

© Н. А. Петрова, С. В. Жиров

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

✿ Проанализированы функциональные особенности политенных хромосом и хромосомные перестройки в слюнных железах 177 личинок *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae), из водоемов России и Украины (Чернобыль). Установлено сходство изученных популяций по спектру хромосомных перестроек. Выявлены общие типы инверсий в плечах А, В, D и E. Обнаружено влияние радиоактивного загрязнения (Чернобыль) на функциональные изменения ядрышка, колец Бальбиани, пуффов, морфологию дисков и междисков.

✿ **Ключевые слова:** *Glyptotendipes glaucus*; политенные хромосомы; инверсии; функциональные изменения; водоемы России; Чернобыль.

## ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ СРАВНЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ КОМАРА-ЗВОНЦА *GLYPTOTENDIPES GLAUCUS* (MEIGEN, 1818) (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И УКРАИНЫ (ЗОНА ЧЕРНОБЫЛЯ)

### ВВЕДЕНИЕ

Комар-звонец *G. glaucus* имеет голарктическое распространение, его личинки повсеместно развиваются в прибрежной зоне водохранилищ и озер, в прудах, лужах, канавах и зарослях слабо проточных рек. Личинки *G. glaucus* способны минировать отмершие макрофиты и разлагающуюся древесину, кроме того, они заселяют поверхности погруженных в воду объектов (пни, коряги, сваи, камни), при этом паутинные трубки-домики плотно прикрепляются к поверхности предмета.

Для цитогенетических исследований были собраны личинки *G. glaucus* из водоемов северо-запада России (Ленинградская, Новгородская, Псковская области) и севера Украины (зоны аварии на Чернобыльской АЭС). Целью работы было сравнение между собой северных популяций этого вида и подвергнувшихся радиоактивному загрязнению чернобыльских.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовано 177 личинок *G. glaucus*, собранных в водоемах северо-запада России и Украины из зоны Чернобыля. Из них 126 личинок обитали в различных озерах на погруженных в воду растениях, например на рогозе обыкновенном, или на плавающих сосновых бревнах (озера Глубокое, Короцкое, Лесное, Большой Окуненок), в илистом грунте стариц рек и заводей (реки Мирожка и Усть-Ижора, оз. Елизаровское) и в илисто-каменистом грунте на южном побережье Выборского залива (г. Выборг, парк Монрепо). 51 личинка собрана на Украине в 30 километровой зоне Чернобыля в реках Припять и Псел (в иле и на другах дрейссены), а также в пруду бывшего садоводческого участка, расположенного в Рыжем лесу (серый ил). Последний участок наиболее пострадал от радиации, превратившись в обуглившийся рыжий лес.

Количество личинок, место и время их сбора приведены в табл. 1. Препараты гигантских хромосом из слюнных желез готовили из материала, фиксированного в спирт-уксусной смеси (3:1).

Вид *G. glaucus* по морфологическим признакам соответствует классическому описанию Калугиной (Калугина, 1963), это же подтверждается кариологическими исследованиями (Michailova, 1979, 1987; Кикнадзе и др., 1991, 1996). Последовательность дисков обозначали согласно принятому правилу с указанием сокращенного названия вида, символа хромосомного плеча и номера последовательности, например: gla A1. При описании инверсионных последовательностей указывали сокращенное название вида, символ хромосомного плеча и, в скобках, районы, входящие в инверсию, например gla A(2–10) (Keyl, 1962, Wulker, 1980). Уровень гетерозиготности выборок из популяций оценивался по частоте встречаемости гетерозиготных особей от их общего числа в выборке и среднему числу гетерозиготных инверсий на особь. В каждой выборке подсчитывали соотношение особей: со стандартным кариотипом, гетерозиготных по инверсиям, инверсионно гомозиготных. В работе использовали цитофотокарту, опубликованную Беляниной и Дурновой (Белянина, Дурнова, 1998).

Кариотип *G. glaucus* содержит  $2n=8$  и состоит из больших метацентрических хромосом АВ (I) и CD (II), несколько меньшей по длине метацентрической EF

Поступила в редакцию 23.09.2010  
Принята к публикации 17.02.2011

Таблица 1

Характеристика популяций *Glyptotendipes glaucus* из европейской части ареала

|     | Место сбора  | Время сбора                    | Количество особей | Стандартный / гетерозиготный кариотип | Гетерозиготность (%) |
|-----|--|--------------------------------|-------------------|---------------------------------------|----------------------|
| 1)  | Ленинградская обл., р. Усть-Ижора  | 05.1993 г.                     | 29                | 1/28                                  | 96,6                 |
| 2)  | Тверская обл., оз. Глубокое  | 08.06.1981 г.<br>11.09.1982 г. | 59                | 27/32                                 | 54,2                 |
| 3)  | Новгородская обл., оз. Корощокое<br>оз. Лесное   | 25.05.1982 г.                  | 5                 | 1/4                                   | 80,0                 |
| 4)  |  | 24.05.1982 г.                  | 12                | 9/3                                   | 25,0                 |
| 5)  | Псковская обл., оз. Большой Окуненок (сбор Бельтюкова)<br>оз. Елизаровское<br>р. Мирожка       | 06.05.1987 г.                  | 14                | 9/5                                   | 35,7                 |
| 6)  |  | 08.1991 г.,<br>05.1992 г.      | 2                 | 2/0                                   | 0,0                  |
| 7)  |  | 08.1992 г.                     | 3                 | 0/3                                   | 100                  |
| 8)  | Ленинградская обл. г. Выборг, Парк Монрепо, южный берег залива                                 | 05.2008 г.                     | 2                 | 2/0                                   | 0,0                  |
| 9)  | Украина. г. Чернобыль, ЧАЭС, район Рыжего леса<br>г. Чернобыль, р. Припять район больницы      | 07.06.1987 г.                  | 23                | 10/13                                 | 56,5                 |
| 10) |  | 15.05.1989 г.<br>21.05.1989 г. | 5                 | 2/3                                   | 0,60                 |
| 11) | г. Чернобыль, р. Псел (сбор А. Корнюшина)<br>г. Чернобыль, р. Припять, сбор на друзе дрейссены | 03.06.1987 г.                  | 7                 | 4/3                                   | 42,9                 |
| 12) |  | 08.05.1990 г.                  | 16                | 6/10                                  | 62,5                 |
|     | Итого  |                                | 177               | 73/104                                |                      |

(III) и короткой акроцентрической G(IV). Центромеры выражены нечетко, и их местоположение было локализовано путем сравнения с другими видами рода *Glyptotendipes* (Кикнадзе и др., 1991, 1996). Вид полинуклеоллярный. Наиболее крупные ядрышки ( $N_1$  и  $N_2$ ) находятся в хромосоме IV.  $N_3$  расположено в хромосоме I (уч. 9). В хромосоме II в уч. 8 локализовано  $N_5$ . Ядрышко, которое описано как  $N_4$  (Кикнадзе и др., 1996), присутствует только у личинок Якутии, у личинок из наших сборов оно не проявляется. И, наконец, в хромосоме III наблюдаются ядрышки  $N_6$  и  $N_7$  в уч. 7 и 9, которые всегда присутствуют в кариотипе и достаточно хорошо развиты (Кикнадзе и др., 1991, 1996). Степень развития ядрышек может варьироваться у разных личинок и в разных популяциях. Кольца Бальбиани ( $BR_1$  и  $BR_2$ ) локализованы в средней части IV хромосомы и их активность также может различаться.

Для подсчета частот генотипических сочетаний в плечах А и В данные из разных мест обитания *G. glaucus* объединили.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ниже приводятся подробные описания кариотипа *G. glaucus* ( $2n=8$ ) из разных мест обитания.

Кариотип *G. glaucus* из р. Усть-Ижоры Ленинградской обл. (рис. 1, табл. 1, 2)

Хромосома IAB.

gla A1 1 2 3 4 5 6 7 8 9ab N 9c-h 10 11 12 13 14 15 16  
gla A2 1 10 9h-c N 9ba 8 7 6 5 4 3 2 11 12 13 14 15 16

В уч. 12 находится перетяжка. Недалеко от нее в уч. 9 расположено  $N_3$ . Последовательность gla A2 встречает-

ся в гетеро- (glaA 1.2) и гомозиготном (glaA 2.2) состояниях.

gla B1 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

gla B2 17 18 20 19 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

Инвертированная последовательность gla B2 встретилась во всех водоемах и только в гетерозиготном состоянии gla B1.2 (рис. 1).

Хромосома II CD

gla C1 1 2 3 4 5 6 7 8 N 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20

Плеcho C в данной популяции оказалось мономорфным.

gla D1 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30

gla D2 21 22 23 29d-a 28 27 26 25 24 29e-g 30

Инверсия gla D1.2 встретилась только у трех особей.

Хромосома III EF

gla E1 1 2 3 4 5 6 7 N 8 9 N 10 11 12 13 14

gla F1 15 16 17 18 19 10 21 22 23 24 25

Оба хромосомных плеча в данной популяции мономорфны.

Хромосома IV G

gla G1 1 N 2 N BR 3 BR 4 5 6 7 8

В хромосоме IVG инверсии не встречались. Гомологи хромосомы в данной популяции плотно сконъюгированы, кроме уч. 1–2. Локализация  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $BR_1$  и  $BR_2$  полностью соответствует стандарту. Ядрышки и кольца Бальбиани в этой популяции хорошо развиты.

**Озеро Глубокое Тверская обл.**

В плече IA встретилась инверсионная последовательность gla A2 в гетеро- (gla A1.2) (рис. 2a) и гомозиготном (gla A2.2) состоянии (рис. 2б, табл. 1, 2). При возникно-

Таблица 2

Соотношения полиморфных систем в разных плечах хромосом у *Glyptotendipes glaucus*

| Место сбора | Стандартная последовательность      | Эмпирическое соотношение 1.1/1.2/2.2 | Теоретическое соотношение 1.1/1.2/2.2 |
|-------------|-------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|
| 1)          | A (2–10)<br>B (19–20)<br>D (24–29d) | 13/4/12<br>10/19/0<br>6/3/0          | 8/14/7<br>13/13/3<br>6/3/0            |
| 2)          | A (2–10)<br>B (19–20)<br>E (9–12)   | 41/10/8<br>43/16/0<br>55/4/0         | 36/20/3<br>44/14/1<br>55/4/0          |
| 3)          | A (2–10)<br>B (19–20)               | 2/0/3<br>4/1/0                       | 1/2/2<br>4/1/0                        |
| 4)          | A (2–10)                            | 9/0/3                                | 7/4/1                                 |
| 5)          | B (19–20)                           | 9/5/0                                | 9,5/4/0,5                             |
| 6)          | ST                                  | 2/0/0                                | 2/0/0                                 |
| 7)          | HetZ                                | 0/3/0                                | 0.75/1.5/0.75                         |
| 8)          | A (2–10)<br>B (19–20)               | 1/0/1<br>0/2/0                       | -----<br>-----                        |
| 9)          | A (2–10)<br>B (19–20)               | 11/5/7<br>20/3/0                     | 8/11/4<br>20/3/0                      |
| 10)         | A (2–10)<br>B (19–20)               | 3/1/1<br>4/1/0                       | 3/2/0<br>4/1/0                        |
| 11)         | B (19–20)                           | 4/3/0                                | 4.5/2.5/0                             |
| 12)         | A (2–10)<br>B (19–20)               | 12/4/0<br>10/6/0                     | 12.5/3.5/0<br>10/5/1                  |

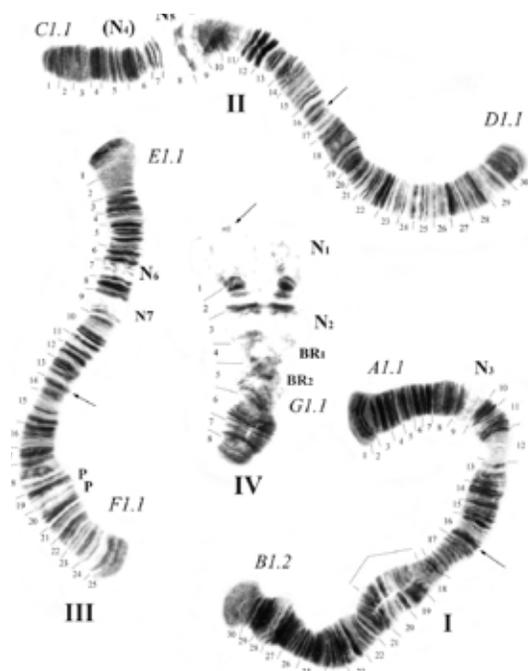


Рис. 1. Политенные хромосомы *Glyptotendipes glaucus* из Ленинградской обл., Россия  
I, II, III, IV — политенные хромосомы; A, B, C, D, E, F, G — плечи политенных хромосом; 1.1, 1.2 и т. д. — последовательности дисков политенных хромосом; N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub> и т. д. — ядрышки; BR — кольцо Бальбиани; P — пuffed; 1, 2, 3, 4, 5 и т. д. — районы политенных хромосом; стрелками указаны центромерные районы.

вении гомозиготной инверсии gla A 2.2 в этой хромосоме N<sub>3</sub> переместилось и заняло прителомерное положение. В плече IV была обнаружена гетерозиготная инверсия gla B1.2. Плечи gla IIC, gla IID, gla IIIF и gla IVG были мономорфны. В плече IIIЕ у трех особей обнаружен новый тип инверсий gla E8 (рис. 2в).

gla E1 1 2 3 4 5 6 7 N 8 9 N 10 11 12 13 14  
gla E8 1 2 3 4 5 6 13 12 11 10 N 9 8 N 7 14

В кариотипе наблюдаются функциональные различия, которые касаются степени конъюгации гомологов IV хромосомы и развития ядрышек в больших хромосомах. Гомологи IV пары были либо не сконъюгированы (рис. 2г), либо сконъюгированы только в средней зоне (рис. 2д). Отчетливо различимы N<sub>1</sub> и N<sub>2</sub>, а также BR<sub>1</sub> и BR<sub>2</sub> в середине хромосомы IV. В хромосомах II (уч. 8) и III (уч. 7 и 9) N<sub>5</sub>, N<sub>6</sub> и N<sub>7</sub> имели среднюю активность.

**Озера Короцкое и Лесное Новгородской обл.**

Эти два озера находятся в 1,3 км друг от друга, сборы из них были малочисленны, поэтому материал из обоих озер решили объединить (табл. 1, 2).

В плече А хромосомы I в обеих популяциях были обнаружены только две последовательности: gla A1 (стандартная) и gla A2 (инвертированная). В оз. Короцкое встретилась гетерозиготная инверсия — gla B1.2. Плечи II и III хромосом сохранили стандартную последовательность дисков, но в оз. Короцкое две особи в хромосоме II на уч. 23–26 (рис. 2е) имели размытую вакуолизированную структуру. Гомологи хромосомы IVG у большинства особей сконъюгированы не по всей длине, а только в уч. 5–6. N<sub>1</sub> и N<sub>2</sub> хорошо иден-

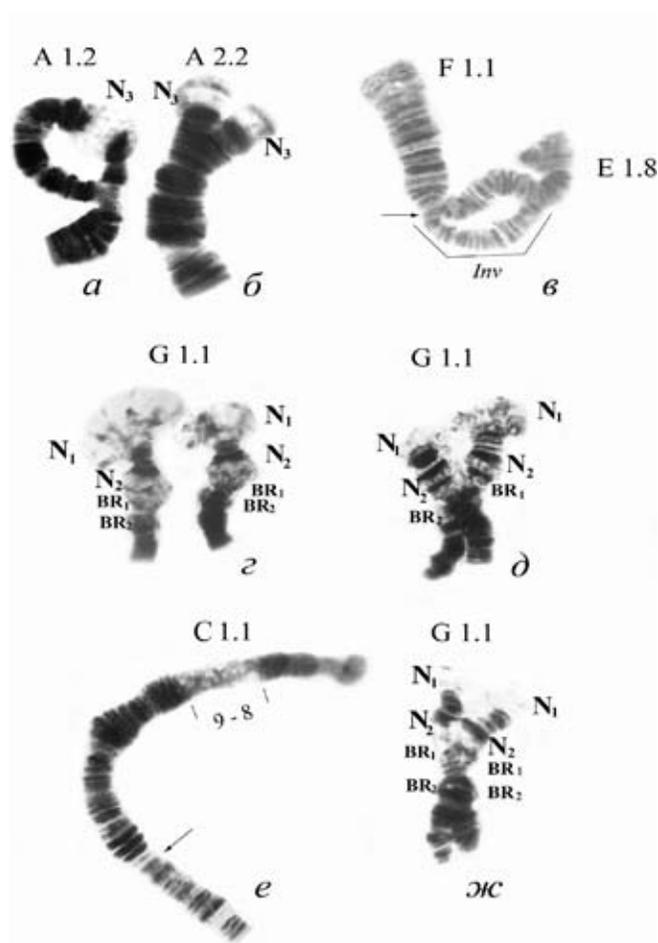


Рис. 2. Различные участки политенных хромосом *Glyptotendipes glaucus* из нерадиоактивных водотоков.

а — гетерозиготная инверсия gla A1.2 в оз. Глубокое Тверской обл.; б — инверсионная гомозигота gla A2.2 в оз. Глубокое Тверской обл.; в — гетерозиготная инверсия gla E8 в оз. Глубокое Тверской обл.; г — асинapsis гомологов хромосомы IVG в оз. Глубокое Тверской обл.; д — частичный асинapsis гомологов хромосомы IVG в оз. Глубокое, е — размытая вакуолированная структура в хромосоме II уч.23–28 в оз. Корощко Новгородской обл.; ж — снижение активности в  $N_2$  и обеих BR в хромосоме IVG в оз. Лесное Новгородской обл.

тифицируются во всех клетках, но степень их активности различна. У 30% особей в оз. Лесное снижена активность не только N, но и BR (рис. 2ж). В хромосоме I хорошо различимо  $N_3$ , в хромосоме III высокоактивны  $N_6$  и  $N_7$ , тогда как в хромосоме II  $N_5$  депрессировано.

#### Озера Большой Окуненок, Елизаровское и р. Мирожка Псковской обл.

Сборы из всех трех водоемов были малочисленны. Суммарно выборка составила 11 особей со стандартным кариотипом и 8 особей — с гетерозиготным (табл. 1, 2). В оз. Большой Окуненок 5 особей имели гетерозиготную инверсию gla B1.2, а в р. Мирожка все три изученные

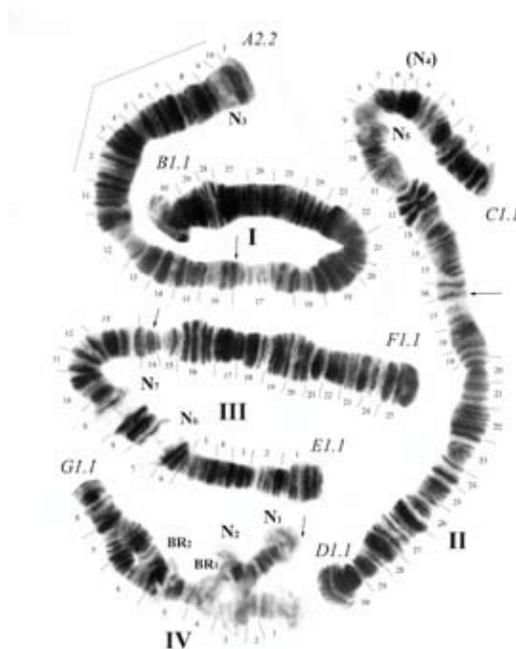


Рис. 3. Политенные хромосомы *Glyptotendipes glaucus* из Рыжего леса, Чернобыль. gla A2.2 — гомозиготная инверсия, отмечена скобкой; остальные обозначения, как на рис. 1.

особи несли обычные гетерозиготные инверсии gla A 1.2 (2-10), gla D 1.2 (22f-a — 18h-f) и gla F 1.2 (15j-18). В оз. Елизаровское обнаружены две личинки со стандартным кариотипом.

#### Южный берег Выборгского залива, г. Выборг, парк Монрепо, Ленинградская обл.

В этом сборе были обнаружены только две личинки *G. glaucus*, обе были гетерозиготами: одна имела гетерозиготную инверсию gla A1.2, а другая — гетерозиготную инверсию gla B1.2 (табл. 1, 2).

Далее приводятся описания чернобыльских популяций, подвергавшихся воздействию радиации.

#### Рыжий лес

В Рыжем лесу кариотип *G. glaucus* отличался более утолщенными дисками (рис. 3, табл. 1, 2). Такие морфологические маркеры были отмечены в локусах A (13–14), C12, D (27–28), F (18–16), E (3,6,8). В хромосоме I была встречена инвертированная последовательность gla A2 в гетеро- (gla A1.2) (рис. 4а) и гомозиготном (gla A2.2) состоянии (рис. 3). Во втором случае вследствие инверсии  $N_3$  заняло прителомерное положение, как и в усть-ижорской популяции или в озере Глубокое (рис. 2б). У 8% особей в IV хромосоме  $N_1$  и  $N_2$  проявляли среднюю активность. Еще реже (3,5% особей) встречались личинки, у которых оба ядрышка депрессированы. На месте BR<sub>1</sub> и BR<sub>2</sub> отмечены только небольшие пuffs. Хромосома II часто встречалась с размытым уч. 8–9, где обычно локализовано  $N_5$ . У большинства личинок в данном районе хромосомы ядрышко визуально обнаружить не удалось. В хромосоме III (уч. 7 и 9) были высокоактивны  $N_6$  и  $N_7$ .

Таблица 3

Вероятные диапазоны частот инвертированных последовательностей в изученных популяциях *Glyptotendipes glaucus*

| Место сбора | Инверсии | Частота перестройки (особь/%) | Частота инверсионной последовательности (%) |      |
|-------------|----------|-------------------------------|---|------|
| 1)          | A1.2     | 2/6,9                         | A2  | 24,1 |
|             | A2.2     | 6/20,7                        |   |      |
|             | B1.2     | 11/37,9                       | B2  | 19,0 |
|             | D1.2     | 1/3,4                         | D2  | 1,7  |
| 2)          | A1.2     | 6/10,2                        | A2  | 18,6 |
|             | A2.2     | 8/13,6                        |   |      |
|             | B1.2     | 12/20,3                       | B2  | 10,2 |
|             | E1.8     | 3/3,4                         | E8  | 1,7  |
| 3)          | A2.2     | 3/60                          | A2  | 60,0 |
|             | B1.2     | 1/20                          | B2  | 10,0 |
| 4)          | A2.2     | 3/25                          | A2  | 25,0 |
| 5)          | B1.2     | 5/35,7                        | B2  | 17,9 |
| 6)          | ST       | 0                             | ST  |      |
| 7)          | A1.2     | 3/100                         | A2  | 50,0 |
|             | D1.2     | 3/100                         | D2  | 50,0 |
|             | F1.2     | 3/100                         | F2  | 50,0 |
| 8)          | A2.2     | 1/50                          | A2  | 50,0 |
|             | B1.2     | 2/100                         | B2  | 50,0 |
| 9)          | A1.2     | 5/21,7                        | A2  | 33,0 |
|             | A2.2     | 5/21,7                        |   |      |
|             | B1.2     | 3/13,0                        | B2  | 6,5  |
| 10)         | A1.2     | 1/0,2                         | A2  | 30,0 |
|             | A2.2     | 1/0,2                         |   |      |
|             | B1.2     | 1/0,2                         | B2  | 10,0 |
| 11)         | B1.2     | 3/42,9                        | B2  | 21,4 |
| 12)         | A1.2     | 4/25                          | A2  | 12,5 |
|             | B1.2     | 6/37,5                        | B2  | 18,8 |

**Р. Припять у больницы**

Сбор также оказался небольшим. Большинство личинок (3 из 5) несли те же инверсии, что и личинки из других водоемов (табл. 1, 2).

**Р. Псел**

В этом сборе у 4 личинок кариотип характеризовался стандартной последовательностью дисков, а три личинки несли гетерозиготную инверсию *gla* B1.2 (табл. 2). Все N и оба BR характеризовались очень низкой активностью, N<sub>5</sub> в хромосоме II было практически не развито.

**Р. Припять (на дзуде дрейссены)**

В этом сборе в кариотипах большинство хромосом имели гетерохроматиновые, диски как у особей Рыжего леса, вследствие чего хромосомы выглядели значительно толще (табл. 1, 2). Наблюдалась функциональная активность трех дисков на уч. 19 в хромосоме I, уч. 12 и уч. 28-27 хромосомы II, у большинства дисков в хромосоме III. Этот сбор содержал 16 личинок: 6 из них имели стандартную последовательность дисков, и 10 несли гетерозиготные инверсии. В этом водоеме встретилось только два типа перестроек: *gla* A1.2 (2-10) (рис. 4а) и *gla* B1.2 (19-20) (рис. 4б; табл. 2). Появился новый пuffed в уч. 17 хромосомы I (13%). В уч. 9 хромосомы II

у 5 % особей N<sub>5</sub> не работало. Гомологи IV хромосомы в 75 % случаев не конъюгировали (рис. 4в-з). N<sub>1</sub> и N<sub>2</sub> были слабо активны и выглядели как пuffed средней величины. У 3,8 % особей N<sub>1</sub> не обнаруживалось совсем (рис. 4в, д, з) в отличие от N<sub>2</sub>. BR<sub>1</sub> почти не проявлялось (рис. 4в, д, е, з), работало только BR<sub>2</sub>. У 9 % особей IV хромосома дистально была собрана в гетерохроматиновый узел (рис. 4а, ж), свободными оставались проксимальные районы с N<sub>1</sub> и N<sub>2</sub>, либо средней активности (рис. 4а), либо одно N было слабоактивно, а другое — полностью депрессировано (рис. 4з).

**ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ**

Изучено 12 популяций *G. glaucus* из Ленинградской, Новгородской и Псковской обл., а также с Украины (зона аварии, Чернобыль). По сравнению с северо-западными популяциями в чернобыльских популяциях в плечах А, В, D, Е и F часто наблюдалось увеличение размеров отдельных дисков по сравнению со стандартным кариотипом. Это явление отмечалось в популяциях других видов при загрязнении водоемов тяжелыми металлами (Hagele, 1970; Кикнадзе и др., 1988) или лучами Рентгена (Keyl,

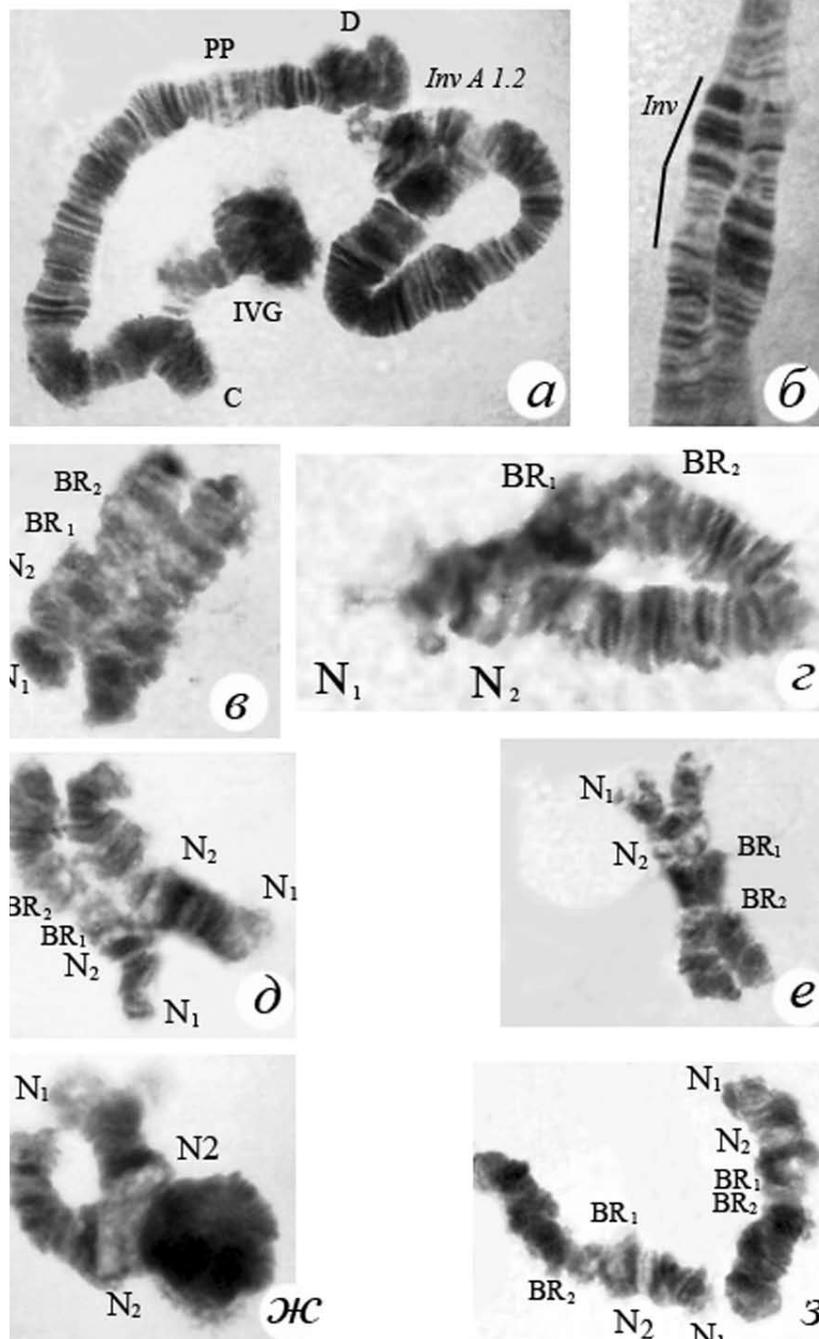


Рис. 4. Различные участки политенных хромосом *Glyptotendipes glaucus* из р. Припять, г. Чернобыль. а — хромосома I, III и IV; б — гетерозиготная инверсия *gla B2*; в, г, д, з — асинапсис хромосомы IV; е, ж — частичный асинапсис хромосомы IV

1958). Учитывая достаточно большой процент (приблизительно 65 %) этого явления, можно предположить, что оно связано с антропогенным воздействием на изученные популяции.

Северо-западные и чернобыльские популяции по структурным перестройкам подобны друг другу. Инверсии обнаружены в плечах А или В, только у 3 особей в оз. Глубокое найден новый для вида тип гетерозиготной инверсии в хромосоме III — *gla E1.8* и в Усть-Ижоре обна-

ружена последовательность *gla D2*, которая встречалась в водоеме Саратовской обл. (Белянина, Дурнова, 1998).

Однако между популяциями наблюдаются значительные отличия функционального характера. Появился новый пуфф, не обнаруженный в обычных нерадиоактивных популяциях. Крёгер (Kroeger, 1964) высказал предположение, что появление новых пуффов может рассматриваться как самый первый ответный сигнал организма на действие факторов внешней среды. Хорошо известно,

что в ответ на действие тепловым шоком у *Chironomus* возникают пуффы и активные белки (Baretino и др. 1988). Такие белки участвуют в образовании адаптивного механизма, который позволяет клеткам пережить неблагоприятные условия среды (Lindquist, 1986).

В популяции из Рыжего леса  $N_1$  и  $N_2$  депрессированы у 3,5% особей, но зато работают высокоактивные  $N_6$  и  $N_7$ . У особей из Чернобыля иногда депрессировано также  $N_5$ . У 3% личинок оно не работало совсем.

Гомологи хромосомы IV в чернобыльских популяциях в 75% случаев оказались не спаренными, N и BR характеризовались неполной активностью.  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $BR_1$  и  $BR_2$  либо были подавлены и выглядели как пуффы (рис. 4в–з), либо  $N_1$  было полностью депрессировано (рис. 4г, д), а  $N_2$ ,  $BR_1$  и  $BR_2$  функционировали частично. Либо  $N_1$  находилось в гетерозиготном состоянии: в одном гомологе полностью депрессировано, в другом — активно (рис. 4ж), либо  $N_2$  слегка подавлено, а BR вовлечены в гетерохроматиновый блок (рис. 4а, ж). И, наконец, вариант, когда вся хромосома представляет собой гетерохроматиновый блок, но свободен только участок с  $N_1$ , которое слабоактивно. В водоемах, не подвергшихся радиоактивному облучению, такого количества изменений в функционально активных участках не наблюдалось.

Таким образом, можно предполагать, что *G. glaucus* — вид с высоким адаптивным потенциалом. Если виды *C. plumosus* и *C. balatonicus*, подвергшиеся радиоактивному загрязнению, реагируют мощным взрывом структурных перестроек (Петрова, 1991, 1992; Петрова, Михайлова, 1994, Michailova, Petrova, 1994), то у *G. glaucus* наблюдается только высокая морфологическая изменчивость N, BR и PP, а также появление нового пуффа. Вид гибко приспосабливается к существованию в разнообразных условиях: при разной температуре, в водоемах различной трофности, в районах с различной радиационной обстановкой. Степень активности значимых локусов подчиняется определенным закономерностям и является важной и неотъемлемой частью формирования и поддержания генетической системы вида.

Работа выполнена при поддержке Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Генофонды и генетическое разнообразие» и «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем».

## Литература

1. Белянина С. И., Дурнова Н. А., 1998. Морфология и хромосомы фитофильного *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) из водоемов Саратовской области. 2. Кариотипический анализ // Зоол. ж. Т. 77. № 2, С. 243–251.
2. Калугина Н. С., 1963. Систематика и развитие комаров-звонцов *Glyptotendipes glaucus* Mg. и *G. gripekoveni* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Энтотомол. обозрение. Т. 42. Вып. 4, С. 889–908.
3. Кикнадзе И. И., Гундерина Л. И., Филиппова М. А., Серая Е. И., 1988. Хромосомный полиморфизм в лабораторных и природных популяциях *Chironomus thummi* Kieff. // Генетика. Т. 24. № 10, С. 1795–1805.
4. Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Гундерина Л. И. и др., 1996. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: Триба *Chironomini* / Под ред. А. Д. Груздева Новосибирск: Наука, 166 с.
5. Кикнадзе И. И., Шилова А. И., Керкис И. Е. и др., 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас. Новосибирск: Наука, 114 с.
6. Петрова Н. А., 1991. Хромосомные перестройки трех видов хирономид из зоны Чернобыля (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1991. Т. 25. № 5, С. 836–848.
7. Петрова Н. А., 1992. Хромосомные aberrации в природных популяциях хирономид из водоемов Чернобыля // Успехи энтомологии в СССР. Двукрылые: систематика, экология, медицинское и ветеринарное значение: СПб., С. 53–57.
8. Петрова Н. А., Михайлова П. В., 1996. Трехлетнее цитогенетическое исследование *Chironomus balatonicus* из зоны Чернобыля (1987–1989) // Матер. Российск. X симпозиума по хирономидам: Экология, эволюция, систематика хирономид: Тольятти, Борок: ИБВВ РАН и ИЭВБ РАН, С. 18–23.
9. Baretino P., Morcillo G., Diez J., 1988. Induction of the heat shock response by carbon dioxide in *Chironomus thummi* // Cell. Diff. Vol. 23, P. 27–36.
10. Hagele K., 1970. DNK-Replikationsmuster der Speicheldrüsen Chromosomen von Chironomiden // Chromosoma. Vol. 31, P. 91–138.
11. Keyl H. G., 1958. Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus thummi* II. Mitteilung. Strukturveränderungen an den Speicheldrüsenchromosomen nach Röntgenbestrahlung von Embryonen und Larven // Chromosoma. Bd. 9 (5), S. 441–483.
12. Keyl H. G., 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II — Chromosomen-umbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. Vol. 13. N4, P. 464–514.
13. Kroeger H., 1964. Zellphysiologische Mechanismen bei Regulation von Genaktivitation // Chromosoma. Vol. 15, P. 26–70.
14. Lindquist S., 1986. The heat shock response // Ann. Rev. Biochem. Vol. 55, P. 1151–1191.
15. Michailova P., 1979. Comparative karyological analysis of the species of the genus *Glyptotendipes* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Caryologia. Vol. 32, P. 23–44.
16. 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. Vol. 35, P. 43–56.

17. *Michailova P., Petrova N.*, 1994. Cytogenetics characteristics of *Chironomus balatonicus* Devai, Wulker, Sholl (Diptera, Chironomidae) from Chernobyl region // *Cytobios.* Vol. 79, P. 15–29.
18. *Wülker W. F.*, 1980. Basic pattern in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera) // *Z. zool. Syst. Evolut.* Bd. 18. H. 2, S. 112–123.

**CYTOGENETIC COMPARISON OF CHIRONOMID MIDGE GLYPTOTENDIPES GLAUCUS (MEIGEN, 1818) (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) POPULATIONS FROM NORTHWEST RUSSIA AND UKRAINE (CHERNOBYL ZONE)**

*Petrova N. A., Zhirov S. V.*

☼ **SUMMARY:** Functional characters of polytene chromosomes and chromosomal rearrangements in salivary glands of 177 larvae of *Glyptotendipes glaucus* (Diptera, Chironomidae) from reservoirs of Russia and Ukraine (Chernobyl) have been analysed. Similarity of the populations studied based on a pool of chromosomal reorganizations has been established. The general types of inversions in chromosomal arms A, B, D and E have been detected. Influence of radioactive pollution (Chernobyl) on functional changes of a nucleus, Balbiani rings, puffs, morphology of disks and interdisks is revealed.

☼ **KEY WORDS:** *Glyptotendipes glaucus*; polytene chromosomes; inversions; functional changes; reservoirs of Russia; Chernobyl.

☼ Информация об авторах

**Петрова Нинель Алексеевна** — в. н. с., д. б. н.  
Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН  
Отделение карисистематики, лаборатория систематики насекомых.  
Санкт-Петербург, Университетская наб. 1, 199034.  
E-mail: chironom@zin.ru

**Жиров Сергей Витальевич** — к. б. н.  
Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН  
Отделение карисистематики, лаборатория систематики насекомых.  
Санкт-Петербург, Университетская наб. 1, 199034.  
E-mail: chironom@zin.ru

**Petrova Ninel Alekseevna** — Leading Researcher, Doctor of Science.  
Institution of Russian Academy of Sciences Zoological Institute RAS,  
Department of Karyosystematics, Laboratory of Insect Taxonomy.  
Saint-Petersburg, Universitetskaya nab. 1, 199034.  
E-mail: chironom@zin.ru

**Zhirov Sergei Vital'evich** — Invitee Researcher, Doctor of Philosophy  
(Candidate of science).  
Institution of Russian Academy of Sciences Zoological Institute RAS,  
Department of Karyosystematics, Laboratory of Insect Taxonomy.  
Saint-Petersburg, Universitetskaya nab. 1, 199034.  
E-mail: chironom@zin.ru