуколки // Генетика. 1974. Т. 10, №5. С. 57 – 64.

Дроздовская Л.Н., Бекназарьянц М.М., Рапопорт И.А. Химический мутагенез и создание сортов инстинктивного типа. М.: Наука, 1977. С. 212 – 219.

Дроздовская Л.Н., Рапопорт И.А., Бекназарьянц М.М., Вишнякова Н.М. Влияние 5-фторурацила на спектр пухов политенных хромосом слюнных желез *Drosophila melanogaster* // Эффективность химических мутагенов в селекции. М.: Наука, 1976. С. 73 – 85.

Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 743 с.

Дубинин Н.П., Шевченко В.А., Алексеенко А.А., Черезжанова Л.В., Тищенко Е.М. О генетических процессах в популяциях, подвергающихся хроническому воздействию ионизирующей радиации // Успехи совр. генетики. 1972. №4. С. 170 – 205.

Дубровский Э.Б., Козлова Т.Ю., Ржецкая М.А. Регуляция онтогенетической экспрессии генов теплового шока из пуфа 67В в слюнных железах *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 1990. Т. 21, №5. С. 508 – 516.

Жимулев И.Ф., Беляева Е.С. К вопросу о структурно-функциональной организации политенных хромосом // Генетика. 1975. Т. 11, №2. С. 175 – 181.

Жимулев И.Ф., Беляева Е.С. Изменение структуры политенных хромосом дрозофилы при длительном культивировании слюнных желез личинок в брюшной полости взрослых мух // Цитология. 1976. Т. 18, № 1. С. 5 – 11.

Ильинская Н.Б. Изменение политенных хромосом в сезонном цикле развития *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) и их значение для кариосистематики // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. С. 29 – 39.

Ильинская Н.Б. Морфологическая изменчивость политенных хромосом личинок хирономид в естественных условиях обитания: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1989. 38 с.

Ильинская Н.Б., Максимова Ф.Л. Изменчивость полигенных хромосом слюнных желез личинок *Chironomus plumosus* в разные месяцы года // Цитология. 1976. Т. 18, №6. С. 747 – 751.

Ильинская Н.Б., Максимова Ф.Л. Изменение рисунка и числа дисков в полигенных хромосомах *Chironomus plumosus* в разные сезоны года // Цитология. 1978. Т. 20, №3. С. 291 – 296.

Ильинская Н.Б., Петрова Н.А. Закономерности проявления инверсионного полиморфизма в центре и по краям ареала *Chironomus plumosus* // Экология, эволюция и систематика хирономид / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 1996. С. 8 – 17.

Ильинская Н.Б., Петрова Н.А., Демин С.Ю. Сезонная динамика хромосомного полиморфизма у мотыля *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1988. Т. 24, № 8. 1393 – 1401.

Ильинская Н.Б., Петрова Н.А., Матена И. Зависимость уровня инверсионного полиморфизма от типа водоема, сезона и года наблюдений у мотыля *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Общая генетика. 1999. Т. 35, № 8. С. 1061 – 1070.

Кикнадзе И.И. Функциональная организация хромосом. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 211 с.

Кикнадзе И.И. Молекулярно-цитологическая организация колец Бальбиани и генов, локализованных в них // Организация и экспрессия генов тканеспецифической функции у Diptera. Новосибирск: Наука. Сибир. отд-ние, 1985. С. 23 – 97.

Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сиб. экол. журн. 2000. №4. С. 445 – 460.

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

Куберская Е.Ф., Бухтеева Н.М. Некоторые реакции личинок хирономид на воздействие фенола различных концентраций // Пато- и сапогенетические реакции на различных уровнях организма. Иркутск. Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1975. С. 41 – 43.

Лычев В.А. Изучение активности хромосом при глубоком инбридинге у дрозофилы // Цитология. 1965. Т. 7, №3. С. 325 – 333.

Петрова Н.А. Хромосомные перестройки трех видов хирономид из зоны Чернобыля (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1991. Т. 27, №5. С. 836 – 848.

Полуконова Н.В., Сокова А.В., Козлов М.С. Клеточные механизмы адаптации хирономид в условиях длительного воздействия низких температур // Окружающая среда и гигиена: Материалы науч.-практ. конф. Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2002 а. С. 78 – 80.

Полуконова Н.В., Филинкова Т.Н., Сокова А.В. Эколого-кариологический подход к исследованию популяций хирономид севера // Проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. докл. Междунар. конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2002 б. С. 69.

Сахарова М.Н., Рапопорт И.А. Пуфы, индуцированные роданидом, и пуфовая модель определения поражаемых лекарствами ферментов // Докл. АН СССР. 1971. Т. 196, №5. С. 1217 – 1270.

Филинкова Т.Н. Хирономиды родов *Chironomus* Meigen и *Camptochironomus* Kieffer (Diptera, Chironomidae) Полярного Урала, Ямала и Приобской лесотундры (морфология и кариотипические особенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 16 с.

Христолюбова Н.Б. Образование дополнительных ядрышек в клетках слюнных желез дрозофил под действием трипсина // Морфологические и химические изменения в процессе развития клетки. Рига: Зинатне, 1968. С.95 – 99.

Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). IV: Внутри- и межпопуляционный полиморфизм // Цитология. 1994. Т. 36, №11. С. 1129 – 1145.

Ямполь Г.П. Временное напряжение контакта полигенных хромосом с ядерной оболочкой как отражение перестройки транскрипционной активности генома в результате

стрессорных физиологических и экспериментальных воздействий // Тез. докл. Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров. М.: Наука, 1987. С. 315.

Blaylok B.G. Chromosomal polymorphis in irradiated natural populatias of *Chironomus* // Genetics. 1966. Vol. 53, №1. P. 131 – 136.

Boyd J.B., Boyd S.F. Influence of BDU on the stability and function of polytene chromosomes // Chromosoma. 1977. Vol. 61, №1. P. 75 – 94.

Clever U. Genaktivitalen in den Riesenchromosomen von *Chironomus tentans* und Beziehungen zur Entwicklung. III. Das Aktivitatis – muster in Phasen der Entwicklung – Ruhe // J. Insect. Physiol. 1962. №2. P. 357 – 376.

Harvey A.W., Hewitt Y.M. B-chromosomes sloue development in a grasshopper // Heredity. 1979. Vol. 42, №3. P. 397 – 401.

Ineichen H. Photoperiodsche Kontrolle der Entwicklung von *Chironomus tentans* und Entwicklungsspezifische Puff Veränderungen (in vivo und in vitro) // Rev. Suisse. Zool. 1978. Bd. 85. S. 87 – 89.

Krieger-Wolff E., Wuelker W. Chironomiden aus der Umgebung von Freiburg i. Br. (mit Besonderer Berücksichtigung der Gattung *Chironomus*) // Beitr. Naturk. Forsch. Sudw-Dischl. 1971. Bd. 30. S. 133 – 145.

Lespinasse R., Nicolas G. Presence de chromosomes surnuméraires et aptitude a la realisation du phenotypes solitaire chez le criquet migrateur *Locusta migratoria* // C. r. Acad. Sci. 1975. №17. P. 2017 – 2019.

Matena I. Chromosomal polymorphism in a *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) population from pond in Southern Bohemia: a long term studi // Heredity. 1991. Vol. 115, №2. P. 145 – 152.

Michailova P.V. Untersuchungen uber den Chromosomenpolymorphisms bei *Chironomus salinarius* Kieff., *Chironomus valkanovi* Michailova und *Chironomus anchiatius* Michailova (Diptera, Chironomidae) von der bulgarischen Schwartzmeerkuste // Zool. Anz. Leipzig. 1973. Bd. 191. S. 348 – 364.

Michailova P.V. Structural changes in the polytene chromosomes of *Chironomus valkanovi* Michailova, *Cricotopus silvestris* Staeg. and *Cricotopus varius* Fabr. (Dipreta, Chironomidae) under the influence of various factors // Comp. Rend. Acad. Bulg. Sci. 1979. Vol. 32. S. 377 – 380.

Michailova P. The politene chromosomes and their significance to the systematics and phylogeny of the family Chironomidae, Diptera // Acta Zool. Fenn. 1989. Suppl. 107 p.

Michailova P., Ilkova J., Sella G., Petrova N., Selvaggi A. Chromosome rearrangements, repetitive DNA clusters and transposable elements in *Chironomus riparius* Mg. (Diptera, Chironomidae) from anthropogenically polluted regions // Book of abstracts IV international conference on karyosystematics of the invertebrates. St. Petersburg: Nauka, 2006. P. 38.

Nur V. Harmful B-chromosomes in a mealy bug: additional evidence // Chromosoma. 1969. Vol. 28, №3. P. 280 – 297.

Nur V. Meintenance of a Zparacitic B-chromosome in the grasshopper *Melanoplus femus – rulum* // Genetics. 1977. Vol. 87, №7. P. 490 – 512.

Serfling E., Panitz R., Wobus U. Die experimentelle Beeinflussung des puffmusters von Riesenchromosomen. Puffinduktion durch Oxytetracyclin bei *Chironomus thummi thummi* // Chromosoma. 1969. Bd. 28, № 2. S. 107 – 119.

Sharma G. P., Sobiti R.C., Chaudhry A., Ahluwalia K.K. Chromosome aberrations and dominant letals in *Culex fatigans* due to mercuris chloride // Cytobios. 1989. Vol. 59, №238 – 239. P. 131 – 135.

Wuelker 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, №1. P. 121 – 136.