

УДК 595.771:575.224.23/.234(470.333)(045)

ХРОМОСОМНЫЕ И ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ У *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) ИЗ НОВОЗЫБКОВСКОГО РАЙОНА БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2012 г. С. И. Беянина

Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского, кафедра общей биологии, фармакогнозии и ботаники, Саратов 410012

e-mail: microtus43@mail.ru

Поступила в редакцию 29.04.2011 г.

Представлены результаты анализа кариофонда *Chironomus plumosus* из Новозыбкова – радиационно-загрязненного в результате чернобыльской аварии района Брянской области. В составе кариофонда этой популяции четыре типа гетерозиготных инверсий: A1.2, B1.2, C1.2, D1.2 и структурно малое изменение в плече D, связанное, вероятно, также с инверсией. По инверсиям A1.2, C1.2 и структурно малой мутации в плече D обнаружены случаи соматического мозаицизма. Среднее число инверсий на особь – 0.78. Число геномных комбинаций – 13. 5% особей содержали В-хромосому, 15.6% – были полиплоидными (3n). У 1.8% триплоидов отмечен соматический мозаицизм по уровню политении хромосом. Большинство личинок характеризуются частичным асинопсисом гомологов на разных участках хромосомы III. Особенности кариофонда *Ch. plumosus* из Новозыбкова связываются с условиями обитания ряда поколений популяции в радиационно-загрязненной среде.

Хромосомные мутации и их частота являются общепризнанными маркерами в биологической дозиметрии. В 30-км зоне Чернобыльской станции за три послеаварийных года наблюдалось увеличение частоты хромосомных aberrаций у ряда видов животных и растений, а также у людей [1, 2]. Представляется важной оценка долговременных последствий этой аварии у организмов на территориях, загрязненных радионуклидами. Одним из таких регионов в России является Новозыбковский район Брянской области. При изучении хромосом рыжих полевок из этого района [3] обнаружен высокий уровень хромосомных нарушений. Для этого же района получены данные по частоте хромосомных aberrаций в лимфоцитах людей [4–7].

Хорошим объектом для изучения долговременных последствий радиационного загрязнения на хромосомном уровне является *Chironomus plumosus*, личинки которого обладают политенными хромосомами. Этот вид является модельным [8] в исследованиях международной программы ЮНЕСКО “Человек и биосфера”. Состав кариофондов данного вида известен из разных точек его ареала. При стрессовых условиях среды в популяциях возрастает хромосомный и геномный полиморфизм, возникают редкие мутации, что было показано при изучении *Ch. plumosus* и близкого ему вида *Ch. balatonicus* из зоны Чернобыля в течение трех лет после аварии [9–11]. Что же касается данных о состоянии кариофондов *Ch. plumosus* на загрязненных после аварии территориях, то они отсутствуют.

Цель нашей работы – изучение кариофонда популяции *Chironomus plumosus* из реки Ипуть Новозыбковского района Брянской области и сравнение его в целом с кариофондами этого вида из других популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Личинки *Ch. plumosus* (160 особей) IV возраста собраны в р. Ипуть у г. Новозыбкова Брянской области в августе 2009 г. Материал фиксировали в спирт-уксусной смеси (3 : 1). Готовили окрашенные ацетоорсеином давленные препараты клеток слюнных желез. Анализ препаратов гигантских хромосом проводили под микроскопом “Эргаваль”. Для микрофото съемки использовали цифровую камеру Panasonic AVC Net Works.

Последовательности дисков хромосом (ПДХ) устанавливали по системе Максимовой [12] с использованием подробных цитофотокарт для этого вида [13–16]. При обозначении ПДХ употребляли символы, принятые в кариологии хирономид: буква обозначает хромосомное плечо, цифра – вариант ПДХ в плече; в зиготических сочетаниях указывается две цифры, каждая из них обозначает вариант ПДХ. При характеристике кариофонда брали следующие показатели: число особей в % без инверсий, с гетерозиготными инверсиями (ГИ), с гомозиготными инверсиями; среднее число ГИ на особь; количество разных ПДХ и их частоты; число геномных комбинаций; доля особей с В-хромосомами и с полиплоидией (%).

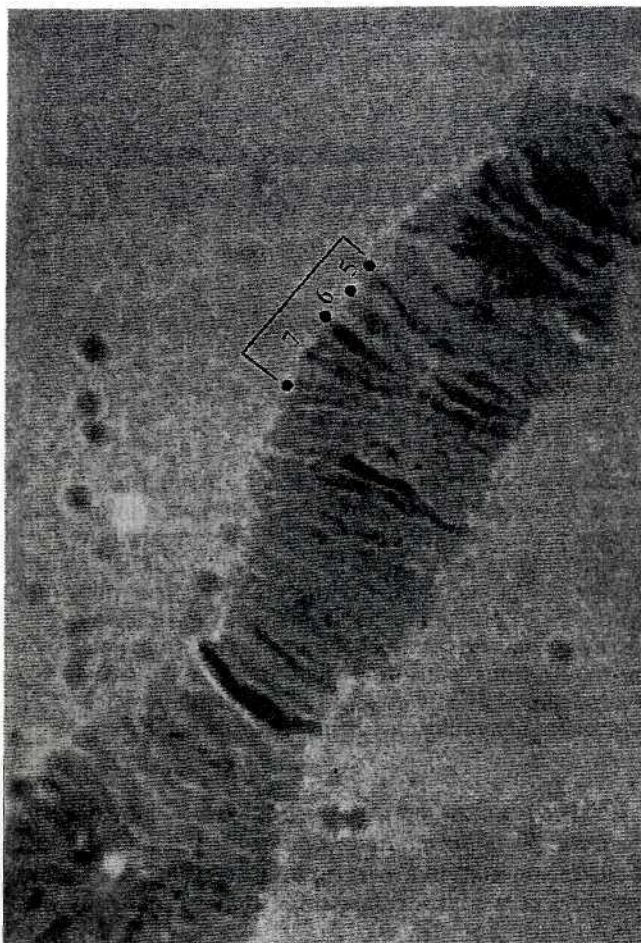


Рис. 1. Структурная перестройка (отмечено скобкой) в плече D хромосомы II *Ch. plumosus*; 5–7 – отделы хромосомы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Строение хромосом исследованных нами личинок *Ch. plumosus*, локализация в кариотипе ядрышка, колец Бальбиани полностью соответствуют описанию кариотипа этого вида из различных популяций [12–19]. Изученные нами хромосомы согласно классификации их морфофункционального состояния [17] относятся к “летнему” типу, при этом у ряда личинок отмечена нечеткость дисков и увеличение числа междисков. Это же явление было обнаружено для *Ch. plumosus* после аварии в зоне Чернобыля [9]. Для части личинок из Новозыбкова зарегистрировано появление пuffed *de novo* в длинных хромосомах, что, возможно, объясняется изменением экспрессии генов в ряде участков этих хромосом. Для большинства личинок характерен частичный асинопсис гомологов на разных участках хромосомы III без видимых нарушений картины дисков. Асинопсис гомологов при этом был, как правило, переменным в клетках одной и той же слюнной железы (соматический мозаицизм по степени асинопси-

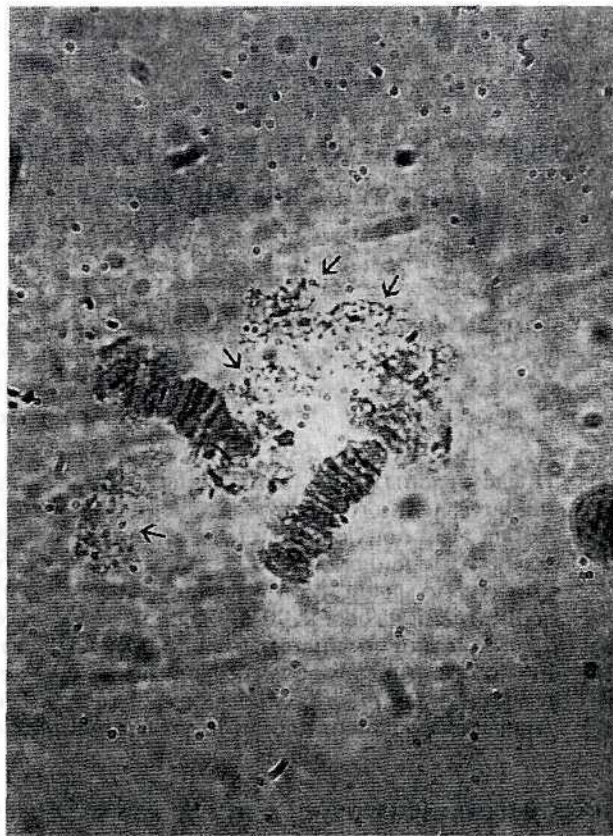


Рис. 2. Сеть (стрелки) из “множественных” В-хромосом, соединяющая прицентроммерные районы неконъюгирующих гомологов хромосомы IV у *Ch. plumosus*.

са). Нарушение и даже отсутствие конъюгации гомологов в хромосоме III считается [20] генетическим явлением, характерным для вида в целом, при этом значительная доля асинопсиса в зимней выборке по сравнению с летней указывает на большую роль асинопсиса для этого вида. Одной из причин асинопсиса может быть [21] наличие малых структурных перестроек (например, инверсий в пределах одного диска), и они у двукрылых рассматриваются [22] как источник первичной хромосомной изменчивости природных популяций. Такой малой структурной перестройкой, ведущей к асинопсису и связанной, вероятно, с небольшой инверсией, является изменение в плече D хромосомы II (в пределах отделов 5–7) – D1.x (рис. 1).

В составе кариофонда новозыбковской популяции *Ch. plumosus* количество ПДХ, встреченных в семи хромосомных плечах, равно 12. Частоты встречаемости ПДХ в каждом из хромосомных плеч (%): A1.1 – 69.4, A2.2 – 1.2, A1.2 – 29.4, B1.1 – 98.2, B1.2 – 1.8, C1.1 – 66.9, C1.2 – 33.1, D1.1 – 86.3, D1.2 – 1.2, D1.x – 12.5, E1.1 – 100, F1.1 – 100, G1.1 – 100. Преобладают личинки с совокупно-

стью стандартных ПДХ в кариотипе — 36.2%. Остальные особи содержали ГИ, встреченные как одиночно, так и в комбинации друг с другом. Среднее число ГИ на особь — 0.78. Из всех инверсионных ПДХ только А2 обнаружена и в гомозиготном состоянии. В плечах Е, F и G инверсий не найдено.

Число геномных комбинаций (ГК) — 13. Кроме доминирующей ГК со стандартными ПДХ (36.2%), относительно часты два варианта ГК: А1.1. В1.1 С1.2 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1 (23.1%) и А1.2. В1.1 С1.1 D1.1 E1.1 F1.1 G1.1 (18.7%).

Высокая частота встречаемости ГИ С1.2 и А1.2 в новозыбковской популяции свидетельствует, по-видимому, об их селективной ценности. Известно [23], что функция парацентрических инверсий — подавление рекомбинации и поддержание постоянства коадаптивной последовательности генов. Определенные типы ГИ у *Ch. plumosus* создают лучшую приспособленность к локальной среде обитания по сравнению с особями со стандартной последовательностью [24].

У трех разных личинок нами обнаружен соматический мозаицизм по ГИ А1.2 (1 личинка), С1.2 (1 личинка) и структурно малой мутации D1.x (1 личинка) — не все клетки слюнной железы одной и той же особи содержали хорошо выраженную перестройку, большинство имели только небольшое несоответствие в последовательности дисков на этом участке или же в ряде клеток она не обнаруживалась совсем. Впервые явление соматического мозаицизма у *Ch. plumosus* по ГИ (в плече С) описано [25] из усть-ижорской популяции. Нами [19] у этого вида также были отмечены случаи соматического мозаицизма по другим ГИ — А1.2 (Волга у Ульяновска, 1980 г. — 1 личинка) и В1.2 (Смыслов пруд, Чехословакия, 1979 г. — 1 личинка).

Для *Ch. plumosus* из новозыбковской популяции характерен и геномный полиморфизм, выражавшийся в наличии В-хромосом и полиплоидии — триплоидии ($3n$) и, возможно, тетраплоидии ($4n$). В среднем доля В-хромосом в кариотипах *Ch. plumosus*, как известно [26, 27], составляет более 9%. У хирономид, как и у других двукрылых, намечается связь появления В-хромосом с загрязнением среды [17, 22, 28]. Считается [22], что В-хромосомы являются элементом адаптации вида. В их присутствии средняя частота хиазм в хромосомах значительно повышается [29], что увеличивает размах генотипической изменчивости популяции и, следовательно, вида в целом. Даже у близкого *Ch. plumosus* вида — *Ch. balatonicus*, у которого В-хромосомы никогда не встречались, в популяции из Чернобыля они появились впервые [30]. Повышение встречаемости В-хромосом можно объяснить и тем [31], что более загрязненная среда обладает большой мутагенностью, и у организмов выявляется больше поломок наследственно-

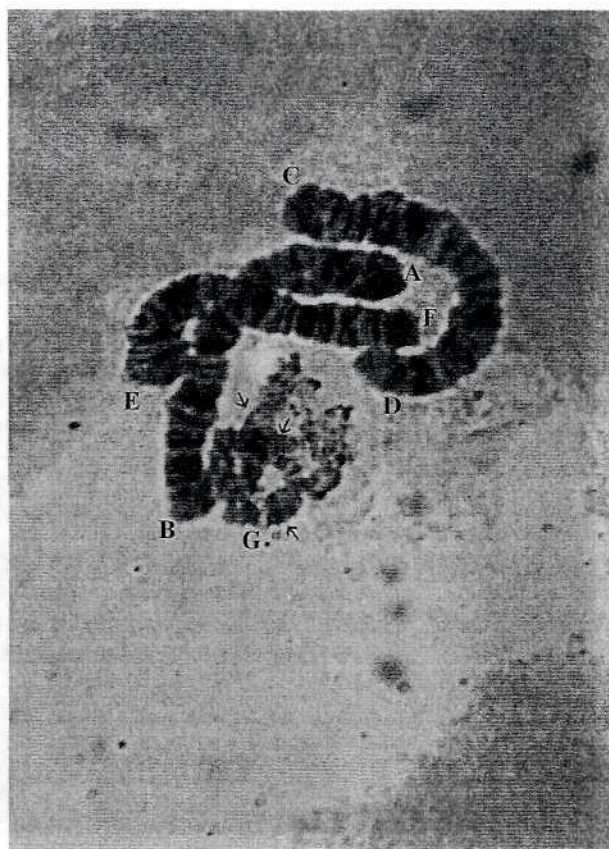


Рис. 3. Триплоидный кариотип ($3n$) *Ch. plumosus* с полной конъюгацией гомологов в длинных хромосомах. А, В, С, D, Е, F — плечи хромосом. Стрелками указаны три гомолога хромосомы IV (плечо G).

го аппарата. Появление В-хромосом у *Ch. plumosus* уже с самого начала их изучения связывалось [32] с нарушениями в кинетохоре хромосомы IV, возникавшими, скорее всего, в ходе мейоза.

В новозыбковской популяции В-хромосома только у двух особей была “классической” формы — глыбка гетерохроматина веерообразной формы из узкой и широкой частей, разделенных светлой полосой. При этом у одной личинки она встречена не во всех клетках слюнной железы (соматический мозаицизм). У шести личинок (3.8%) В-хромосома была выражена в виде сети с гетерохроматиновыми точковыми фрагментами (около гомологов хромосомы IV) (рис. 2), являющимися, возможно, результатом нарушения центромерного района этой хромосомы. Такие гетерохроматиновые фрагменты считались [26] “множественными” В-хромосомами и были описаны и у других видов *Chironomus* [33, 34].

В популяции из Новозыбкова обнаружено 15.6% триплоидных, по нашему мнению, личинок. Вопрос о том, являются ли все эти личинки истинными триплоидами или же часть из них — полисомики по хромосоме IV, остается откры-

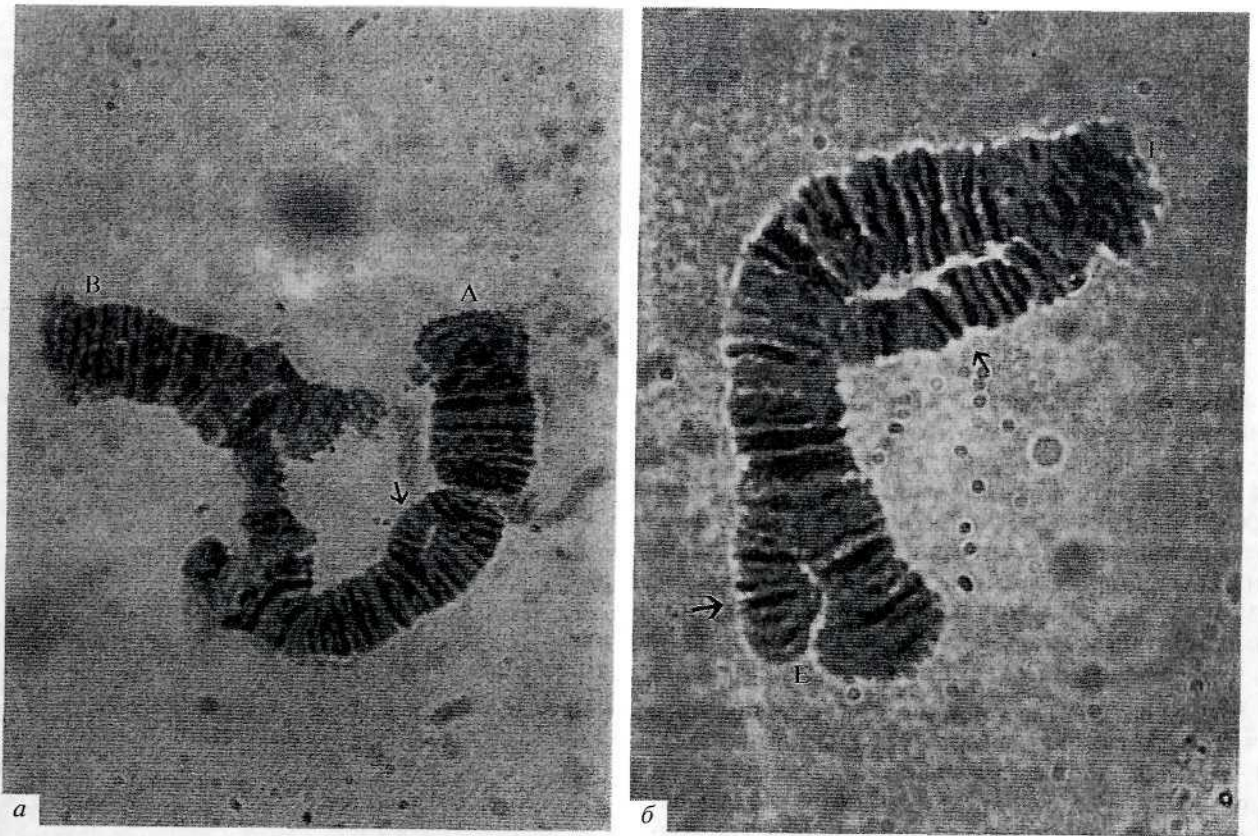


Рис. 4. Варианты расконъюгации гомологичных хромосом у триплоидных личинок *Ch. plumosus*. а — асинапсис (стрелка) между одной из трех гомологичных хромосом с двумя другими в хромосоме I (плечо А); б — асинапсис между одной из трех гомологичных хромосом с двумя другими на большом протяжении (указан стрелками) в хромосоме III (F, E — плечи хромосомы).

тым. Относя личинок с тремя гомологами хромосомы IV в кариотипе к триплоидам, а не к трисомикам по этой хромосоме, мы опирались на картину конъюгации длинных хромосом как в своем материале (рис. 3, 4), так и на данные других авторов. Так, согласно наблюдениям за конъюгацией гомологов у триплоидов *Ch. plumosus* [35], спаривание у них всех трех гомологов в каждой хромосоме на достаточно протяженных участках не является специфической особенностью синапсиса полиплоидных видов хирономид (*Lundstroemia parthenogenetica*, *Clunio marinus*) картина синапсиса хромосомных гомологов совсем не отличалась у них от диплоидов [36, 37].

Как правило, асинапсис в длинных хромосомах триплоидов наблюдался в терминальных районах той или иной хромосомы или же на их отдельных участках, где почти всегда выявлялись три или два плюс один неконъюгирующих гомолога (рис. 4). Часто это сопровождалось разрывом хромосомы (рис. 4, а). Иногда одна из трех гомологичных хромосом не конъюгировала с двумя другими на достаточно большом протяжении (рис. 4, б). Но иногда при наличии в кариотипе

трех гомологов хромосомы IV в длинных хромосомах наблюдался полный синапсис гомологов (рис. 3).

Две особи были, предположительно, тетраплоидными — при полной конъюгации гомологов длинных хромосом хромосома IV у них состояла из двух неконъюгирующих гомологов, и при этом каждый из них частично распадался еще на два гомолога (рис. 5).

Случаи полиплоидии у *Ch. plumosus* в пределах его ареала очень редки. При изучении нами [19] более 20 популяций этого вида из России, Украины, Эстонии, Чехословакии до 1986 г. отмечено только два случая триплоидии — по одной триплоидной личинке выявлено в прудовых популяциях из Саратова и Харькова. Другими исследователями две триплоидные личинки были обнаружены в Новгородской области [35] и одна — в оз. Эсром (Дания) [16]. Относительно высокая частота полиплоидов *Ch. plumosus* в новозыбковской популяции свидетельствует, возможно, об адаптивном значении этой геномной мутации, усиливающей защиту от стрессовой обстановки в данной популяции.

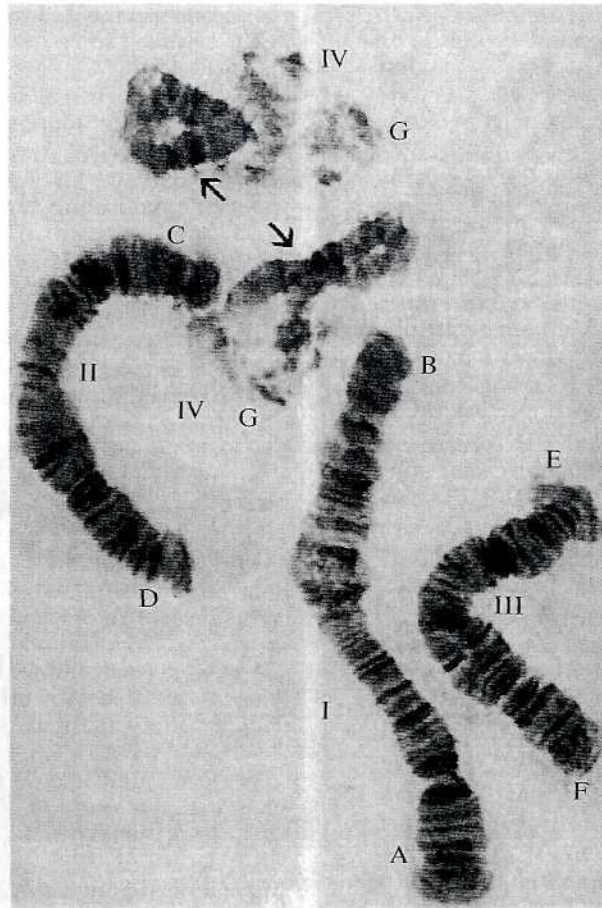


Рис. 5. Предположительно тетраплоидный кариотип *Ch. plumosus*. Стрелками отмечены некоњугирующие гомологичные хромосомы IV, каждая из которых частично расконъюгирована на две хромосомы. I, II, III, IV – номера хромосом; A, B, C, D, E, F, G – плечи хромосом.

У трех триплоидных личинок (и у одной, возможно, тетраплоидной) обнаружен соматический мозаицизм по уровню политении гигантских хромосом – в пределах одной и той же слюнной железы в двух-трех клетках в результате, вероятно, нарушения в эндомитозе цикла политенизации хромосомы были или укорочены и состояли из рыхло расположенных пучков слабо конъюгирующих хромонем (рис. 6, а), или же представляли собой нормальные по длине структуры, состоящие из плохо конъюгирующих гомологов (рис. 6, б). В обоих случаях наблюдались разрывы хромосомы. Известно [38, 39], что размах варьирования степеней политении в ходе эндомитоза у *Chironomus* довольно высок – в пределах одной железы клетки могут различаться на 3–4 цикла репликации, но обнаруженные нами резко измененные хромосомные структуры у особей из новозыбковской популяции несопоставимы с нормальным строением хромосом при варьировании степеней политении в клетках слюнной железы.

Влияние радиации на хромосомный аппарат хирономид было изучено в эксперименте при облучении личинок *Ch. thummi* [40, 41] – относительно мономорфного на хромосомном уровне вида. Установлено возникновение хромосомных и геномных перестроек, хроматидных и хромонемных разрывов, дополнительных пучков, асинхронизации гомологов в определенных районах хромосом. После облучения в клетках слюнных желез личинок следующих поколений наблюдалось расширение спектра хромосомных aberrаций [41]. Анализ хромосом личинок *Ch. plumosus* новозыбковской популяции, обитающей в затронутой радиацией среде, также подтверждает мутагенное влияние этого фактора. Эта популяция отличается от других популяций этого вида относительно высоким содержанием полиплоидных особей, появлением в клетках полиплоидных личинок изменений структуры хромосом, возникших, вероятно, при нарушении эндомитоза и носящих мозаичный характер; случаями соматического мозаицизма по ряду гетерозиготных инверсий,

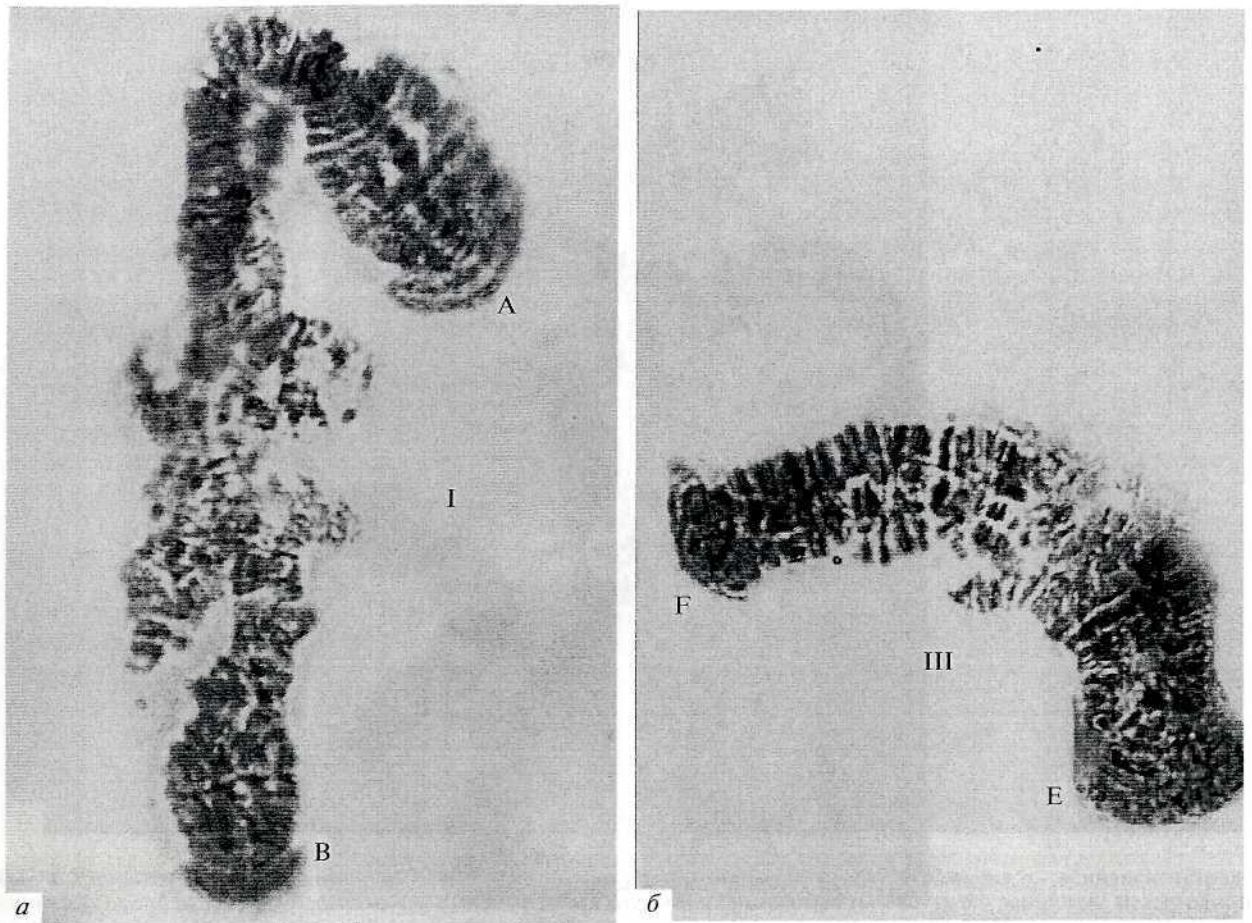


Рис. 6. Измененная структура хромосом *Ch. plumosus*, возникшая в результате нарушения цикла политенизации у триплоидных особей: *a* – хромосома I; *б* – хромосома III. А, В, Е, F – плечи хромосом.

наличием “множественных” В-хромосом, являющихся, возможно, результатом нарушения центрального района хромосомы IV. Все эти особенности кариофонда *Ch. plumosus* из Новозыбкова связаны с обитанием его популяции в течение ряда поколений в радиационно-загрязненной среде и свидетельствуют о радиационно-индуцированных изменениях его хромосомного аппарата.

Выражаем свою благодарность М.А. Селезневой за сбор материала. Мы признательны д.б.н. Н.А. Петровой за ценные консультации при обсуждении полученных нами результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биологические и радиоэкологические аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. М., 1990. 170 с.
2. Глазко В.И., Глазко Т.Т. Популяционно-генетические последствия экологических катастроф на примере Чернобыльской аварии. М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2008. 280 с.
3. Дмитриев С.Г. Оценка частоты хромосомных aberrаций в природных популяциях некоторых видов мелких мышевидных грызунов в естественных условиях и при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИБР, 1997. 23 с.
4. Севаньяев А.В., Жлоба А.А., Потетня О.И. и др. Сравнительная частота aberrаций хромосом у детей, проживающих на территории Брянской области с разным уровнем радионуклидного загрязнения // Проблемы смягчения последствий Чернобыльской катастрофы: Матер. Междунар. семинара. Брянск, 1993. Ч. II. С. 231–234.
5. Бочков Н.П., Катосова Л.Д., Новиков П.В. и др. Цитогенетическое обследование детей, проживающих в зонах с различной степенью радиоактивного загрязнения // Радиационная безопасность. 1994. Т. 39. С. 35–38.
6. Хандогина Е.К., Агейкин В.А., Зверева С.В. и др. Цитогенетическое обследование различных групп детей, проживающих в районах Брянской области, загрязненных в результате Чернобыльской аварии // Радиационная биология. Радиоэкология. 1995. Т. 35. С. 618–626.
7. Хандогина Е.К. Изучение генетического контроля радиочувствительности // Генетика. 2010. Т. 46. № 3. С. 293–301.

8. Мотыль *Chironomus plumosus* L. Систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. 309 с.
9. Петрова Н.А. Хромосомные перестройки трех видов хирономид из зоны Чернобыля (Diptera, Chironomidae) // Генетика. 1991. Т. 27. № 5. С. 836–848.
10. Петрова Н.А., Иванченко О.В., Керкис И.Е. Цитогенетическая структура популяций комара-звонца *Chironomus balatonicus* // Цитология. 1994. Т. 36. № 5. С. 469–478.
11. Петрова Н.А., Михайлова П.В. Трехлетнее цитогенетическое исследование *Chironomus balatonicus* из зоны Чернобыля (1987–1989) // Матер. Российск. Х Симпозиума по хирономидам: Экология, эволюция, систематика хирономид. 1996. Тольятти; Борок: ИБВВ РАН и ИЭВБ РАН, 1996. С. 18–23.
12. Максимова Ф.Л. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* усть-ижорской природной популяции Ленинградской области // Цитология. 1976. Т. 18. № 10. С. 1264–1269.
13. Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). I. Стандартизация дисков политенных хромосом по системе Максимовой // Цитология. 1994. Т. 36. № 1. С. 117–122.
14. Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч // Цитология. 1994. Т. 36. № 1. С. 123–128.
15. Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). IV. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм // Цитология. 1994. Т. 36. № 11. С. 1129–1143.
16. Голыгина В.В., Кикнадзе И.И. Кариофонд вида *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) в Палеарктике // Цитология. 2001. Т. 43. № 5. С. 507–519.
17. Ильинская Н.Б. Морфологическая изменчивость политенных хромосом личинок хирономид в естественных условиях обитания: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Ин-т цитологии, 1989. 39 с.
18. Keyl H.G., Keyl J. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden // Arch. Hydrobiol. 1959. V. 56. S. 43–87.
19. Белянина С.И., Логинова (Полуконова) Н.В. Кадастр последовательностей дисков хромосом видов *Chironomus* группы *plumosus*. II. Кариофонд *Chironomus plumosus* // Цитология. 1993. Т. 35. № 8. С. 65–69.
20. Петрова Н.А., Винокурова Н.В., Данилова М.В., Маслова В.В. Сезонные изменения структуры кариотипа *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) из биотопа г. Калининграда // Цитология. 2007. Т. 49. № 10. С. 901–905.
21. Michailova P.V., Fischer J. Cytogenetic studies on *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) from different populations and their experimental hybrids // Mem. Amer. Entom. Soc. 1984. V. 34. P. 211–221.
22. Чубарева Л.А., Петрова Н.А. Цитологические карты политенных хромосом и некоторые морфологические особенности кровососущих мошек России и сопредельных стран (Diptera: Simuliidae): Атлас. СПб.; М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2008. 135 с. 218 с. ил.
23. Dobzhansky Th. Genetics of evolutionary process. N.Y.; L.: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
24. Петрова Н.А., Ильинская Н.Б., Кайданов Л.З. Адаптивный характер инверсионного полиморфизма у мотыля *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae). Пространственное распределение инверсий по ареалу // Генетика. 1996. Т. 32. № 12. С. 1629–1642.
25. Ильинская Н.Б. Случай соматического мозаицизма по гетерозиготной парацентрической инверсии хромосомы II у *Chironomus plumosus* // Цитология. 1977. Т. 19. № 1. С. 45–48.
26. Ильинская Н.Б., Петрова Н.А. В-хромосомы *Chironomus plumosus* // Генетика. 1985. Т. 21. № 10. С. 1671–1679.
27. Голыгина В.В. Дивергенция кариотипов голарктических видов *Chironomus* группы *plumosus* в Палеарктике и Неарктике (Diptera, Chironomidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН, 1999. 16 с.
28. Белянина С.И. О редких хромосомных и геномных мутациях в природных популяциях *Chironomus plumosus* L. // Цитология. 1978. Т. 20. № 4. С. 463–466.
29. Camacho J.P.M., Sharbel T.F., Beukeboom L.W. B-chromosome evolution // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 2000. V. 355. P. 163–178.
30. Michailova P., Petrova N. Cytogenetic characteristics of *Chironomus balatonicus* Devai, Wülker, Scholl (Diptera, Chironomidae) from the Chernobyl region // Cytobios. 1994. V. 79. P. 15–29.
31. Жимулев И.Ф. Гетерохроматин и эффект положения гена. Новосибирск: Наука, 1993. 491 с.
32. Keyl H.G., Hagele K. B-chromosome bei *Chironomus* // Chromosoma. 1971. V. 35. P. 402.
33. Белянина С.И., Колосова Т.А. Кариотип *Chironomus behningi* из бассейна Аральского моря // Цитология. 1979. Т. 21. № 9. С. 1103–1106.
34. Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. и др. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: Триба Chironomini. Новосибирск: Наука, 1996. 166 с.
35. Демин С.Ю., Ильинская Н.Б. Спонтанная триплоидия у хирономуса *Chironomus plumosus* // Цитология. 1986. Т. 28. № 1. С. 119–122.
36. Porter D.L. Oogenesis and chromosomal heterozygosity in the thelytokous midge *Lundstroemia parthenogenetica* (Diptera, Chironomidae) // Chromosoma. 1971. V. 32. P. 332–342.
37. Michailova P. Cytotaxonomical diagnostics of species from the genus *Cricotopus* (Diptera, Chironomidae) // Caryologia. 1976. V. 3. P. 293–306.
38. Валеева Ф.С., Кикнадзе И.И. Изменение массы ДНК в ядрах клеток слюнной железы хирономид при политенизации // Онтогенез. 1971. Т. 2. № 4. С. 406–410.
39. Darrow J.M., Clever V. Chromosome activity and cell function in polytene cells // Develop. Biol. 1970. V. 21. P. 331–348.
40. Keyl H.G. Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus thummi*. I. Mitteilung Strukturveränderungen an den Speicheldrüsen – Chromosomen nach Röntgenbestrahlung von Embryonen und Larven // Chromosoma. 1959. V. 9. S. 441–483.
41. Гундерина Л.И. Генетическая изменчивость в эволюции хирономид (Diptera, Chironomidae): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН, 2001. 32 с.

Chromosomal and Genomic Mutations in *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae) from Novozybkov Raion of Bryansk Oblast

S. I. Belyanina

Department of General Biology, Pharmacognosics, and Botany, Razumovsky Saratov State Medical University, Saratov, 410012 Russia
e-mail: microtus43@mail.ru

The data on karyopool analysis of *Chironomus plumosus* from Novozybkov raion of Bryansk oblast, radioactively contaminated as a result of the Chernobyl accident, are presented. In the karyopool of this population, four types of heterozygous inversions (A1.2, B1.2, C1.2, D1.2) and a structurally small rearrangement in arm D, which is thought to be also associated with inversion, were identified. For inversions A1.2, C1.2, and structurally small rearrangement in arm D the cases of somatic mosaicism were described. The mean number of inversions per individual constituted 0.78. The number of genotypic combinations was 13. In 5% of the individuals chromosome B was identified, while 15.6% were polyploid ($3n$). In 1.8% of triploids somatic mosaicism for the level of polytene chromosomes was observed. Most of the larvae were characterized by partial asynapsis of the homologs in different regions of chromosome III. Specific features of the *Chironomus plumosus* karyopool from Novozybkov are thought to be associated with the habitation of a number of generations of this population on radioactively polluted territory.