

ЮБИЛЕЙ ПРОФЕССОРА ИИ ИВАНОВНЫ КИКНАДЗЕ

9 февраля 2005 г. исполнилось 75 лет доктору биологических наук, профессору, заслуженному деятелю науки РФ Ие Ивановне Кикнадзе, выдающемуся специалисту в области цитологии, цитогенетики и кариосистематики.

Работы И.И. Кикнадзе посвящены изучению функциональной организации хромосом и дифференциальной активности генов. Она является основателем этого направления в России. Ей принадлежит первая монография, обобщающая результаты работ в этой области, – «Функциональная организация хромосом» (Л.: Наука, 1972). На модели политенных хромосом хирономид И.И. Кикнадзе разработала основные положения функциональной организации интерфазных хромосом и понятия о хромомерах как их структурно-функциональных единицах. С помощью количественной цитофотометрии было прослежено, как постепенно обычная интерфазная хромосома преобразуется в политенную с числом нитей ДНК до 1024–2048С. Ею развито представление о пуффинге как основе дифференциальной транскрипции генов, описан спектр и динамика пуффов на основных стадиях развития хирономид. Под ее руководством был проведен анализ функционального значения пуффов тканеспецифической функции, определен генетический контроль синтеза тканеспецифических секреторных белков. Впервые был изучен цитогенетический контроль ультраструктурной организации клеток слюнных желез хирономид при индуцированной репрессии и экспрессии генов, что легло в основание оригинальной гипотезы периодического репрограммирования геномов.

Цитологический анализ дифференциальной активности генов закономерно перерос в изучение

молекулярно-цитологической организации специфических районов эукариотических хромосом, в том числе организации мультигенных локусов и их преобразования в процессе эволюции. Были исследованы семейства генов колец Бальбиани и кодируемых ими белков, открыты несколько новых мобильных генетических элементов хирономид.

Работы по созданию цитофотокарт высокой степени разрешения политенных хромосом хирономид позволили И.И. Кикнадзе со своими коллегами ввести хирономид в число видов для изучения эволюционных преобразований геномов и в разряд модельных объектов для изучения генетических последствий антропогенных воздействий на живые организмы. В частности, эти разработки были широко использованы при оценке радионуклидных загрязнений среды в комплексных программах: «Отдаленные последствия радиационного воздействия ядерных испытаний на Семипалатинском полигоне на население Алтайского края» и «Изучение генетических последствий испытаний ядерного оружия на Се-



Ия Ивановна Кикнадзе (третья слева) со своими ближайшими учениками-сотрудниками В.В. Гольгиной, Л.И. Гундериной и А.Г. Истоминой.

мипалатинском полигоне в Казахстане для популяций растений и животных».

Многолетний мониторинг карионидов природных популяций хирономид проводится в зонах вечной мерзлоты в Якутии совместно с Институтом прикладной экологии Севера АН Якутии (Саха).

Ия Ивановна родилась в г. Тюмени 9 февраля 1930 г. Родители – мать Антонина Ивановна Решетникова и отец Иван Васильевич Балакин – были служащими.

После окончания школы с золотой медалью в 1947 г. она уезжает в северную столицу и поступает на биологический факультет Ленинградского государственного университета. Интерес к научным исследованиям у Ии Ивановны проявился уже на первом курсе – она начинает работать на кафедре генетики животных, руководимой Михаилом Ефимовичем Лобашёвым. Знакомство с хромосомами, главным объектом всей ее дальнейшей научной деятельности, происходит благодаря Ивану Ивановичу Соколову, замечательному человеку, обожаемому студентами биофака ЛГУ профессору. Ию Ивановну привлек нарождающийся тогда новый раздел биологии – динамика развития. Это увлечение переросло в выполнение дипломной работы на кафедре генетики ЛГУ по изучению локализации ДНК и РНК в blastомерах дробящихся яиц циклопов.

Университет Ия Ивановна оканчивает с красным дипломом с присвоением редкой для того времени квалификации биолога-дарвиниста-генетика.

С 1952 по 1955 гг. она продолжает разрабатывать тему дипломной работы, поступив в аспирантуру на кафедру генетики ЛГУ. Она изучает динамику ДНК и РНК в овогенезе и в раннем дроблении у беспозвоночных. После защиты кандидатской диссертации в 1955 г. она поступает на работу младшим научным сотрудником в только что организованную Дмитрием Николаевичем Насоновым лабораторию цитологии Зоологического института АН СССР. Как известно, в это время цитология в СССР была практически под запретом, но уже делались попытки восстановить реальный статус цитологии и классической генетики. Приведем только несколько примеров. В Президиум ЦК КПСС осенью 1955 г. было направлено

письмо 24 крупнейших ученых СССР, указывающих на неисчислимый вред, наносимый лысенковщиной биологии, сельскому хозяйству, медицине и в целом престижу всей страны. На заседаниях ленинградского отделения Общества анатомов, гистологов и эмбриологов была проведена серия острых дискуссий о состоянии биологической науки. В ЛГУ начали проводиться встречи с гонимыми представителями классической генетики – «вейсманистами и морганистами». Одним из важных компонентов борьбы с лысенковщиной была организация в Зоологическом институте АН СССР лаборатории цитологии, в которой Д.Н. Насонов собрал основных своих единомышленников и учеников. И.И. Кикнадзе была зачислена в группу морфологии клетки, возглавляемую старейшим российским цитологом И.И. Соколовым. Он одним из первых в России начал изучать хромомеру как основную структурную единицу интерфазной хромосомы. В группе И.И. Соколова собрались молодые и замороженные тайной хромосом исследователи, среди них: М.Н. Грузова, Е.В. Зыбина, Л.Г. Романова и В.Н. Арронет. Это создавало особую атмосферу увлеченности и перспективности исследований. Ия Ивановна занималась изучением морфологии хромосом и выяснением природы ядрышка при развитии половых клеток насекомых с привлечением новых в то время цитохимических методов выявления РНК, ДНК и липидов. С тех пор проблема структурной организации хромосомы стала основным увлечением ее жизни. В апреле 1957 г. лаборатория цитологии была реорганизована в Институт цитологии АН СССР, директором которого стал Д.Н. Насонов.

Замечательный ленинградский период И.И. Кикнадзе близился к завершению. В 1957 г. в Новосибирске создается Сибирское отделение АН СССР. В его составе организуется Институт цитологии и генетики. Ия Ивановна, коренная сибирячка, решительно связывает с Сибирью всю свою дальнейшую судьбу. В январе 1958 г. семья Кикнадзе переезжает в Новосибирск и штат научных сотрудников ИЦиГ СО АН СССР пополняется сразу двумя кандидатами биологических наук – цитологом Ией Ивановной и её мужем – ботаником Георгием Сергеевичем Кикнадзе.

К этому времени академик Николай Петрович Дубинин, директор-организатор ИЦиГ СО АН СССР создает костяк будущего института. Благодаря высочайшему авторитету среди генетиков, Николаю Петровичу удалось собрать в Новосибирске или заручиться согласием на приезд в будущем большого числа известных ученых-генетиков страны, многие из которых были лишены возможности заниматься наукой на десятилетия. Уже через полтора года после создания ИЦиГ СО АН СССР в нем работали: зам. директора Института П.К. Шкварников – последний заместитель Н.И. Вавилова по Институту генетики АН СССР; ученый секретарь Ю.Я. Керкис, Н.А. Плохинский, З.С. Никоро, Ю.П. Мирюта, И.Д. Романов, Р.П. Мартынова, Д.К. Беляев, Ю.О. Раушенбах, Д.Ф. Петров.

Н.П. Дубинин дальновидно считал необходимым развивать в ИЦиГ СО АН СССР не только классическую генетику и селекцию, но и новые направления – цитологию и биохимию. Для достижения этих целей он делает ставку на биологов молодого поколения: к.м.н. Р.И. Салганик должен был организовать биохимические исследования, к.б.н. Н.Б. Христолюбова – ультраструктурный уровень исследований клетки, к.б.н. И.И. Кикнадзе – изучение структуры и функции хромосом. Для объединения всех этих направлений был создан Отдел физических, химических и цитологических основ наследственности (ОФХЦОН), которым руководил известный цитолог и эмбриолог растений д.б.н. Иван Дмитриевич Романов. В январе 1961 г. И.Д. Романов переезжает в Ленинград. На базе ОФХЦОН создаются три лаборатории: лаборатория нуклеиновых кислот (зав. Р.И. Салганик), лаборатория электронной микроскопии (зав. Н.Б. Христолюбова) и лаборатория общей цитологии (организатором и заведующей которой в течение трех десятилетий, с октября 1962 г. по март 1994 г., была И.И. Кикнадзе).

Годы становления ИЦиГ СО АН СССР были связаны с трудными шагами по «реабилитации» и восстановлению генетики в стране после периода монополии в биологии лысенковщины. Все было первым: научные результаты, полученные в лабораториях, на экспериментальных полях и фермах

ИЦиГ СО АН СССР, их обнародование в стране и за рубежом – публикации с грифом ИЦиГ СО АН СССР, выступления на отечественных и международных совещаниях и симпозиумах, диссертации генетиков. Стронники Т.Д. Лысенко были повсюду – в руководстве академий, институтов, вузов, в ученых советах, в редакциях журналов, в оргкомитетах конференций и преодолеть это было не так-то просто. Новосибирский академгородок был в то время синонимом творческой свободы и прогресса. Руководство СО АН СССР как только могло поддерживало и ограждало генетику и генетиков от суровых и ретивых столичных и местных «научных генералов» лысенковской армии. Ия Ивановна была среди тех первых, кому пришлось преодолевать существовавшие и чинимые всевозможные препятствия и «пробивать стену» лысенкоизма.

В 1967 г. на Объединенном ученом совете по биологическим наукам СО АН СССР И.И. Кикнадзе защитила докторскую диссертацию «Функциональная организация хромосом». Ученое звание профессора ей было присвоено в декабре 1970 г.

Уже в первое десятилетие создания лаборатории общей цитологии сложился коллектив из цитологов, молекулярных биологов и физиков. Активная работа сотрудников лаборатории общей цитологии явилась основой установления прочных научных контактов с отечественными и зарубежными лабораториями. По инициативе И.И. Кикнадзе и под ее руководством в Новосибирске были проведены несколько всесоюзных и международных симпозиумов: «Структура и функционирование хромосом» (1970 г.); «Эволюция, видообразование и систематика хирономид» (1986 г.). В 1982 г. в Академгородке прошел международный симпозиум «Организация и экспрессия тканеспецифических генов», положивший начало регулярным совещаниям по кольцам Бальбиани хирономид, проводимым затем в разных странах: ГДР, Швеции, Швейцарии, Испании, США и др.

Ия Ивановна Кикнадзе является основателем новосибирской школы цитогенетиков-диптерологов. Для многих молодых исследователей Ия Ивановна стала первым научным учителем. Она щедро делится свои-

ми идеями. У неё десятки учеников-последователей и учеников, идущих своим путем в науке. Здесь уместно привести список 27 ее «прямых» учеников, тех, у кого она была официальным научным руководителем диссертационных работ. Это: д.б.н., проф. Е.С. Беляева (1965), к.б.н. А.И. Шерудило (1965), д.б.н. И.С. Губенко (1966), д.б.н. А.Д. Груздев (1966), к.б.н. Л.С. Корочкина (1968), чл.-кор. РАН И.Ф. Жимулев (1974), к.б.н. И.Е. Власова (1974), д.б.н. В.Ф. Семешин (1975), д.б.н. Г.И. Бахтадзе (1975), к.б.н. А.Г. Истомина (1976), к.б.н. А.Н. Костомаха (1977), д.б.н. Е.И. Каракин (1977), д.б.н. Л.И. Гундерина (1977), д.б.н. Н.Н. Колесников (1977), к.б.н. Г.А. Зайниев (1980), к.б.н. Л.П. Захаренко (1980), к.б.н. Ф.П. Леонтьев (1982), к.б.н. В.А. Кокоза (1983), к.б.н. О.А. Агапова (1987), д.б.н. Д.Ю. Щербаков (1988), к.б.н. И.Е. Керкис (1989), к.б.н. М.А. Филиппова (1990), к.б.н. Т.А. Салова (1996), к.б.н. М.Т. Сиирин (1996), к.б.н. В.В. Голыгина (1999), к.б.н. Е.Н. Андреева (1999). Надо полагать, многие из них подписались под словами юбилейного поздравления Ие Ивановне. Мы сознательно здесь в скобках указали год защиты их кандидатской диссертации. От первых защит прошло 40 лет. Многие ученики Ии Ивановны отметили свои юбилеи, в том числе 70-летние. Большинство из них имеют своих учеников. «Генеалогическое древо» научной школы И.И. Кикнадзе раскидисто. Из лаборатории общей цитологии в 1981 г. выделилась группа цитогенетики дрозофилы, реорганизованная в 1986 г. в лабораторию молекулярной цитогенетики (зав. лабораторией чл.-кор. РАН И.Ф. Жимулев). Ученики и последователи И.И. Кикнадзе работают во многих лабораториях ИЦиГ СО РАН и в других научных учреждениях страны. Сейчас многих из них можно встретить и в зарубежных лабораториях. Ия Ивановна радуется их успехам и победам и огорчается их неудачам и поражениям. Они все для неё остаются в какой-то степени Ленами и Ирами, Алешами и Володями – ведь со многими она впервые встретилась тогда, когда те еще были студентами НГУ.

Много сил и энергии И.И. Кикнадзе отдала организации цитологической специализации на кафедре общей биологии, а за-

тем и на кафедре цитологии и генетики факультета естественных наук НГУ. Заведующим обеими кафедрами с начала их образования был Дмитрий Константинович Беляев. С момента создания кафедры цитологии и генетики в 1962 г. и до 1986 г. Ия Ивановна исполняла обязанности заместителя заведующего кафедрой. В эти же годы она читала свой оригинальный курс лекций «Цитология»/«Клеточная биология», разрабатывала программы, вела и курировала семинары, спецпрактикумы по цитологическим и генетическим дисциплинам. Много, если не всё, было новым и оригинальным. Одна из специфических черт НГУ заключается в том, что основная часть профессорско-преподавательского состава – это совместители, научные сотрудники институтов Новосибирского научного центра. В 1960-е гг. в НГУ преподавали: Ю.Я. Керкис – читал курс «Генетика»; Р.Л. Берг, а впоследствии Н.Н. Воронцов – «Эволюционное учение»; З.С. Никоро – курс «Биометрия»; Л.И. Корочкин – «Биология развития», В.А. Ратнер читал курс «Молекулярная генетика» и вместе с М.Д. Голубовским – «Популяционная генетика». Сложилась добрая традиция, что молодые научные сотрудники ИЦиГ СО АН СССР рано привлекаются к педагогической деятельности – они ведут лабораторные и практические занятия, институтские практики, участвуют в руководстве курсовыми и дипломными работами студентов-биологов НГУ. Так воспитываются педагогические кадры НГУ. Так готовятся и новые, молодые кадры для науки.

И.И. Кикнадзе многие десятилетия была членом ученого совета ИЦиГ СО АН СССР/СО РАН, является членом диссертационных советов: при ИЦиГ СО РАН, при Институте систематики и экологии животных СО РАН и Новосибирской медицинской академии. С 1965 г. она входила в состав Объединенного ученого совета по биологическим наукам СО АН СССР.

С 1974 по 2001 гг. И.И. Кикнадзе входила в состав редакционной коллегии журнала «Цитология». С 1984 по 1989 гг. она была в составе редакционного совета журнала «Онтогенез», она является членом редколлекции «Евразийского энтомологического журнала». Многие благодарны Ие Ивановне

за рецензирование их научных трудов, оппонирование диссертаций.

Ие Ивановне присвоено звание «Ветеран СО АН СССР» и «Заслуженный ветеран труда». Заслуженный деятель науки РФ с 1998 г.) И.И. Кикнадзе имеет награды: за создание Новосибирского научного центра и успехи в науке в 1967 г. была награждена орденом «Знак Почета»; в ознаменование 100-летия со дня рождения В.И. Ленина в 1970 г. она награждена медалью «За доблестный труд»; в 1999 г. была награждена Почетной грамотой Российской академии наук и Профсоюза работников РАН за многолетнюю и плодотворную работу в РАН и в связи с 275-летием Академии. В 2000 г. Президиум СО РАН наградил И.И. Кикнадзе Почетной грамотой СО РАН.

Так сложилось, что весь новосибирский период жизни И.И. Кикнадзе связан с Институтом цитологии и генетики СО РАН и Новосибирским государственным университетом. В настоящее время И.И. Кикнадзе – главный научный сотрудник лаборатории эволюционной биологии клетки ИЦиГ СО РАН. Ия Ивановна находится в периоде интеллектуального и научного ренессанса. Об этом свидетельствуют, как всегда, её активная и плодотворная работа, многочисленные публикации последнего десятилетия. Вместе со своими ближайшими сотрудниками – А.Г. Истоминой, Л.И. Гундериной и В.В. Голыгиной, отечественными и зарубежными коллегами из Германии, США, Австралии и Китая она интенсивно разрабатывает многоплановую тему по изучению кариофондов, хромосомного полиморфизма и видообразования у голарктических видов хирономид. Опубликованный еще в 1991 г. атлас (Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др. «Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini»). Новосибирск: Наука, 1991) стал настольной книгой исследователей и специалистов по хромосомной эволюции и таксономии. С помощью сравнительного глобального цитогенетического анализа с привлечением специально разработанных компьютерных программ была проведена реконструкция цитогенетической истории видов хирономид. Эти работы развивают важное направление цитогенетики природных популяций хирономид по выявлению роли

хромосомных перестроек в адаптации популяций и дивергенции кариотипов при видообразовании. В результате впервые была установлена глубокая цитогенетическая дивергенция между палеарктическими и неарктическими популяциями голарктических видов. Закономерно то, что цитолог И.И. Кикнадзе обратилась к эволюционным задачам и проблемам. Здесь уместно вспомнить крылатое выражение: «Nothing in biology makes sense except in the light of evolution» (Th. Dobzhansky) – в биологии ничего не имеет смысла вне эволюции.

Первая научная статья И.И. Кикнадзе была напечатана пятьдесят лет назад, в 1955 г., в «Докладах АН СССР». К настоящему времени И.И. Кикнадзе – автор более 330 научных публикаций, в том числе одной монографии и соавтор 5 коллективных сборников.

Пожелаем Ие Ивановне сибирского здоровья и исполнения всех ее планов. Во многом они связаны с ее любимой наукой, в которой ей удалось уже так много сделать.

Список основных публикаций И.И. Кикнадзе

- Кикнадзе И.И. Цитохимическое исследование РНК в развивающихся яйцах беспозвоночных // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112, № 1. С. 133.
- Салганик Р.И., Морозова Т.М., Кикнадзе И.И. Изучение восстановления синтеза нуклеиновых кислот в изолированных клеточных ядрах, подвергшихся действию дезоксирибонуклеазы // Докл. АН СССР. 1959. Т. 129, № 4. С. 947–950.
- Кикнадзе И.И., Филатова И.Т. Функциональные изменения содержания РНК в ядрах слюнных желез хирономуса при метаморфозе // Изв. СО АН СССР. 1960. Т. 12, № 2. С. 131–135.
- Кикнадзе И.И. Содержание и локализация РНК в хромосомах // Изв. СО АН СССР. 1960. Т. 12, № 9. С. 136–143.
- Кикнадзе И.И. О взаимодействии ядрышка и хромосом // Цитология. 1961. Т. 3, № 1. С. 3–19.
- Кикнадзе И.И. Как работает хромосома // Наука и жизнь. 1962. № 4. С. 21–23.
- Кикнадзе И.И. Функциональные изменения гигантских хромосом в условиях ингибированного синтеза РНК // Цитология. 1965. Т. 7, № 3. С. 311–318.
- Kiknadze I.I. The structural and cytochemical characteristics of chromosome puffs // G. Mendel Memorial Symp. Praha: Academia, 1965. P. 177–181.

- Кикнадзе И.И. Функционирование хромосом // Руководство по цитологии. М. ; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 329–346.
- Кикнадзе И.И. Изменение ядерных структур в овогенезе норки // Цитология. 1966. Т. 8, № 3. С. 384–387.
- Кикнадзе И.И. Хромосомы двукрылых (Culicidae). Эволюционное и практическое значение изучения кариотипов // Генетика. 1967. № 11. С. 145–165.
- Кикнадзе И.И., Беляева Е.С. Ядрышко, закономерности его формирования и генетическая роль // Генетика. 1967. Т. 7, № 8. С. 149–161.
- Кикнадзе И.И. Политенные хромосомы как модель интерфазной хромосомы // Цитология. 1971. Т. 13, № 6. С. 716–732.
- Кикнадзе И.И. Функциональная организация хромосом. М. ; Л.: Наука, 1972. 211 с.
- Кикнадзе И.И., Высоцкая Л.В. Микроскопическая морфология мейоза // Цитология и генетика мейоза. М.: Наука, 1975. С. 15–42.
- Kiknadze I.I., Vlasova I.E., Sherudilo A.I. Quantitative analysis of DNA content in the salivary gland chromosomes of *Chironomus thummi* at larval and prepupal stages // Cell Differentiation. 1975. V. 3. P. 323–334.
- Перов Н.А., Кикнадзе И.И., Ченцов Ю.С. Ультраструктурная организация хромосом слюнных желез *Chironomus thummi* // Цитология. 1975. Т. 17, № 4. С. 390–397.
- Кикнадзе И.И. Сравнительная характеристика пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. I. Пуффинг в хромосоме IV // Цитология. 1976. Т. 18, № 11. С. 1322–1329.
- Kiknadze I.I., Perov N.A., Chenzov Yu.S. Electron microscopic studies on the polytene chromosomes of *Chironomus thummi* salivary glands. 1. Ultrastructural mapping // Chromosoma. 1976. V. 55, N 1. P. 91–102.
- Кикнадзе И.И., Перов Н.А., Ченцов Ю.С. Электронно-микроскопическое изучение формирования пуфов у *Chironomus thummi* // Цитология. 1977. Т. 19, № 3. С. 259–262.
- Zelenin A.V., Stepanova N.G., Kiknadze I.I. Differential staining of *Chironomus thummi* giant chromosomes by treatment with acridine orange after mild acid hydrolysis // Chromosoma. 1977. V. 64, N 4. P. 327–335.
- Кикнадзе И.И. Сравнительная характеристика пуффинга в хромосомах слюнных желез *Chironomus thummi* в личиночном развитии и при метаморфозе. II. Пуффинг в хромосомах I, II, и III // Цитология. 1978. Т. 20, № 5. С. 514–521.
- Агапова О.А., Кикнадзе И.И. Пуффинг и специфическая функция клеток слюнных желез *Chironomus thummi*. II. Сравнительное изучение ультраструктуры клеток специальной и боковой долей слюнной железы // Цитология. 1978. Т. 20, № 10. С. 1107–1111.
- Агапова О.А., Кикнадзе И.И. Пуффинг и специфическая функция слюнных желез *Chironomus thummi*. III. Ультраструктура клеток при личиночной линьке // Цитология. 1979. Т. 21, № 5. С. 508–513.
- Kiknadze I.I., Istomina A.G. Endomitosis in grasshoppers. 1. Nuclear morphology and synthesis of DNA and RNA in the endopolyploid cells of the inner parietal layer of the testicular follicle // Europ. J. Cell. Biol. 1980. V. 21. P. 122–133.
- Размахнин Е.П., Кикнадзе И.И., Панова Т.М., Мертвецов Н.П., Аммосов А.Д., Сидоров В.Н. Изучение функционального состояния ядрышкового организатора в политенных хромосомах разных тканей *Chironomus thummi* с помощью гибридизации нуклеиновых кислот *in situ* // Цитология. 1982. Т. 24, № 8. С. 863–868.
- Кикнадзе И.И., Зайниев Г.А., Панова Т.М., Захаренко Л.П., Истомина А.Г., Потапов В.А. Идентификация хромомеров BRc, BRb, BRa и молекулярно-цитологическая организация колец Бальбиани *Chironomus thummi* // Цитология. 1985. Т. 27, № 3. С. 376–385.
- Кикнадзе И.И., Колесников Н.Н., Каракин Е.И., Козога В.А., Щербаков Д.Ю., Айманова К.Г., Агапова О.А., Зайниев Г.А., Копанцев Е.П., Себелева Т.Е. Организация и экспрессия генов тканеспецифической функции у Diptera. Новосибирск: Наука, 1985. 237 с.
- Kiknadze I.I., Zainiev G.A., Panova T.M., Istomina A.G., Zacharenko L.P., Potapov W.A. Identification of Balbiani Ring chromomeres in *Chironomus thummi* polytene chromosomes // Biol. Zbl. 1985. V. 104. P. 113–123.
- Зайниев Г.А., Баумляйн Х., Вобус У., Колесников Н.Н., Кикнадзе И.И., Захаренко Л.П., Панова Т.М., Блинов А.Г. Микроклонирование ДНК района A1-2 хромосомы IV *Chironomus thummi*, содержащего кольцо Бальбиани КБа // Цитология. 1985. Т. 27, № 5. С. 528–533.
- Kopantzev E.P., Karakin E.I., Kiknadze I.I. Tissue-specific secretory proteins of the salivary glands of *Chironomus thummi*: an electrophoretic and immunochemical analysis // Chromosoma. 1985. V. 92, N 3. P. 283–289.
- Кикнадзе И.И., Керкис И.Е. Сравнительный анализ рисунка дисков политенных хромосом видов-двойников комаров хирономусов группы *plumosus* из Западной Сибири // Цитология. 1986. Т. 28, № 4. С. 430–436.
- Богачев С.С., Блинов А.Г., Блинов В.М., Гайдамакова Е.К., Колесников Н.Н., Кикнадзе И.И., Шахмурадов И.А. Некоторые структурные

- элементы последовательности ДНК из района кольца Бальбиани (КБа) хромосомы IV *Chironomus thummi* // Докл. АН СССР. 1986. Т. 288, № 1. С. 230–233.
- Кикнадзе И.И., Колесников Н.Н., Панова Т.М., Гайдамакова Е.К., Блинов А.Г., Филиппова М.А. Мобильные генетические элементы генома хирономид. 1. Локализация клона рCth C1.2HR в политенных хромосомах подвидов *Chironomus thummi thummi* Kieffer, *C. th. piger* Strenzke и их гибридов // Генетика. 1987. Т. 23, № 8. С. 1366–1376.
- Kiknadze I.I. Chromosomal polymorphism in natural populations of the *plumosus* species-group of West Siberia (Diptera, Chironomidae) // Entomol. Scand. 1987. Suppl. 29. P. 113–121.
- Богачев С.С., Блинов А.Г., Колесников Н.Н., Блинов В.М., Федоров С.П., Гайдамакова Е.К., Панова Т.М., Кикнадзе И.И. Анализ последовательности ДНК из тканеспецифического пуфа КБа *Chironomus thummi* // Докл. АН СССР. 1987. Т. 296, № 6. С. 1473–1476.
- Filippova M.A., Gunderina L.I., Kiknadze I.I. Enzyme and chromosomal polymorphisms of sibling species *Chironomus balatonicus* and *C. plumosus* // Isozyme Bull. 1987. V. 20. P. 27.
- Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И., Филиппова М.А., Серая Е.И. Хромосомный полиморфизм в лабораторных и природных популяциях *Chironomus thummi* // Генетика. 1988. Т. 24, № 10. С. 1795–1805.
- Кикнадзе И.И., Блинов А.Г., Колесников Н.Н. Молекулярно-цитологическая организация генома хирономид // Структурно-функциональная организация генома / Ред. В.К. Шумный. Новосибирск: Наука, 1989. С. 4–58.
- Гундерина Л.И., Филиппова М.А., Кикнадзе И.И. Генетическая характеристика природных и лабораторных популяций *Chironomus thummi* Kieff. // Генетика. 1989. Т. 25, № 1. С. 57–66.
- Kerkis I.E., Kiknadze I.I., Filippova M.A., Gunderina L.I. Cytogenetic differentiation of *Chironomus* species of the *plumosus* group // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. Suppl. 2. P. 103–114.
- Istomina A.G., Kiknadze I.I. Electron microscopy of Balbiani rings and nucleoli of *Chironomus* species of the *plumosus* group // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. Suppl. 2. P. 103–114.
- Kiknadze I.I., Kerkis I.E., Shilova A.I., Filippova M.A. A review of the species of the genus *Lipiniella* Shilova (Diptera). 1. *L. arenicola* Shil. and *L. moderata* Kalug. // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. Suppl. 2. P. 115–128.
- Filippova M.A., Gunderina L.I., Kiknadze I.I. A population-genetic study of the species of the *Chironomus* genus (Diptera, Chironomidae) // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. Suppl. 2. P. 195–206.
- Gunderina L.I., Filippova M.A., Kiknadze I.I. Genetic variation and differentiation in laboratory and natural populations of *Chironomus thummi* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 1989. Suppl. 2. P. 209–218.
- Зыбина Е.В., Зыбина Т.Г., Железова А.И., Кикнадзе И.И., Штейн Г.И. Клетки трофобласта серебристо-чёрной лисицы: их особенности и полиплоидизация // Цитология. 1989. Т. 31, № 4. С. 492–493.
- Kiknadze I.I., Lopatin O.E., Kolesnikov N.N., Gunderina L.I. The midge *Chironomus thummi* // Animal Species for Developmental Studies. Invertebrates. Consultants Bureau / Eds T.A. Dettlaff, S.G. Vassetzky. N.Y., 1990. V. 1. P. 133–178.
- Bogachev S.S., Blinov A.G., Kolesnikov N.N., Scherbik S.V., Taranin A.V., Sebeleva T.E., Baiborodin S.I., Kiknadze I.I. A tissue-specific puff (Balbiani ring a) in *Chironomus thummi* may contain a gene encoding a 67-kDa protein which exhibits non-tissue-specific expression // Gene. 1990. V. 96. P. 241–247.
- Kolesnikov N.N., Bogachev S.S., Scherbik S.V., Taranin A.V., Baiborodin S.I., Donchenko A.P., Sebeleva T.E., Kiknadze I.I. Structural elements of Balbiani ring BRa of *Chironomus thummi* // Nuclear Structure and Function / Eds J.R. Harris, I.B. Zbarsky. N.Y.: Plenum Press, 1990. P. 53–57.
- Кикнадзе И.И., Сириин М.Т., Филиппова М.А., Гундерина Л.И., Калачиков С.М. Изменения массы прицентромерного гетерохроматина – один из важных путей эволюции кариотипа у хирономид // Цитология. 1991. Т. 33, № 12. С. 90–98.
- Kiknadze I.I., Kerkis I.E., Nazarova N.K. Chromosomal polymorphism in natural populations of *Glyptotendipes paripes* Edw. (Diptera, Chironomidae) // Caryologia. 1991. V. 44, N 3/4. P. 233–250.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. Кариотип и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука, 1991. 115 с.
- Blinov A.G., Sobanov Y.V., Gaidamakova E.K., Bogachev S.S., Kolesnikov N.N., Filippova M.A., Kiknadze I.I. MEC: A transposable element from *Chironomus thummi* (Diptera) // Mol. Gen. Genet. 1991. V. 229. P. 152–154.
- Kiknadze I.I., Siirin M.T., Wülker W.T. Siberian species of the riihimkiensis-group in the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). 1. Karyotypes and morphology // Neth. J. Aquat. Ecol. (Amsterdam). 1992. V. 26, N 2/4. P. 163–171.
- Кикнадзе И.И., Айманова К.Г., Батлер М., Купер К. Пути редукции числа хромосом в

- кариотипической эволюции хирономид // Цитология. 1993. Т. 35, № 11/12. С. 96–104.
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И., Айманова К.Г., Филиппова М.А., Сиирин М.Т., Собанов Ю.В. Цитогенетический мониторинг природных популяций хирономид Алтая в условиях антропогенных загрязнений // Генетические эффекты антропогенных факторов среды. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1993. Вып. 1. С. 62–79.
- Кикнадзе И.И., Сиирин М.Т., Айманова К.Г. Кариологический анализ видов рода *Chironomus* из Тувы и Горного Алтая // Кариосистематика беспозвоночных животных. II. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН, 1993. С. 32–37.
- Кикнадзе И.И., Сиирин М.Т., Керкис И.Е., Айманова К.Г. Необычный цитологический комплекс у хирономид // Цитология. 1993. Т. 35, № 1. С. 46–52.
- Istomina A.G., Kiknadze I.I., Kerkis I.E. The karyotype of three *Cryptochironomus* species of West Siberia, USSR // Neth. J. Aquat. Ecol. 1993. V. 26, N 2/4. P. 139–144.
- Filippova M.A., Kiknadze I.I., Aimanova K.G., Fischer J., Blinov A.G. Homology of Balbiani rings among chironomid species and localization a new mobile element on the polytene chromosomes // Neth. J. Aquat. Ecol. 1993. V. 26, N 2/4. P. 123–128.
- Kiknadze I.I., Siirin M.T., Wülker W. Siberian species of the *riihimäkiensis*-group in the genus *Chironomus*. 2. Inversion polymorphism and cytophylogeny // Spixiana. 1994. Suppl. N 20. P. 115–125.
- Шумный В.К., Дыгало Н.Н., Осадчук А.В., Луценко Н.Д., Ахмерова Л.Г., Свечников К.В., Кадач Е.Б., Кикнадзе И.И. и др. Генетические эффекты радиационного и других антропогенных загрязнений на животных и растения Алтая // Вестник научной программы «Семипалатинский полигон». 1994. № 3. С. 48–62.
- Hankeln T., Filippova M.A., Kiknadze I.I., Aimanova K.G., Schmidt E.R. Centromeric heterochromatin and satellite DNA in the *Chironomus plumosus* species group // Genome. 1994. V. 37. P. 925–934.
- Int Panis L., Kiknadze I., Bervoets L., Aimanova K. Karyological identification of some species of the genus *Chironomus* Meigen, 1803 from Belgium // Bull. Annls. Soc. Roy. Belge. Ent. 1994. V. 130. P. 135–142.
- Butler M.G., Kiknadze I.I., Cooper J.K., Siirin M.T. Cytologically identified *Chironomus* species from lakes in North Dakota and Minnesota, USA // Chironomids: from Genes to Ecosystems / Ed. P. Cranston. CSIRO. Australia, 1995. P. 31–37.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G., Gunderina L.I., Cooper J.K. Global patterns of genetic diversity in the Holarctic midge *Camptochironomus tentans* // Bull. N. Am. Bentol. Soc. 1995. V. 12. P. 113.
- Кикнадзе И.И., Гольгина И.И., Истомина А.Г. К вопросу о картировании хромосомных плеч С и D у комара-звонца *Chironomus balatonicus* // Цитология. 1996. Т. 38, № 7. С. 674–679.
- 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. Сиб. издательская фирма РАН, 1996. 166 с.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G., Gunderina L.I., Cooper J.K. Geographic variation in the polytene chromosome banding pattern of the Holarctic midge *Chironomus Camptochironomus tentans* (Fabricius) // Can. J. Zool. 1996. V. 74. P. 171–191.
- Блинов А.Г., Щербик С.В., Кикнадзе И.И., Филиппова М.А., Айманова К.Г. Распределение NLRcTh1 non-LTR ретротранспозона ограничено родом *Chironomus* // Генетика. 1996. Т. 32, № 12. С. 1616–1622.
- Кикнадзе И.И., Андреева Е.Н., Истомина А.Г., Батлер М.Дж. Кариофонд голарктической хирономиды *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) // Цитология. 1998. Т. 40, № 10. С. 900–912.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Aimanova K.G., Andreeva E.N., Martin J., Gunderina L.I. Divergent cytogenetic evolution in Nearctic and Palearctic populations of sibling species in the subgenus *Camptochironomus* Kieffer. // Can. J. Zool. 1998. V. 76, N 2. P. 361–376.
- Андреева Е.Н., Кикнадзе И.И., Айманова К.Г. Сравнительный анализ рисунка дисков политенных хромосом близких видов *Glyptotendipes salinus* Michailova и *G. barbipes* Staeger // Цитология. 1998. Т. 40, № 11. С. 972–979.
- Burlak V.A., Golygina V.V., Kiknadze I.I. Larvae of *Chironomus* can have a different susceptibility to the entomopathogenic bacterium *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* in dependence on different inversion genotypes // Newslet of Chironomus. 1998. N 11. P. 10–11.
- Wülker W., Kiknadze I.I., Kerkis I.E., Nevers P. Chromosomes, morphology, ecology and distribution of the *Sergentia bauery*, spec. nov., *S. prima* Proviz & Proviz, 1997 and *S. coracina* Zett. 1824 // Spixiana. 1998. V. 22, N 1. P. 69–81.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Гольгина В.В. Внутривидовая дифференциация цитогенетической структуры природных популяций *Chironomus plumosus* L. — центрального вида группы видов-двойников // Генетика. 1999. Т. 35, № 2. С. 193–202.
- Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И. Межвидовая дифференциация цитогенетической структу-

- ры видов-двойников *Chironomus plumosus* L., *Chironomus balatonicus* Dévai, Wülker, Scholl (Chironomidae: Diptera) // Генетика. 1999. Т. 35, № 9. С. 1191–1198.
- Butler M.G., Kiknadze I.I., Golygina V.V., Martin J., Istomina A.G., Wülker W.F., Sublette J.E., Sublette M.F. Cytogenetic differentiation between Palearctic and Nearctic populations of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Genome. 1999. V. 5, N 42. P. 797–815.
- Shobanov N.A., Kiknadze I.I., Butler M.G. Palearctic and Nearctic *Chironomus Camptochironomus tentans* (Fabricius) are different species // Entomol. Scand. 1999. V. 30. P. 311–322.
- Contreras-Lichtenberg R., Kiknadze I.I. *Hyptotendipes ospeli*, a new species from the Netherlands (Diptera, Nematocera, Chironomidae) // Entomol. Berichten, Amsterdam. 1999. V. 60, N 2. P. 21–30.
- Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И., Батлер М. Дж., Мартин Дж. Дивергенция кариотипов голарктических видов-близнецов *Camptochironomus* в Палеарктике и Неарктике // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 160–167.
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г. Кариотипы и хромосомный полиморфизм сибирских видов хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сиб. экол. журнал. 2000. № 4. С. 445–460.
- Айманова К.Г., Кикнадзе И.И., Андреева Е.Н., Сейсебаев А.Т. Цитологическая идентификация видов хирономид из водоемов бывшего Семипалатинского испытательного полигона // Сиб. экол. журнал. 2000. № 4. С. 503–509.
- Kiknadze I.I., Butler M.G., Golygina V.V., Martin J., Wülker W.F., Sublette J.E., Sublette M.F. Intercontinental karyotypic differentiation of *Chironomus entis* Shobanov, a Holarctic member of the *C. plumosus* group (Diptera, Chironomidae) // Genome. 2000. V. 43. P. 857–873.
- Golygina V.V., Istomina A.G., Kiknadze I.I. Chromosomal polymorphism in natural populations of *Chironomus balatonicus* Dévai, Wülker et Scholl // Late 20th century research on Chironomidae / Ed. O. Hoffrichter. Aachen: Shaker-Verlag, 2000. P. 89–92.
- Golygina V.V., Kiknadze I.I., Kuropatov D., Fedotov A.M., Kolchanov N.A. Development of the *Chironomus*-NPCV database: natural populations and chromosomal variability // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia: informational technologies and modelling. Novosibirsk: IC&G, 2000. V. 1. Part 2. P. 167–169.
- Гольгина В.В., Кикнадзе И.И. Кариотипы вида *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) в Палеарктике // Цитология. 2001. Т. 43, № 5. С. 507–519.
- Кикнадзе И.И., Гольгина В.В., Филиппова М.А. Доказательство видоспецифической перичентрической инверсии в кариотипе хирономиды *Chironomus balatonicus* // Цитология. 2002. Т. 44, № 1. С. 97–101.
- Shobanov N.A., Wülker W.F., Kiknadze I.I. *Chironomus albimaculatus* sp.n. and *C. tricolora* sp.n. (Diptera, Chironomidae) from Polar Russia // Aquatic Insects. 2002. V. 24, N 3. P. 169–188.
- Сириин М.Т., Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Катохин А.В., Карагодин Д.А., Кикнадзе И.И. Молекулярно-цитогенетическая характеристика В-хромосом хирономид (Diptera, Chironomidae) // Цитология. 2003. Т. 45, № 6. С. 582–589.
- Golygina V.V., Martin J., Kiknadze I.I., Siirin M., Ivanchenko O.V., Makarchenko E.A. *Chironomus suwai*, a new species of the *plumosus* group (Diptera, Chironomidae) from Japan // Aquatic Insects. 2003. V. 25, N 3. P. 177–189.
- Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Макаренченко Е.А., Катохин А.В., Гольгина В.В. Кариотип и хромосомный полиморфизм хирономиды *Chironomus yoshimatsui* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журнал. 2003. Т. 82, № 10. С. 1215–1221.
- Kiknadze I.I., Gunderina L.I., Istomina A.G., Gusev V.D., Nemytikova L.A. Similarity analysis of inversion banding sequences in chromosomes of *Chironomus* species (breakpoint phylogeny) // Bioinformatics of Genome Regulation and Structure / Eds N. Kolchanov, R. Hofstaedt. Boston–Dordrecht–London: Kluwer Acad. Publ., 2003. P. 245–253.
- Кикнадзе И.И., Гольгина В.В., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. Закономерности хромосомного полиморфизма при дивергенции популяций и видов у хирономид (Diptera, Chironomidae) // Сиб. экол. журнал. 2004. Т. 11, № 5. С. 635–652.
- Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И., Истомина А.Г., Гусев В.Д., Мирошниченко (Немыткова) Л.А. Реконструкция хромосомной эволюции в роде *Chironomus* // Евразийский энтомолог. журнал. 2004. Т. 3, № 4. С. 265–275.
- Kiknadze I.I., Wang Xh., Istomina A.G. Karyotype of *Prosilocerus akamusi* (Tokunaga) from China (Diptera: Chironomidae) // Zootaxa. 2004. V. 765. P. 1–8.

И.К. Захаров, В.К. Шумный

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск
Новосибирский государственный университет