

## ВЛИЯНИЕ СВИНЦА НА ПОЛИТЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ *CHIRONOMUS PLUMOSUS* L. И *GLYPTOTENDIPES GLAUCUS* MG. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

© Ю.В. Белоногова, Н.А. Дурнова, А.С. Шереметьева

ФГБОУ ВО «Саратовский ГМУ им. В.И. Разумовского» Минздрава России, Саратов

Для цитирования: Белоногова Ю.В., Дурнова Н.А., Шереметьева А.С. Влияние свинца на политенные хромосомы слюнных желез *Chironomus plumosus* L. и *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae) // Экологическая генетика. — 2019. — Т. 17. — № 2. — С. 55–62. <https://doi.org/10.17816/ecogen17255-62>.

Поступила: 20.04.2018

Одобрена: 10.01.2019

Принята: 17.06.2019

Представлены результаты экспериментальной работы по изучению влияния нитрата свинца различных концентраций при 12 ч экспозиции на структурно-функциональные характеристики политенных хромосом клеток слюнных желез двух видов хирономид: *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) и *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818). В качестве критерия функционального состояния политенных хромосом были использованы количественные показатели относительных размеров посточно генетически активных районов — ядрышкового организатора и кольца Бальбиани (коэффициенты NOR и BRR соответственно). Впервые получены уравнения зависимости изменения коэффициента функциональной активности ядрышкового организатора от концентрации ионов свинца в среде  $NOR = 5,187 - 0,01 \ln C$  для *C. plumosus* и  $NOR = 2,11 - 0,03 \ln C$  для *G. glaucus* и коэффициента функциональной активности кольца Бальбиани:  $BRR = 1,504 - 0,04 \ln C$  для *C. plumosus* и  $BRR = 2,018 + 0,03 \ln C$  для *G. glaucus*. Полученные зависимости позволили провести сравнительный анализ морфологических показателей, отражающих интенсивность транскрипции генов политенных хромосом в присутствии ионов свинца. С увеличением концентрации ионов свинца в среде активность ядрышкового организатора и кольца Бальбиани политенных хромосом *C. plumosus* снижалась. При тех же условиях активность ядрышкового организатора политенных хромосом *G. glaucus* снижалась, а кольца Бальбиани повышалась. С увеличением концентрации свинца значения NOR снижались у *C. plumosus* и *G. glaucus*, что предполагает снижение интенсивности процессов биосинтеза белка. Значения BRR уменьшались у *C. plumosus* и увеличивались у *G. glaucus*. Различия в реакции геномов двух видов указывают на существование у них различных механизмов адаптации к повышенным концентрациям свинца.

**Ключевые слова:** хирономиды; политенные хромосомы; ядрышкового организатора; кольцо Бальбиани; тяжелые металлы; нитрат свинца.

## EFFECT OF LEAD ON POLYTENIC CHROMOSOMES FROM SALIVARY GLANDS OF *CHIRONOMUS PLUMOSUS* L. AND *GLYPTOTENDIPES GLAUCUS* MG. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

© Yu.V. Belonogova, N.A. Durnova, A.S. Sheremetyeva

Saratov State Medical University named after Razumovsky, Saratov, Russia

For citation: Belonogova YV, Durnova NA, Sheremetyeva AS.

Effect of lead on polytenic chromosomes from salivary glands of *Chironomus Plumosus* L. and *Glyptotendipes Glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae).

*Ecological genetics*. 2019;17(2):55-62. <https://doi.org/10.17816/ecogen17255-62>.

Received: 20.04.2018

Revised: 10.01.2019

Accepted: 17.06.2019

**Background.** Experimental conditions allow to determine the structural and functional changes of polytene chromosomes under the influence of free ions of an individual metal. **Materials and methods.** *C. plumosus* (L.) and *G. glaucus* (Mg) larvae were placed in solutions of lead nitrate: 0.01, 0.02, 0.1 and 0.5 mg/l. Exposure — 12 h. Analysis of preparations of polytene chromosomes was carried out using the Carl Zeiss PrimoStar microscope. The functional activity factor of the nucleolus organizer (NOR), the coefficient of genetic activity of the Balbiani ring (BRR) was calculated. **Results.** Equations of the dependence of the change in the coefficients:  $NOR = 5,187 - 0,01 \ln C$  for *C. plumosus* and  $NOR = 2,11 - 0,03 \ln C$  for *G. glaucus*;  $BRR = 1,504 - 0,04 \ln C$  for *C. plumosus* and  $BRR = 2,018 + 0,03 \ln C$  for *G. glaucus*. **Conclusion.** With an increase in the concentration of lead in both *C. plumosus* and *G. glaucus* decreases NOR, which implies a decrease in the intensity of protein biosynthesis processes. BRR decreases in *C. plumosus* and increases in *G. glaucus*. The different genome reactions of the two species indicate the existence of different mechanisms of adaptation to lead ions

**Keywords:** chironomids; polytene chromosome; nucleolus organizer; Balbiani ring; heavy metals; lead nitrate.

**ВВЕДЕНИЕ**

Соединения тяжелых металлов поступают в пресноводные экосистемы в составе промышленных стоков и аэрозольных выбросов, проявляя свойства токсикантов и экотоксикантов в относительно низких концентрациях [1–3]. Кроме влияния на экологические характеристики популяций гидробионтов, морфологические и физиолого-биохимические показатели отдельных организмов, тяжелые металлы могут вызывать структурно-функциональные изменения генетического материала [4–7]. В этом отношении уникальным объектом изучения и оценки влияния тяжелых металлов на наследственный материал являются личинки хирономид (*Diptera*, *Chironomidae*). Они обладают широким ареалом, доминируют по численности в составе водных беспозвоночных, способны к биоаккумуляции ксенобиотиков, поэтому в экологических и токсикологических тестах биомониторинга пресноводных экосистем им отводится значительная роль [8]. Наличие политенных хромосом в интерфазных клетках слюнных желез личинок позволяет проводить цитогенетический анализ, невозможный у других видов беспозвоночных гидробионтов. С помощью крупных политенных хромосом с четким видоспецифичным рисунком дисков удается идентифицировать каждую из них в кариотипе, выявлять естественную и индуцированную изменчивость генома особи и популяции в целом [9, 10].

Основными критериями оценки структурно-функциональной изменчивости политенных хромосом служат повышение частоты хромосомных перестроек, изменение размеров ядрышкового организатора, колец Бальбиани, пухов, появление пухов *de novo*. Так, при загрязнении водоемов тяжелыми металлами у личинок *Chironomus riparius* повышается частота структурных перестроек политенных хромосом (гетерозиготные пара- и перичентрические инверсии, делеции, дефишенсы, гетерозиготность по дискам, включая центромерные, увеличение толщины некоторых интеркалярных дисков, асинапсис гомологов), а также отмечено появление соматических мозаиков по пара- и перичентрическим инверсиям [11]. В качестве цитогенетического маркера загрязнения водоемов тяжелыми металлами предлагается рассматривать появление «помпоноподобной» хромосомы IV (G) [12]. При изучении влияния ацетата свинца на политенные хромосомы *Glyptotendipes barbipes* выявлены различные структурные и функциональные отклонения — в I хромосоме обнаружены перичентрические гетерозиготные инверсии и асинапсис гомологов, во II хромосоме — недорепликация центромерного района и эктопическая конъюгация в центромерном районе [13]. Для хромосом *Chironomus bernensis* установлено, что только ядрышкового организатора ( $NOR_2$ ) в плече E реагирует на загрязнение тяжелыми металлами, изменений в  $NOR_1$  и  $BR_s$  не происходит [14].

Однако определить специфичность влияния на структурно-функциональные характеристики генетического материала отдельного металла в комплексе загрязняющих веществ, попадающих в водоемы, практически невозможно. Не выявлено также однозначной зависимости между общей концентрацией металла в поверхностных водах и ответной реакцией генома, — показатели могут варьировать из-за полового и возрастного состава популяции. Кроме того, в пресноводных экосистемах металлы, подвергаясь химической и биохимической трансформации, постоянно перераспределяются между компонентами экосистемы: водная среда — донные отложения — гидробионты. Процессы идут с разной интенсивностью и зависят от гидрохимических свойств водной среды, динамики накопления в донных отложениях, процессов биоаккумуляции и миграции по пищевым цепям. Эти факторы обуславливают одновременное сосуществование в пресноводных экосистемах различных форм металла [15–18]. Например, в пресноводных экосистемах свинец чаще встречается в виде фульватных и гидроксокомплексов или в адсорбированном виде на поверхности донных отложений и частицах взвеси [19]. Эти соединения проявляют разную химическую активность и биодоступность, что также осложняет оценку токсичности металла. Избежать подобных препятствий позволяют условия эксперимента, при которых возможно оценить влияние свободных ионов отдельного металла заданной концентрации и экспозиции. Такие исследования необходимы для определения возможных закономерностей ответной реакции генетического аппарата на присутствие в среде соединений металла.

Для экспериментальной работы в качестве токсиканта был выбран хорошо растворимый нитрат свинца, что обусловило присутствие в растворе свободных ионов металла, а в качестве модельного объекта — личинки хирономид *Chironomus plumosus* и *Glyptotendipes glaucus*. Оба вида имеют широкий ареал, при этом для каждого характерны свои экологические особенности: личинки *C. plumosus* входят в состав бентосной фауны, а личинки *G. glaucus* относятся к фитофильным видам [20, 21]. Сравнительный анализ реакции активных районов политенных хромосом на присутствие в среде тяжелых металлов для этих видов ранее проведен не был.

*Цель настоящей работы* заключалась в определении математической зависимости изменения коэффициентов функциональной активности ядрышкового организатора NOR и кольца Бальбиани BRR политенных хромосом *C. plumosus* и *G. glaucus* от концентрации ионов свинца в экспериментальной среде, сравнении видоспецифической структурно-функциональной изменчивости политенных хромосом в заданных условиях эксперимента.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальную выборку составили личинки хирономид летней генерации IV возраста *Chironomus plumosus* ( $2n = 8$ ) и *Glyptotendipes glaucus* ( $2n = 8$ ), собранные из популяций оз. Сазанка, расположенного в черте г. Энгельса Саратовского района ( $51^{\circ}29'14''$  с. ш.,  $46^{\circ}04'52''$  в. д.). *C. plumosus* обычно заселяют илистое дно водоемов, поэтому для сбора использовали дночерпатель ДАК-250 с площадью захвата  $1/40$  м<sup>2</sup>. Личинки *G. glaucus*, заселяющие большую часть года прибрежно-водную растительность и любые погруженные субстраты, собраны с погруженных в воду стеблей тростника обыкновенного. Преимущество *G. glaucus* как тест-объекта для токсикологических исследований обоснованы ранее: например, личинки этого вида (в отличие от *C. plumosus*) доступны для массового сбора практически круглогодично [22]. Видовую идентификацию личинок проводили по кариотипу с использованием цитофотокарт хирономид [23]. С целью акклимации личинок выдерживали в лабораторных условиях в течение суток в дехлорированной воде при температуре  $21 \pm 2$  °C.

Согласно нормативам предельно допустимых концентраций (ПДК) вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения (Приказ Минсельхоза России от 13.12.16 № 552) ПДК свинца составляет 0,01 мг/л. Рабочие растворы готовили непосредственно перед началом эксперимента разведением стандартного 1М раствора нитрата свинца до концентраций 0,01, 0,02, 0,1 и 0,5 мг/л. Набор экспериментальных растворов с возрастающей концентрацией токсиканта соотносится со значениями норматива как 1 ПДК, 2 ПДК, 10 ПДК и 50 ПДК и призван отразить различную степень влияния на структурно-функциональные показатели политенных хромосом опытных личинок. Выбранная экспозиция составила 12 ч, так как ранее нами было показано, что ткани личинок наиболее активно аккумулируют ионы свинца именно при 12-часовой экспозиции [24]. Эксперимент проводили без смены среды, не менее чем в трех повторностях, при равночисленных объемах опытных и контрольной групп — по 6–10 особей. У каждой особи исследовали хромосомы 10 клеток слюнных желез. По окончании эксперимента личинок высушивали в течение минуты на фильтровальной бумаге и фиксировали в смеси этанол/уксусная кислота в соотношении 3:1. Препараты из клеток слюнных желез личинок изготавливали по ацетоорсеиновой методике, которая позволяет одновременно фиксировать и окрашивать хромосомы [25]. Микропрепараты анализировали с использованием микроскопа Carl Zeiss Primo Star и видеоокуляра CMOS3,1 МП при увеличении  $15 \times 40$ . Морфометрический анализ проводили при помощи окуляр-микрометра.

В качестве критерия функционального состояния политенных хромосом были использованы количест-



Рис. 1. Измеряемые участки хромосомы IV (G): 1 — *C. plumosus*; 2 — *G. glaucus*

венные показатели относительных размеров постоянно генетически активных районов ядрышкового организатора и кольца Бальбиани — коэффициенты NOR и BRR соответственно. Показано, что коэффициенты являются эффективными морфологическими показателями, отражающими интенсивность транскрипции генов политенных хромосом [26, 29]. Независимость коэффициентов от абсолютных размеров хромосом позволила провести сравнительный анализ функциональной активности генома двух видов хирономид в контроле и при влиянии различных концентраций токсиканта. Коэффициенты определяли посредством следующих вычислений: NOR — отношение максимального диаметра ядрышка N к ширине интактного района 6-й хромосомы IV (G), BRR — отношение максимального диаметра кольца Бальбиани BR к ширине интактного района 6-й хромосомы IV (G) (рис. 1).

Статистический и графический анализ результатов проводили в среде специализированных программных пакетов Excel, LaTeX, Statgraphics. Применяли процедуры регрессионного анализа и приближения экспериментальных данных [27, 28]. Для характеристики выборок использовали среднее арифметическое и стандартное отклонение. Статистическую значимость различий между значениями контрольной выборки и выборок при влиянии разных концентраций токсиканта оценивали при помощи однофакторного дисперсионного анализа ( $t$ -критерий Стьюдента). Различия считали достоверными при  $p < 0,05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Значения коэффициентов NOR для политенных хромосом *C. plumosus* и *G. glaucus* представлены в табл. 1. После 12 ч экспозиции *C. plumosus* в экс-

Таблица 1

Коэффициенты функциональной активности ядрышкового организатора (NOR) для *C. plumosus* и *G. glaucus*

Концентрация токсиканта, мг/л	Значения NOR $M \pm m, p$	
	<i>C. plumosus</i>	<i>G. glaucus</i>
Контроль	$3,45 \pm 0,13$	$2,24 \pm 0,07$
0,01	$5,16 \pm 0,14, <0,001$	$2,48 \pm 0,11, <0,05$
0,02	$4,94 \pm 0,22, <0,001$	$2,03 \pm 0,11, >0,05$
0,1	$5,14 \pm 0,10, <0,001$	$2,04 \pm 0,07, <0,01$
0,5	$5,05 \pm 0,09, <0,001$	$2,07 \pm 0,10, >0,05$

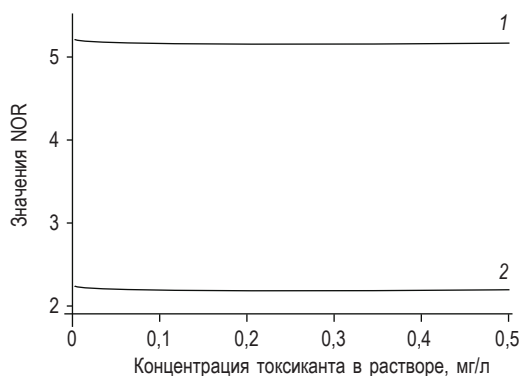


Рис. 2. Зависимость коэффициента активности ядрышкового организатора (NOR) от концентрации ионов свинца, экспозиция 12 ч: 1 — *C. plumosus*, 2 — *G. glaucus*

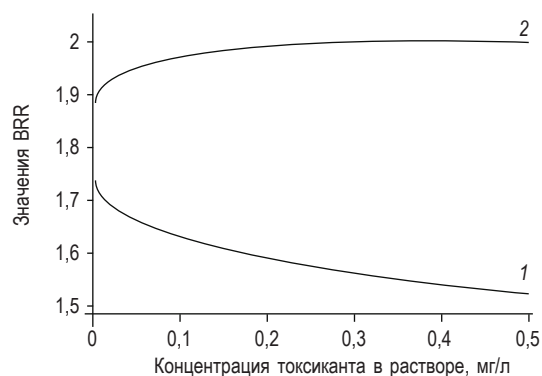


Рис. 3. Зависимость коэффициента активности кольца Бальбиани (BRR) от концентрации ионов свинца, экспозиция 12 ч: 1 — *C. plumosus*, 2 — *G. glaucus*

Таблица 2

**Значения коэффициента генетической активности кольца Бальбиани (BRR) для *C. plumosus* и *G. glaucus***

Концентрация токсиканта, мг/л	Значения BRR $M \pm m, p$	
	<i>C. plumosus</i>	<i>G. glaucus</i>
Контроль	$1,52 \pm 0,03$	$1,69 \pm 0,09$
0,01	$1,80 \pm 0,05, < 0,001$	$1,85 \pm 0,07, < 0,001$
0,02	$1,50 \pm 0,03, < 0,001$	$2,03 \pm 0,07, < 0,01$
0,1	$1,67 \pm 0,03, < 0,001$	$1,80 \pm 0,08, < 0,001$
0,5	$1,51 \pm 0,02, < 0,001$	$1,98 \pm 0,10, < 0,01$

периментальных растворах при концентрациях 0,01, 0,02, 0,1 и 0,5 мг/л значения NOR достоверно отличались от контрольных ( $p < 0,001$ ). При тех же условиях эксперимента значения NOR *G. glaucus* достоверно отличались от контрольных при влиянии концентраций токсиканта 0,01 мг/л ( $p < 0,05$ ) и 0,1 мг/л ( $p < 0,01$ ).

Показатели NOR двух видов личинок хирономид при наличии токсиканта в среде превышали контрольные значения. Однако при увеличении концентрации свинца в экспериментальных растворах от 0,01 до 0,5 мг/л значения NOR закономерно снижались, но незначительно. Тем не менее зависимость NOR от концентрации свинца в растворе может быть описана уравнениями логарифмической кривой:

$$\text{NOR} = 5,187 - 0,01 \ln C \text{ для } C. \text{ plumosus},$$

$$\text{NOR} = 2,11 - 0,03 \ln C \text{ для } G. \text{ glaucus},$$

где  $C$  — концентрация ионов свинца в среде, мг/л; NOR — значения коэффициента функциональной активности ядрышкового организатора.

В приведенных уравнениях коэффициенты при аргументе  $-0,01$  и  $-0,03$  свидетельствуют о тенденции к снижению значений NOR с возрастанием концентрации токсиканта в экспериментальном растворе. Относительные размеры ядрышкового организатора политенных хромосом *C. plumosus* и *G. glaucus* уменьшаются,

что свидетельствует об однотипной реакции генома двух видов на присутствие токсиканта в среде (рис. 2).

Значения коэффициента BRR политенных хромосом *C. plumosus* и *G. glaucus* представлены в табл. 2. В экспериментальных растворах при концентрациях 0,01, 0,02, 0,1 и 0,5 мг/л значения BRR политенных хромосом двух видов достоверно отличались от контрольных для *C. plumosus* ( $p < 0,001$ ) и для *G. glaucus* ( $p < 0,001, p < 0,01$ ).

Динамику изменений показателей BRR описывают уравнения зависимости коэффициента функциональной активности кольца Бальбиани от концентрации ионов свинца в экспериментальных растворах. Они имеют вид:

$$\text{BRR} = 1,504 - 0,04 \ln C \text{ для } C. \text{ Plumosus},$$

$$\text{BRR} = 2,018 + 0,03 \ln C \text{ для } G. \text{ glaucus},$$

где  $C$  — концентрация ионов свинца в среде, мг/л; BRR — значения коэффициента функциональной активности кольца Бальбиани.

В приведенных уравнениях коэффициенты при аргументе имеют разный знак:  $-0,04$  и  $+0,03$  соответственно, что отражает разнонаправленную динамику изменения относительных размеров кольца Бальбиани у двух видов хирономид. С возрастанием концентрации ионов свинца происходит уменьшение значений BRR политенных хромосом *C. plumosus* и увеличение этого параметра в политенных хромосомах *G. glaucus* (рис. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Обзор опубликованных результатов экспериментальных работ по влиянию различных факторов на структурно-функциональную изменчивость политенных хромосом хирономид свидетельствует о широком спектре выявляемых цитогенетических эффектов.

Отмечают, например, увеличение активности и депрессию имеющих в кариотипе пуфов, появление пуфов *de novo*, конденсацию-деконденсацию хромосом, изменение структуры дисков, активацию предтеломерных районов, возникновение хромосомных aberrаций. Постоянно транскрипционно активные районы политенных хромосом — ядрышковый организатор и кольца Бальбиани — считаются наиболее чувствительными к факторам среды локусами политенных хромосом [29]. Морфометрические параметры этих районов изменяются из-за конденсации-деконденсации хроматина, что рассматривают как показатель функциональной активности генома клетки [30, 31].

Известно, что ядрышковый организатор содержит копии генов рРНК, в этом же районе образуются субъединицы рибосом. На этом основании ядрышковый организатор рассматривают как показатель «общих функций» генома [30, 31]. Нами выявлено, что при 12-часовой экспозиции возрастание концентрации ионов свинца в среде от 0,01 до 0,5 мг/л незначительно, но закономерно снижает транскрипционную активность генов ядрышкового организатора политенных хромосом *C. plumosus* и *G. glaucus*, вследствие чего можно предполагать снижение интенсивности процессов биосинтеза белков общего назначения в клетках слюнных желез.

Кольцо Бальбиани, как тканеспецифический пуф, содержит постоянно экспрессируемые гены, кодирующие уникальные белки секрета слюнных желез хирономид [25]. Изучение влияния свинца на показатель функциональной активности этого района политенных хромосом двух видов хирономид позволило обнаружить определенные различия в их ответных реакциях. При 12-часовой экспозиции увеличение концентрации ионов свинца в среде, видимо, подавляет транскрипционную активность тканеспецифических генов кольца Бальбиани политенных хромосом *C. plumosus* и стимулирует у *G. glaucus*.

Ткани личинок *C. plumosus* наиболее активно аккумулируют ионы свинца именно при 12-часовой экспозиции [24]. В связи с этим могут быть объяснимы полученные уравнения зависимости, отражающие согласованное и одновременное снижение активности и ядрышкового организатора и кольца Бальбиани у *C. plumosus*. Возможно, что обнаруженная тенденция сохранится с увеличением экспозиции, что покажут дальнейшие исследования. Геном *G. glaucus* реагирует на изменение концентрации ионов свинца в среде при той же экспозиции неоднозначно: на фоне

снижения активности ядрышкового организатора экспрессия генов кольца Бальбиани возрастает. Подобное сочетание показателей структурно-функциональной изменчивости политенных хромосом наблюдали в эксперименте при воздействии водного раствора фенола у двух видов личинок хирономид *Camptochironomus tentans* и *Prodiamesa olivacea* [32]. Различный геномный ответ личинок хирономид изученных нами видов (*C. plumosus* и *G. glaucus*), вероятно, свидетельствует о наличии у них различных адаптационных механизмов к повышению концентрации ионов свинца в среде. У эврибионтного *G. glaucus* они, возможно, основаны на активации продукции секреторного материала (тканеспецифических белков) под контролем генов кольца Бальбиани. Активность этих генов в клетках слюнных желез контролирует несколько регуляторных систем, один из них — автономный, функционирует по принципу обратной связи в зависимости от степени наполнения протоков слюнных желез секретом [25]. Возрастание концентрации ионов свинца в среде, возможно, стимулирует освобождение протоков слюнных желез и, как следствие, активирует работу генов кольца Бальбиани. Личинки хирономид *C. plumosus*, по всей видимости, таким механизмом не обладают, либо он подавляется при увеличении концентрации ионов свинца в среде.

Адаптивные реакции организма, обеспечивающие гомеостаз и выживание, базируются на изменении экспрессии генов. Полученные данные свидетельствуют о наличии у хирономид разных стратегий поддержания гомеостаза, основанных на изменении экспрессии генов, что в итоге обеспечивает их адаптацию и выживание в загрязненных водоемах. Установленные видоспецифические особенности изменения показателей структурно-функциональной лабильности ядрышкового организатора и кольца Бальбиани в зависимости от концентрации ионов свинца в среде определяют адаптивные возможности организма в целом, что, в свою очередь, определяет конкурентоспособность изученных видов. Присутствие в среде ионов свинца подавляет функциональную активность генома *C. plumosus*; реакция генома *G. glaucus* неоднозначна, что позволяет говорить о более высокой экологической пластичности последнего. В результате экспериментальных исследований получены математические зависимости, описывающие изменчивость на уровне генома клетки в динамике, что может быть учтено при построении моделей системы генетического гомеостаза популяций личинок хирономид. Увеличение экспозиции в эксперименте, возможно, позволит более детально исследовать механизмы адаптации отдельных организмов и популяции в целом и, следовательно, биологические последствия загрязнения водоемов соединениями свинца. Экспериментальные исследования ответной реакции генома хирономид на присутствие в среде тяжелых металлов являются актуальными и перспективными в решении

общей проблемы биологических аспектов охраны окружающей среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Майстренко В.Н., Хамитов Р.З., Будников Г.К. Экологический мониторинг суперэкоотоксикантов. — М.: Химия, 1996. — 320 с. [Maystrenko VN, Khamitov RZ, Budnikov GK. Ekologicheskii monitoring superrekotoksikantov. Moscow: Khimiya; 1996. 320 p. (In Russ.)]
2. Пурмаль А.И. Антропогенная токсикация планеты. Часть 1 // Соросовский образовательный журнал. — 1998. — Т. 4. — № 9. — С. 39–45. [Purmal' AI. Antropogennaya toksikatsiya planety. Chast' 1. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*. 1998;4(9): 39-45. (In Russ.)]
3. Будников Г.К. Тяжелые металлы в экологическом мониторинге водных экосистем // Соросовский образовательный журнал. — 1998. — Т. 4. — № 5. — С. 23–29. [Budnikov GK. Tyazhelye metally v ekologicheskom monitoringe vodnykh ekosistem. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*. 1998;4(5):23-29. (In Russ.)]
4. Голованова И.Л. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных // Биология внутренних вод. — 2008. — № 1. — С. 99–108. [Golovanova IL. Effects of heavy metals on the physiological and biochemical status of fishes and aquatic invertebrates. *Biologiya vnutrennikh vod*. 2008;(1):99-108. (In Russ.)]
5. Маляревская А.Я., Карасина Ф.М. Влияние азотнокислого свинца на физиолого-биохимические показатели некоторых водных беспозвоночных // Гидробиологический журнал. — 1987. — Т. 23. — № 1. — С. 79–83. [Malyarevskaya AY, Karasina FM. Vliyanie azotnokislogo svintsa na fiziologo-biokhimiicheskie pokazateli nekotorykh vodnykh bespozvonochnykh. *Hydrobiological journal*. 1987;23(1):79-83. (In Russ.)]
6. Комаровский Ф.Я., Полищук А.Р. Ртуть и другие тяжелые металлы в одной среде: миграция, накопление, токсичность для гидробионтов // Гидробиологический журнал. — 1981. — Т. 17. — № 5. — С. 71–83. [Komarovskiy FY, Polishchuk AR. Rtut' i drugie tyazhelye metally v odnoy srede: migratsiya, nakoplenie, toksichnost' dlya gidrobiontov. *Hydrobiological journal*. 1981;17(5):71-83. (In Russ.)]
7. Петрова Н.А. Реорганизация политенных хромосом личинок хирономид (Diptera, Chironomidae) и их реакция на мутагенное загрязнение окружающей среды (Чернобыльская катастрофа). — СПб.: ЗИН РАН, 2013. — 98 с. [Petrova NA. Reorganizatsiya politennykh khromosom lichinok khironomid (Diptera, Chironomidae) i ikh reaktsiya na mutagennoe zagryaznenie okruzhayushchey sredy (Chernobyl'skaya katastrofa). Saint Petersburg: ZIN RAN; 2013. 98 p. (In Russ.)]
8. Зинченко Т.Д. Биоиндикационная роль хирономид (Diptera, Chironomidae) в водных экосистемах: проблемы и перспективы // Успехи современной биологии. — 2009. — Т. 129. — № 3. — С. 257–270. [Zinchenko TD. Bioindikatsionnaya rol' khironomid (Diptera, Chironomidae) v vodnykh ekosistemakh: problemy i perspektivy. *Usp Sovrem Biol*. 2009;129(3):257-270. (In Russ.)]
9. Белянина С.И., Сигарева Л.Е. Хирономиды как модельная группа для изучения влияния антропогенных факторов среды на состояние наследственного аппарата гидробионтов // Сборник тезисов V Всеобщего съезда Гидробиологического общества; Тольятти, 15–19 сентября 1986 г. — Куйбышев, 1986. — С. 175–176. [Belyanina SI, Sigareva LE. Khironomidy kak model'naya grupa dlya izucheniya vliyaniya antropogennykh faktorov sredy na sostoyanie nasledstvennogo apparata gidrobiontov. In: Proceedings of the 5<sup>th</sup> All-Union Congress of Hydrobiological society; Tol'yatti, 15-19 Sep 1986. Kuybyshev; 1986. P. 175-176. (In Russ.)]
10. Белянина С.И., Полуконова Н.В., Белоногова Ю.В., и др. Реакция генома эукариот на воздействие факторов среды на примере хирономид (Diptera: Chironomidae) // Сборник тезисов международной научно-практической экологической конференции «Современные проблемы популяционной экологии»; Белгород, 2–5 октября 2006 г. — Белгород: Политекра, 2006. — С. 21–22. [Belyanina SI, Polukonova NV, Belonogova YV, et al. Reaktsiya genoma eukariot na vozdeystvie faktorov sredy na primere khironomid (Diptera: Chironomidae). In: Proceedings of the International Scientific and Practical Ecological Conference "Sovremennye problemy populyatsionnoy ekologii"; Belgorod, 2-5 Oct 2006. Belgorod: Politekra; 2006. P. 21-22. (In Russ.)]
11. Петрова Н.А., Михайлова П.В., Селла Г., и др. Структурно-функциональные изменения политенных хромосом *Chironomus riparius* из водоемов Италии, загрязненных тяжелыми металлами // Сибирский экологический журнал. — 2000. — Т. 7. — № 4. — С. 511–521. [Petrova NA, Mikhaylova PV, Sella G, et al. Strukturno-funktsional'nye izmeneniya politennykh khromosom *Chironomus riparius* iz vodoemov Italii, zagryaznennykh tyazhelymi metallami. *Siberian Ecology Journal*. 2000;7(4):511-521. (In Russ.)]
12. Michailova P, Petrova N, Sella G, et al. Structural-functional rearrangements in chromosome G in *Chironomus riparius* (Diptera, Chironomidae) collected from a heavy metal-polluted area near Turin, Italy. *Environ Pollut*. 1998;103(1):127-134. [https://doi.org/10.1016/s0269-7491\(98\)00085-2](https://doi.org/10.1016/s0269-7491(98)00085-2).
13. Michailova P, Belcheva R. Different effects of lead on external morphology and polytenechromosomes of *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) (Diptera, Chiron-

- omidae). *Mutat Res.* 1989;216(5):308. [https://doi.org/10.1016/0165-1161\(89\)90147-7](https://doi.org/10.1016/0165-1161(89)90147-7).
14. Petrova N, Michailova P. Cytogenetic characteristics of *Chironomus bernensis* Klotzli (Diptera, Chironomidae) from a heavy metal polluted station in Northern Italy. *Annales Zoologici (Warsaw)*. 2002;52(2):227-233.
15. Мур Дж.В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. — М.: Мир, 1987. — 286 с. [Mur JV, Ramamurti S. Tyazhelye metally v prirodnykh vodakh. Moscow: Mir; 1987. 286 p. (In Russ.)]
16. Перельман А.И. Геохимия природных вод. — М.: Наука, 1982. — 154 с. [Perel'man AI. Geokhimiya prirodnykh vod. Moscow: Nauka; 1982. 154 p. (In Russ.)]
17. Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг металлов в пресноводных экосистемах. — Л.: Гидрометиздат, 1991. — 311 с. [Nikanorov AM, Zhulidov AV, Pokarzhhevskiy AD. Biomonitoring metallov v presnovodnykh ekosistemakh. — Leningrad: Gidrometizdat; 1991. 311 p. (In Russ.)]
18. Воробьев Д.В., Андрианов В.А., Осипов Б.Е. Биогенная миграция металлов в грунтах, воде и растениях Нижней Волги // Сборник статей / Под ред. В.П. Пилипенко, А.В. Федотова. — Астрахань: Астраханский издательский дом АГУ, 2006. — С. 16–22. [Vorob'ev DV, Andrianov VA, Osipov BE. Biogennaya migratsiya metallov v gruntakh, vode i rasteniyakh Nizhney Volgi. In: Sbornik statey. Ed. by VP Pilipenko, AV Fedotov. Astrakhan': Astrakhanskiy izdatel'skiy dom AGU; 2006. P. 16-22 (In Russ.)]
19. Гурджия Ж.Г. Формы миграции свинца в природных водах и их определение: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. — Волгоград, 1990. [Gurdzhiya ZG. Formy migratsii svintsa v prirodnykh vodakh i ikh opredelenie. [dissertation] Volgograd; 1990. (In Russ.)]
20. Белянина С.И. Кариотипический анализ хирономид фауны СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1983. [Belyanina SI. Kariotipicheskiy analiz khironomid fauny SSSR. [dissertation] Moscow; 1983. (In Russ.)]
21. Дурнова Н.А. Хирономиды перифитона водоемов Саратовской области: экологические особенности. Морфология, цитогенетика (Diptera, Chironomidae, Chironomini): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 2010. [Durnova NA. Khironomidy perifitona vodoemov Saratovskoy oblasti: ekologicheskie osobennosti. Morfologiya, tsitogenetika (Diptera, Chironomidae, Chironomini). [dissertation] Saint Petersburg; 2010. (In Russ.)]
22. Дурнова Н.А., Климова Ю.В., Воронин М.Ю. Политенные хромосомы *G. glaucus* как тест-объект для изучения токсического воздействия ионов свинца // Токсикологический вестник. — 2017. — № 2. — С. 35–39. [Durnova NA, Klimova YV, Voronin MY. Polytene chromosomes of *Glyptotendipes glaucus* Mg. (Diptera, Chironomidae) as test — object to study toxic effects of lead ions. *Toxicological review*. 2017;(2):35-39. (In Russ.)]
23. Кикнадзе И.И. Функциональная организация хромосом. — Л.: Наука, 1972. — 211 с. [Kiknadze II. Funktsional'naya organizatsiya khromosom. Leningrad: Nauka; 1972. 211 p. (In Russ.)]
24. Белоногова Ю.В. Экологические последствия влияния тяжелых металлов на гидробионтов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Волгоград, 1999. — 23 с. [Belonogova YV. Ekologicheskie posledstviya vliyaniya tyazhelykh metallov na gidrobiontov. [dissertation] Volgograd; 1999. 23 p. (In Russ.)]
25. Кикнадзе И.И., Колесников Н.Н., Каракин Е.И., и др. Организация и экспрессия генов тканеспецифической функции у Diptera. — Новосибирск: Наука: Сибирское отделение, 1985. — 240 с. [Kiknadze II, Kolesnikov NN, Karakin EI, et al. Organizatsiya i ekspressiya genov tkanspetsificheskoy funktsii u Diptera. Novosibirsk: Nauka: Sibirskoe otdelenie; 1985. 240 p. (In Russ.)]
26. Stockert JC. The normalized Balbiani ring size as a quantitative parameter for the morphological analysis of transcription activity in polytene chromosomes. *Biol Zent Bl.* 1990;109(2):139-146.
27. Лакин Г.Ф. Биометрия. Учебное пособие для биологических специальностей вузов. — 4-е изд. — М.: Высшая школа, 1990. — 352 с. [Lakin GF. Biometriya. Uchebnoe posobie dlya biologicheskikh specialnostei vuzov. 4<sup>th</sup> ed. Moscow: Vysshaya shkola; 1990. 352 p. (In Russ.)]
28. Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере. — М.: Финансы и статистика, 1995. — 384 с. [Tyurin YN, Makarov AA. Analiz dannyh na kompyutere. Moscow: Finansy i statistika; 1995. 384 p. (In Russ.)]
29. Полуконова Н.В., Федорова И.А. Эколого-кариологическая оценка последствий действия экологических факторов на хирономид (Chironomidae, Diptera) // Поволжский экологический журнал. — 2006. — № 2–3. — С. 164–175. [Polukonova NV, Fedorova IA. Ecologo-karyological estimation of the effect of ecological factors on midges (Chironomidae, Diptera). *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*. 2006;(2-3):164-175. (In Russ.)]
30. Кикнадзе И.И. Функциональная организация хромосом. — Л.: Наука, 1972. — 211 с. [Kiknadze II. Funktsional'naya organizatsiya khromosom. Leningrad: Nauka; 1972. 211 p. (In Russ.)]
31. Дёмин 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. [Dyomin SY. Izmenchivost' stepeni kondensirovannosti politennykh hromosom v kletkah raznykh organov lichinok *Chironomus plumosus* iz prirody. [dissertation] Leningrad; 1989. 25 p. (In Russ.)]
32. Куберская Е.Ф., Бухтеева Н.М. Некоторые реакции личинок хирономид на воздействие фенола различных концентраций // Пато- и саногенети-

ческие реакции на различных уровнях организма. — Иркутск: Из-во Иркутского университета, 1975. — С. 41–43. [Kuberskaya EF, Bukhteeva NM. Nekotorye reaktsii lichinok khironomid na vozdeystvie

fenola razlichnykh kontsentratsiy. In: Pato- i sanogeneticheskie reaktsii na razlichnykh urovnyakh organizma. Irkutsk: Izdatel'stvo Irkutskogo universiteta; 1975. P. 41-43. (In Russ.)]

✿ Информация об авторах

**Юлия Владимировна Белоногова** — канд. биол. наук, старший преподаватель, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники. ФГБОУ ВО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского» Минздрава России, Саратов. SPIN: 3658-8797. E-mail: belonogova.u@gmail.com.

**Наталья Анатольевна Дурнова** — д-р биол. наук, доцент, заведующая кафедрой, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники. ФГБОУ ВО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского» Минздрава России, Саратов. SPIN: 3348-2957. E-mail: ndurnova@mail.ru.

**Анна Сергеевна Шереметьева** — ассистент, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники. ФГБОУ ВО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского» Минздрава России, Саратов. SPIN: 3755-4410. E-mail: anna-sheremetyewa@yandex.ru.

✿ Information about the authors

**Yulia V. Belonogova** — Candidate of Biology, Senior Lecturer, Department of General Biology, Pharmacognosy and Botany. Saratov State Medical University named after V.I. Razumovskiy, Saratov, Russia. SPIN: 3658-8797. E-mail: belonogova.u@gmail.com.

**Natalia A. Durnova** — Doctor of Biology, Associate Professor, Head of Department, Department of General Biology, Pharmacognosy and Botany. Saratov State Medical University named after V.I. Razumovskiy, Saratov, Russia. SPIN: 3348-2957. E-mail: ndurnova@mail.ru.

**Anna S. Sheremetyeva** — Assistant, Department of General Biology, Pharmacognosy and Botany. Saratov State Medical University named after V.I. Razumovskiy, Saratov, Russia. SPIN: 3755-4410. E-mail: anna-sheremetyewa@yandex.ru.