

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ  
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 575.822

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОФОНДОВ *Chironomus plumosus* (Diptera,  
Chironomidae) ИЗ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
В ПЕРИОД ЛОКАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

© 2021 г. В. В. Большаков\*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

\*e-mail: victorb@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.08.2020 г.

После доработки 12.09.2020 г.

Принята к публикации 05.11.2020 г.

Представлены результаты анализа кариотипов личинок *Chironomus plumosus* L., 1758 из Рыбинского водохранилища, собранных в период 2016–2019 гг. У 367 особей обнаружено 14 последовательно-стей дисков политенных хромосом. Кариофонд исследуемой популяции дополнен 23 новыми кариотипическими сочетаниями, и за весь период нашего наблюдения (2013–2019 гг.) для 1013 особей составил 136 комбинаций. Частота встречаемости “стандартного” кариотипа достигает 0.7%, также увеличилась частота встречаемости характерных для водохранилища последовательностей *pluA3* и *pluA4*. Значительно возросла частота встречаемости сочетания *pluE1.2*. Отмечается тенденция к сокращению внутривидовых цитогенетических расстояний. Проведен анализ различий в частоте встречаемости отдельных последовательностей за весь период наблюдений.

**Ключевые слова:** Diptera, Chironomidae, хромосомы, адаптация, *Chironomus plumosus*, глобальное потепление

**DOI:** 10.31857/S0320965221030025

ВВЕДЕНИЕ

Личинки *Chironomus plumosus* L., 1758 считаются удобной моделью для изучения микроэволюционных и видообразовательных процессов. Это обусловлено высокой изменчивостью вида на разных уровнях организации (Шобанов, 1994б; Gunderina et al., 1999а; Bolshakov, Andreeva, 2012; Большаков, 2013; Kiknadze et al., 2016; Ложкина и др., 2019), обеспечивающих высокую экологическую пластичность. Чтобы судить об адаптивной значимости отдельных инверсионных вариантов плеч хромосом и их сочетаний (кариотипов), достаточно собрать и изучить кариотипы личинок одной генерации в осенний период и весной перед вылетом имаго; чтобы оценить устойчивость цитогенетической структуры популяции необходимо сравнить весенние и осенние сборы, относящиеся к разным генерациям, в том числе, и разным сезонам (Gunderina et al., 1999b).

С момента публикации нашей статьи по влиянию гидроклиматических условий на структуру кариофона *Ch. plumosus* (Большаков, 2017) появились работы, посвященные изменениям, происходящим в Рыбинском водохранилище в последние годы (Герасимов и др., 2018; Лазарева и др., 2018; Korneva et al., 2019), и подтверждаю-

щие наши наблюдения. В результате климатических изменений на р. Волге отмечено увеличение стока в зимний период в течение последних 40 лет, а 2017 г. стал самым многоводным за весь период наблюдения; прогрев поверхности воды в 2015–2016 гг. превышал среднемноголетние значения на 1.5–6.0°C, еще выше температура поднималась в августе 2017 г. (Герасимов и др., 2018). В летние месяцы 2011–2015 гг. содержание кислорода в слое воды 1–2 м над дном стало <4 мг/л (<50% насыщения), почти ежегодно в июле и августе в озеровидной части водохранилища вдоль затопленных русел рек Волга, Молога и Шексна содержание кислорода в слое воды 1–7 м над дном снижалось до 1–4 мг/л, на отдельных участках это наблюдали в течение 3 мес (Korneva et al., 2019). Опасно низкое для животных содержание кислорода на границе вода–грунт отмечали и в августе 2016 г. (Герасимов и др., 2018). В целом, 2018 г. стал четвертым самым теплым годом за всю историю инструментальных наблюдений, а период 2015–2018 гг. – самым теплым четырехлетним периодом на территории суши и акваториях Мирового океана; самым теплым пока остается 2016 г. (Груза и др., 2019).

Вследствие потепления климата происходят изменения условий обитания гидробионтов, прежде всего кислородного режима и минерализации воды, что в свою очередь приводит к изменению таксономического состава организмов водных сообществ (Korneva et al., 2019), в том числе и хирономид. За время наших наблюдений (2013–2019 гг.) количество личинок *Ch. agilis* в пробах неуклонно возрастало, в 2019 г. достигало на некоторых участках водохранилища (например, ст. Брейтово и Коприно) 20–30% всех собранных там личинок (в 2013–2016 гг. было 1–5%). Общее количество всех собранных личинок сокращалось. Кроме этого, происходят незаметные на первый взгляд изменения, которые могут не отражаться на количестве особей и морфологических характеристиках, а затрагивают кариофонды целых популяций. Настоящая работа продолжает наши многолетние исследования (Шобанов, 1994б; Большаков, 2017; Большаков, Шобанов, 2017).

Цель работы – изучить изменчивость и оценить устойчивость цитогенетической структуры *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища в период потепления климата (2013–2019 гг.).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили личинки *Ch. plumosus*, собранные нами из русловой части Рыбинского водохранилища во время стандартного рейса. Карта-схема расположения точек сбора дана ранее (Большаков, 2017; Большаков, Шобанов, 2017). Всего в период с 2013 по 2019 гг. изучены кариотипы 1013 личинок, из них 367 с октября 2016 г. по май 2019 г., и включены в анализ впервые.

Материал собирали дночерпателем Экмана–Берджа с площадью захвата 1/40, собранный грунт промывали через сито с размером ячеек 1 мм. Глубина в точках сбора изменялась с 12 до 16 м, грунт – серый ил. Разбор проб и фиксацию личинок в смеси этанола и ледяной уксусной кислоты (3 : 1) проводили на экспедиционном судне. Для окрашивания политенных хромосом использовали стандартную этилорсеиновую методику (Демин, 1989). Фотографирование хромосом проводили на микроскопе “Микромед-6С” с видеоокуляр “TourCam5.1”, объективами  $\times 40$  и  $\times 100$ .

Для видовой идентификации по кариотипу использовали цитофотокарты из Атласа “Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini” (Кикнадзе и др., 1991) и “Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*” (Kiknadze et al., 2016). Картировали по модернизированной системе Максимовой (1976). Инверсионные варианты хромосомных плеч обозначали по Шобанову (1994а, 1994б). Для плеча А хромосомы I дополнительно приведены обозначения по систе-

ме Кейла (Keyl, 1962; Kiknadze et al., 2016), в ней последовательность *pluA2* соответствует *pluA1* в системе Максимовой (Максимова, 1976; Шобанов, 1994а), и наоборот, *pluA1* соответствует *pluA2*.

Для расчета величины цитогенетических расстройств применяли индекс Нэя (Nei, 1972), для определения соответствия распределению Харди–Вайнберга использовали пакет GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012), достоверность различий частот последовательностей определяли с помощью критерия Фишера.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа кариотипов 367 личинок *Ch. plumosus* (табл. 1) обнаружено 14 последовательностей (инверсионных вариантов плеч хромосом) (табл. 2), формирующих 86 кариотипических сочетаний.

**Хромосома I (AB).** В плече А обнаружено 4 последовательности: *pluA1*, *pluA2*, *pluA3* и *pluA4* (Максимова, 1976; Шобанов, 1994а); в плече В – 2 последовательности: *pluB1* и *pluB2*.

**Хромосома II (CD).** В плече С обнаружено 2 последовательности: *pluC1* и *pluC2*; в плече D – 2 последовательности: *pluD1* и *pluD2*.

**Хромосома III (EF).** В плече E обнаружено 2 последовательности: *pluE1* и *pluE2*; в плече F – одна последовательность *pluF1*.

**Хромосома IV (G).** Плечо G. Мономорфно. Гомологи всегда не спарены. Стандартная последовательность *pluG1*.

Всего за время наших наблюдений для 1013 особей из Рыбинского водохранилища отмечено 136 кариотипов. За 2016–2019 гг. кариофонд популяции пополнился 23 новыми кариотипическими сочетаниями (Большаков, 2017). В этот период количество собранных личинок резко сократилось, в некоторых случаях, в частности в осенний период, нами не найдено ни одной личинки (табл. 1). Хотя осенью количество личинок сокращалась, в весенний период их численность несколько восстанавливалась, возможно, за счет увеличения размеров личинок, которые отфильтровывались при сборе материала. Также, в осенний период качественному (полноценному) сбору личинок мешало сильное волнение, препятствующее стабилизации судна над исследуемым участком.

За период 2013–2019 гг. основными последовательностями остались *pluB2* (от 79 до 100%) и *pluC2* (от 17 до 100%). Прежде всего, стоит отметить рост частоты встречаемости последовательности *pluE2* с 35.1% (2013–2016 гг.) до 52.3% (2017–2019 гг.) (Большаков, 2017). Именно они чаще всего встречаются в преобладающих кариотипических сочетаниях. В виде сочетаний A1.1 B2.2 C1.2 D1.1 E1.2 F1.1, A1.1 B1.2 C1.2 D1.1 E1.2

**Таблица 1.** Характеристика *Ch. plumosus* на разных участках Рыбинского водохранилища

Станция, координаты	Дата	<i>n</i>	ГК	ГТЗ	ГТЗ особей, %	ГТЗ на особь
Молога, 58°12'826" с.ш., 38°27'510" в.д.	25.10.2016	5	5	8	40	1.6
	12.05.2017	25	22	49	80	2.0
	24.05.2017	12	11	26	92	2.2
	18.05.2018	10	8	18	100	1.8
	02.10.2018	22	20	37	77	1.7
	07.05.2019	19	17	41	100	2.2
Коприно, 58°04'262" с.ш., 38°18'080" в.д.	12.05.2017	25	18	47	88	1.9
	24.05.2017	12	9	24	100	2.0
	18.05.2018	13	9	16	85	1.2
	07.07.2018	3	3	7	100	2.3
	02.10.2018	29	20	47	86	1.6
	07.05.2019	15	9	26	100	1.7
Средний двор, 58°30'444" с.ш., 38°20'943" в.д.	12.05.2017	6	4	10	100	1.7
	07.05.2019	2	2	2	100	1.0
Брейтово, 58°19'319" с.ш., 37°56'944" в.д.	25.10.2016	4	4	7	100	1.8
	12.05.2017	31	23	59	97	1.9
	24.05.2017	15	15	22	80	1.5
	17.07.2018	20	19	43	90	2.2
	18.05.2018	38	28	77	87	2.0
	02.10.2018	35	28	79	97	2.3
	07.05.2019	26	25	51	88	2.0

Примечание. *n* – количество исследованных личинок, ГК – количество геномных комбинаций (или кариотипических сочетаний), ГТЗ – количество гетерозигот у особей (*n*), ГТЗ, % – частота встречаемости гетерозиготных особей, ГТЗ на особь – количество гетерозиготных инверсий на одну особь.

F1.1, A1.1 B2.2 C1.2 D1.1 E1.1 F1.1, A1.1 B1.2 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 и A1.1 B2.2 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1, они отмечены нами у 26.2% особей. Стандартный кариотип A1.1 B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 за все время найден лишь у семи особей (0.7%). Встречаемость характерных для Рыбинского водохранилища последовательностей *pluA3* и *pluA4* также изменилась. Частота *pluA3* уменьшилась с 27 до 21.8%, а *pluA4* возросла с 4 до 8.7%. При этом на ст. Брейтово, где в кариотипе особей *pluA4* обычно отсутствовала, либо была редкой, по данным 2016–2019 гг., частота ее встречаемости могла достигать 25%. Впервые для ст. Средний двор отмечена последовательность *pluD2* в гомозиготе (табл. 2). Так же впервые с 1991 г. (Шобанов, 1994б) нами обнаружена *pluE2* в гомозиготном состоянии. Отсутствовали особи с *pluF2* и *pluA2.2*, периодически отмечавшиеся ранее. Частоты встречаемости остальных последовательностей и уровень гетерозиготности изменились незначительно (табл. 1).

Анализ цитогенетических расстояний (Nei, 1972) выявил общую тенденцию к уменьшению внутривидовых различий (табл. 3): на ст. Молога с 0.014 (2013–2016 гг.) до 0.007 (2017–

2019 гг.), на ст. Брейтово с 0.016 до 0.006 (Большаков, 2017). На ст. Коприно наблюдался рост цитогенетических дистанций с 0.016 до 0.021, однако, если исключить сбор 17.07.2018 г., где найдено лишь три личинки, то получается значение 0.017, т.е. изменения незначительные. На ст. Средний двор проведение анализа было затруднено из-за низкой численности личинок в 2017 и 2019 гг. – две и шесть личинок соответственно. Вероятно, это свидетельствует о том, что условия в водохранилище стали способствовать отбору конкретных кариотипов.

Проверено соответствие наших данных распределению Харди–Вайнберга (табл. 4). В 2017 г. на ст. Коприно у личинок отмечен избыток гетерозигот *pluE1.2* (+13.2%), недостаток гомозигот *pluE1.1* (–6.6%) и *pluE2.2* (–6.6%), на ст. Брейтово также наблюдался избыток гетерозигот *pluE1.2* (+11.4%) и недостаток гомозигот *pluE1.1* (–5.7%) и *pluE2.2* (–5.7%). В 2018 г. на ст. Молога был недостаток гетерозигот *pluC1.2* (–18%), избыток гомозигот *pluC1.1* (+9%) и *pluC2.2* (+9%), на ст. – избыток гетерозигот *pluE1.2* (+15%), недостаток гомозигот *pluE1.1* (–7.5%) и *pluE2.2* (–7.5%). В

**Таблица 2.** Частоты встречаемости инверсионных вариантов хромосомных плеч у *Ch. plumosus* на разных участках Рыбинского водохранилища

Дата	Сочетания инверсионных вариантов плеч хромосом																	
	А					В			С			D			E			
	1.1	1.2	2.3	1.3	1.4	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	2.2	
Ст. Молога																		
25.10.2016	0.80	—	—	—	0.20	—	0.60	0.40	0.40	0.20	0.40	1.00	—	—	0.40	0.60	—	
12.05.2017	0.68	0.04	—	0.20	0.08	0.08	0.52	0.40	0.36	0.36	0.28	0.72	0.24	0.04	0.48	0.52	—	
24.05.2017	0.58	—	—	0.33	0.08	0.08	0.42	0.50	0.42	0.42	0.17	0.67	0.33	—	0.42	0.58	—	
18.05.2018	0.80	—	—	0.10	0.10	0.10	0.30	0.60	0.30	0.50	0.20	0.70	0.30	—	0.50	0.50	—	
02.10.2018	0.59	—	—	0.18	0.23	0.09	0.32	0.59	0.45	0.32	0.23	0.68	0.18	0.14	0.36	0.45	0.18	
07.05.2019	0.68	—	—	0.16	0.16	0.21	0.53	0.26	0.26	0.53	0.21	0.74	0.21	0.05	0.42	0.58	—	
Ст. Коприно																		
12.05.2017	0.76	0.04	—	0.20	—	0.04	0.36	0.60	0.28	0.60	0.12	0.80	0.16	0.04	0.48	0.52	—	
24.05.2017	0.67	—	—	0.25	0.08	—	0.25	0.75	0.08	0.67	0.25	0.75	0.25	—	0.50	0.50	—	
18.05.2018	0.69	—	—	0.23	0.08	—	0.46	0.54	0.62	0.31	0.08	1.00	—	—	0.85	0.15	—	
07.07.2018	0.33	—	—	0.67	—	—	—	1.00	0.33	0.67	—	0.33	0.67	—	0.67	0.33	—	
02.10.2018	0.79	—	—	0.14	0.07	0.03	0.31	0.66	0.31	0.45	0.24	0.86	0.14	—	0.48	0.52	—	
07.05.2019	0.80	—	—	0.20	—	—	0.20	0.80	0.47	0.47	0.07	0.87	0.07	0.07	0.20	0.80	—	
Ст. Средний двор																		
12.05.2017	0.67	—	—	0.17	0.17	0.17	0.17	0.67	0.83	0.17	—	0.83	0.17	—	0.17	0.83	—	
07.05.2019	0.50	0.50	—	—	—	—	—	1.00	—	0.50	0.50	0.50	—	0.50	1.00	—	—	
Ст. Брейтово																		
25.10.2016	0.75	—	—	—	0.25	—	0.50	0.50	—	0.50	0.50	1.00	—	—	0.50	0.50	—	
12.05.2017	0.84	—	—	0.16	—	0.13	0.52	0.35	0.39	0.39	0.23	0.68	0.32	—	0.48	0.52	—	
24.05.2017	0.67	—	0.07	0.20	0.07	0.13	0.40	0.47	0.33	0.40	0.27	0.93	0.07	—	0.60	0.40	—	
17.07.2018	0.71	—	—	0.18	0.11	0.05	0.42	0.53	0.39	0.45	0.16	0.68	0.32	—	0.45	0.55	—	
18.05.2018	0.55	0.05	—	0.25	0.15	0.10	0.35	0.55	0.15	0.55	0.30	0.75	0.25	—	0.45	0.55	—	
02.10.2018	0.51	0.03	—	0.37	0.09	0.09	0.40	0.51	0.26	0.49	0.26	0.63	0.34	0.03	0.46	0.54	—	
07.05.2019	0.58	—	—	0.35	0.08	0.15	0.42	0.42	0.27	0.42	0.31	0.85	0.15	—	0.46	0.54	—	

**Таблица 3.** Средние значения цитогенетических расстояний (Nei, 1972) внутри и между популяциями *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища в 2013–2016 (над чертой) и 2017–2019 гг. (под чертой)

Станция	Молога	Коприно	Средний двор	Брейтово
Молога	<u>0.014</u> 0.007	—	—	—
Коприно	<u>0.021</u> 0.019	<u>0.019</u> 0.016	—	—
Средний двор	<u>0.032</u> 0.058	<u>0.038</u> 0.058	<u>0.057</u> 0.173	—
Брейтово	<u>0.013</u> 0.007	<u>0.022</u> 0.018	<u>0.034</u> 0.060	<u>0.013</u> 0.006

2019 г. на ст. Коприно отмечен избыток гетерозигот *pluE1.2* (+32%), недостаток *pluE1.1* (–16%) и *pluE2.2* (–16%). По всему водохранилищу в 2017 и 2018 гг. наблюдался избыток гетерозигот *pluE1.2*

(13.8% и 10% соответственно) и недостаток гомозигот *pluE1.1* (–6.9% и –5%) и *pluE2.2* (–6.9% и –5%) Весной 2019 г. в обобщенной популяции зарегистрирован недостаток гетерозигот *pluD1.2* (–6.8%),

избыток гомозигот *pluD1.1* и *pluD2.2* (по +3.4%), избыток *pluE1.2* (+18%), недостаток *pluE1.1* и *pluE2.2* (по –9%). Таким образом, с 2015 г. до 2019 г. можно проследить тенденцию увеличения частоты встречаемости *pluE1.2*.

Результаты анализа различий в частоте встречаемости отдельных последовательностей в популяциях по критерию Фишера за период 2013–2016 гг. представлены ранее (Большаков, 2017). Прежде всего, нас интересуют изменения, происходящие в популяциях в течение одного сезона как одной, так и нескольких генераций. На ст. Молога частоты встречаемости последовательностей в хромосомном плече А из выборки 02.10.2018 г. достоверно ( $p < 0.05$ ) отличаются от таковых 21.05.2013, 03.09.2013, 17.09.2015 и 07.05.2019 от 03.09.2013 гг. В плече В имеются отличия выборки 07.05.2019 г. от выборок 06.05.2016 г. и 22.07.2016 г. Зарегистрированы достоверные различия (в >2 раза) при сезонном переходе “осень–весна” 02.10.2018 и 07.05.2019 гг. – количество перезимовавших личинок с *pluB1.1* возрастает с 9 до 21%, а с *pluB2.2* снижается с 59 до 26%. В плече С отмечены различия между весенними сборами хирономид – 24.05.2017 г. отличается от 06.05.2016 и 20.05.2016 гг. В плече D, как и ранее, сбор 22.07.2016 г. отличается от 12.05.2017, 24.05.2017 и 02.10.2018 гг., кроме этого, он значительно ( $p < 0.07$ ) отличается и от других сборов. В плече Е имеются достоверные различия большинства сборов 2013–2016 гг. от 02.10.2018 г., однако в период с 25.10.2016 по 07.05.2019 гг. различия не обнаружены. В плече F картина аналогична таковой в плече Е из-за исчезновения *pluF2*. На ст. Коприно в плечах А, В и D в период 2017–2019 гг. достоверных различий не выявлено. В плече С достоверно отличался сбор 24.05.2017 г. от 18.05.2018 и 07.05.2019 гг. В плечах Е и F также выявлены различия, обусловленные преобладанием *pluE1.2* и исчезновением *pluF2*. На ст. Средний двор различий не обнаружено, вероятно, из-за малой выборки. На ст. Брейтово значимые различия в плечах В, С, D, Е и F отсутствовали. В плече Е сбор 16.09.2016 г. отличался от большинства предшествующих и всех сборов в 2018 и 2019 гг. При сравнении популяций по критерию Фишера за период 2013–2019 гг. выявлены отличия от ранее полученных данных 2013–2016 гг. Наибольшие отличия по четырем плечам хромосом В, С, Е и F, как и ранее, были между соседними станциями Молога и Коприно (табл. 5). Количество различий между ст. Молога и ст. Брейтово увеличилось до трех: В, С и F, ранее только А (Большаков, 2017). Однако между ст. Коприно и Брейтово, наоборот, сократилось с четырех до одного – с А, В, С, F до А соответственно. Также с трех (А, В, С) до одного (С) плеча сократилось различие между станциями Средний двор и Брейтово соответственно. Продолжалось накопление различий между ст. Молога и остальными станциями, меж-

**Таблица 4.** Отклонения от распределения Харди–Вайнберга частот инверсионных вариантов в хромосомных плечах С, D и E в 2017–2019 гг. у *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища

Станция	2017 г.	2018 г.	2019 г.
Молога	–	С	–
Коприно	Е	–	Е
Брейтово	Е	Е	–
Все районы	Е	Е	DE

**Таблица 5.** Оценка достоверности межпопуляционных различий частот встречаемости инверсионных вариантов хромосом по критерию Фишера у *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища (2013–2019 гг.)

Станция	Молога	Коприно	Средний двор
Коприно	VCEF	–	–
Средний двор	В	–	–
Брейтово	BCF	А	С

Примечание. А, В, С, Е, F – плечи хромосом.

ду которыми, в свою очередь, количество различий сокращалось.

Полученные результаты позволили выявить последовательности дисков, частоты встречаемости которых значительно изменялись или оставались стабильными на протяжении всего периода исследования. Последовательности с наиболее стабильными значениями частот встречаемости находились в плечах А, В и D (кроме ст. Молога 07.05.2019 г.). Значительно большей изменчивостью обладают последовательности в плечах С, Е и F. Следует отметить, что частоты встречаемости последовательностей в плече С изменялись в течение короткого периода времени и в узком диапазоне, в то время как в плече Е изменения носили более долгосрочный характер, варьировали в широких пределах и были направлены в сторону увеличения частоты встречаемости гетерозигот. Если анализировать личинок *Ch. plumosus* Рыбинского водохранилища как единую популяцию, то обнаруживаются достоверные различия сборов 2013–2016 г. от 2017–2019 гг. по плечам С и Е, именно в этот период в водохранилище изменилась численность личинок и выросла частота встречаемости *pluE1.2*.

В результате инверсии может меняться активность некоторых генов, что является прямым следствием эффекта положения на хромосоме (Zhimulev, 1997). Известно, что у близкородственных видов, *Ch. tentans* Fabricius 1805, *Ch. pallidivittatus* Malloch 1915 и *Ch. riparius* Meigen 1804 в плечах Е и D находятся кластеры генов глобинов (Tichy, 1975, 1978, 1981; Schmidt, Keyl, 1988; Trewitt et al., 1988; Kao et al., 1995), иногда идентичные гло-

бины кодируются в нескольких кластерах (Antoine, Niessing, 1984; Antoine et al., 1987). Гемоглобин — основной дыхательный белок, растворенный непосредственно в гемолимфе личинок (English, 1969). Можно предположить, что и у исследуемого нами *Ch. plumosus* кластеры генов, ответственных за синтез глобинов, располагаются на тех же самых хромосомах, а изменения в частотах встречаемости *pluE1.2* могут способствовать увеличению синтеза отдельных гемоглобинов, дающих конкурентное преимущество своим носителям.

**Выводы.** Анализ кариотипов личинок *Chironomus plumosus* из Рыбинского водохранилища, собранных в период 2013–2019 гг., позволил выявить в цитогенетической структуре популяции изменения, которые носят не временный, а принимают постоянный характер. Растет частота встречаемости последовательностей *pluA3* и *pluA4*, обнаружена *pluE2* в гомозиготном состоянии. Ни разу не встречена *pluA2* в гомозиготе. Отмечены значительные отклонения от распределения Харди–Вайнберга по нескольким последовательностям, особенно заметно преобладание гетерозигот *pluE1.2*. Наблюдается тенденция к сокращению внутривидовых цитогенетических расстояний. Это может быть вызвано естественными причинами и быть результатом деятельности человека, или сочетанием этих факторов. Изменения в окружающей среде установить довольно сложно ввиду их комплексности, тем более, если они не носят катастрофического характера и не приводят к значительному сокращению численности популяции. Хируномиды обладают огромным запасом экологической пластичности, в их кариотипе заложен неисчерпаемый адаптационный потенциал, проявляющийся в изменении кариофонда, наблюдение за которым в долгосрочной перспективе позволяет оценить изменения, происходящие в окружающей среде.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность рецензентам за внимательное прочтение работы и ценные замечания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119102890013-3 “Приспособительные реакции гидробионтов, биохимические и молекулярно-генетические механизмы их устойчивого развития в составе водных экосистем”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.В. 2013. Адаптивная роль хромосомных инверсий у личинок рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.

Большаков В.В. 2017. Влияние изменения гидроклиматических условий на структуру кариофонда *Chironomus plumosus* L., (Diptera, Chironomidae) из Рыбинского водохранилища // Евраз. энтомол. журн. Вып. 16(6). С. 527.

Большаков В.В., Шобанов Н.А. 2017. Влияние микроусловий среды обитания на формирование цитогенетической структуры популяции *Chironomus plumosus* из Рыбинского водохранилища // Тр. Инстит. биол. внутр. вод РАН. Вып. 80(83). С. 20.

Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И. и др. 2018. Итоги комплексного исследования структуры и функционирования экосистем каскада волжских водохранилищ в 2017 г. // Экспедиционные исследования на научно-исследовательских судах ФАНО России и архипелаге Шпицберген в 2017 г. Тез. конф. 1. С. 178–187.

Груза Г.В., Ранькова Э.Я., Корнева И.А. и др. 2019. Особенности температурного режима у поверхности Земного шара в 2018 году // Фунд. и прикл. климатол. Вып. 1. С. 97.

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

Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука.

Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Инстит. биол. внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 47.

Ложкина Р.А., Шобанов Н.А., Антипов И.А., Большаков В.В. 2019. Особенности цитогенетической структуры популяции *Chironomus plumosus* (Linnaeus) (Diptera, Chironomidae) малого ручья (Удмуртская республика) // Биол. внутр. вод. № 4-2. С. 98. <https://doi.org/10.1134/S0320965219060093>

Максимова Ф.Л. 1976. К вопросу о кариотипе *Chironomus plumosus* L. // Цитология. Вып. 18. № 10. С. 1164.

Шобанов Н.А. 1994а. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). I. Стандартизация дисков политенных хромосом в системе Максимова // Цитология. Вып. 36. № 1. С. 117.

Шобанов Н.А. 1994б. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч // Цитология. Вып. 36. № 1. С. 123.

Antoine M., Niessing J. 1984. Intronless globin genes in the insect *Chironomus thummi thummi* // Nature. V. 310. P. 795.

Antoine M., Erbil C., Muench E. et al. 1987. Genomic organization and primary structure of five homologous pairs of intronless genes encoding secretory globins from the insect *Chironomus thummi thummi* // Gene. V. 56. P. 41.

Bolshakov V.V., Andreeva A.M. 2012. Peculiarities of structural organization of hemoglobin of *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae) // J. Evol. Biochem.

- Physiol. V. 48(3). P. 265.  
<https://doi.org/10.1134/S0022093012030024>
- English D.S. 1969. Ontogenetic changes in hemoglobin synthesis of two strains of *Chironomus tentans* // J. Embriol. Exp. Morph. V. 22. № 3. P. 465.
- Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Golygina V.V. 1999a. Intra-specific differentiation of the cytogenetic structure in natural populations of *Chironomus plumosus* L., the central species in the group of sibling species (Chironomidae: Diptera) // Russ. J. Genetics. V. 35. № 2. P. 142.
- Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Golygina V.V. 1999b. Intrapopulation differentiation of cytogenetic structure in species of the genus *Chironomus* (Chironomidae: Diptera) // Russ. J. Genetics. V. 35(3). P. 256.
- Kao W.-Ye., Hankeln T., Schmidt E., Bergtrom G. 1995. Sequence end evolution of the gene for the monomeric globin I and its linkage to genes coding for dimeric globins in the insect *Chironomus thummi* // J. Mol. Evol. V. 40. P. 354.
- Keyl H.G. 1962. Chromosomen evolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. V. 13. № 4. P. 464.
- Kiknadze I.I., Istomina A.G., Golygina V.V., Gunderina L.I. 2016. Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus*. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO".
- Korneva L.G., Lazareva V.I., Mineeva N.M. et al. 2019. The state and dynamics of biological communities in the Rybinsk Reservoir under climate changes // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 12. № 2. P. 160.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations // Amer. Natur. V. 106. P. 283.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. V. 6. P. 288.
- Peakall R., Smouse P.E. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // Bioinformatics. V. 28. P. 2537.
- Schmidt E.R., Keyl H.-G. 1988. *In situ* localization of two haemoglobine gene clusters in the chromosomes of 13 species of *Chironomus* // Chromosoma (Berl). V. 96. P. 353.
- Tichy H. 1975. Nature genetic basis and evolution of the hemoglobin polymorphism in *Chironomus* // J. Mol. Evol. V. 6. P. 39.
- Tichy H. 1978. Are the different *Chironomus* hemoglobins of monophyletic origin? // Acta Univ. Carolinae. Biologica. V. 1–2. P. 253.
- Tichy H. 1981. Studies on the evolutionary relationships between hemoglobins in *Chironomus pallidivittatus* and *Ch. tentans* // J. Mol. Evol. V. 18. P. 9.
- Trewitt P.M., Saffarini D.A., Bergtrom G. 1988. Multiple clustered genes of the haemoglobin VIIIB subfamily of *Chironomus thummi thummi* (Diptera) // Gene. V. 69. № 1. P. 91.
- Zhimulev I.F. 1997. Polytene chromosomes, heterochromatin, and position effect variegation // Adv. Genet. V. 37. P. 555.

## ***Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) Caryofunds Variability from the Rybinsk Reservoir during the Period of Climate Warming**

**V. V. Bolshakov\***

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
 Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

\*e-mail: victorb@ibiw.ru

The paper presents the results of analysis of karyotypes of larvae of *Chironomus plumosus* L., 1758 from the Rybinsk reservoir collected in 2016–2019. In 367 individuals 14 sequences were found. The karyofund of the studied population was enriched with 23 new genomic combinations, and for the whole period of our observation (2013–2019) for 1013 individuals 136 combinations were found. The frequency of occurrence of the “standard” genomic combination is 0.7%, and the frequency of occurrence of *pluA3* and *pluA4* sequences characteristic of the reservoir has also increased. The frequency of occurrence of the *pluE1.2* combination has increased significantly. There is a tendency to reduce intra-population cytogenetic distances. The analysis of differences in the frequency of occurrence of individual sequences over the entire period of observations was carried out.

**Keywords:** Diptera, Chironomidae, chromosomes, adaptation, *Chironomus plumosus*, global warming