

Влияние изменения гидроклиматических условий на структуру кариофонда *Chironomus plumosus* L., (Diptera, Chironomidae) из Рыбинского водохранилища

Impact of hydroclimate data variation on the karyotype structure of *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) from Rybinsk reservoir, Russia

В.В. Большаков
V.V. Bolshakov

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская обл., Борок 152742 Россия. E-mail: victorb@ibiw.yaroslavl.ru.

Institute for Biology of Inland Water RAS, Yaroslavskaya obl., Borok 152742 Russia.

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

Key words: Diptera, Chironomidae, chromosomes, adaptation, *Chironomus plumosus*, global warming.

Резюме. В период 2013–2016 годов было проанализировано 646 кариотипов личинок *Chironomus plumosus* L., 1758, собранных из Рыбинского водохранилища. Всего было обнаружено 15 последовательностей дисков хромосом формирующих 113 геномных комбинаций. При этом «стандартная» геномная комбинация была отмечена всего у 4-х особей. В кариотипе большинства особей присутствуют последовательности *pluB2* (63–100 %) и *pluC2* (58–100 %). Так же для популяции характерны редкие последовательности *pluA3* (до 45 %) и *pluA4* (до 33 %). Распределение различных последовательностей дисков хромосом по акватории водохранилища носит не случайный характер и имеет некоторые закономерности. Отмечены некоторые изменения в кариофонде особей из точки «Коприно», произошедшие в последние десятилетия, и связанные, вероятно, с глобальным потеплением, приводящим к переменам в окружающей среде.

Abstract. During 2013–2016, 646 karyotypes of *Chironomus plumosus* L., 1758 from Rybinsk reservoir were collected and analyzed; 15 sequences forming 113 genome combinations were detected. The «standard» genome combination had only 4 individuals. Most individuals in the studied populations were dominated by *pluB2* sequences (63–100 %) and *pluC2* (58–100 %). Rare for other populations sequences were common for Rybinsk reservoir, *pluA3* (up to 45 %) and *pluA4* (up to 33 %). Genome combinations were not evenly distributed over the reservoir. Recorded changes in karyotypes of individuals from the «Koprino» locality occurred in recent decades are probably associated with changes in the environment caused by global warming, the possible effect of which on chromosomal polymorphism and frequency of occurrence of chromosomal sequences is discussed.

The probable effect of the global warming to change in chromosomal polymorphism and frequency of occurrence of chromosomal sequences is discussed.

Введение

Обладая высоким уровнем полиморфизма как на биохимическом [Bolshakov, Andreeva, 2012], так

и на хромосомном [Kiknadze, 2016] личинки *Ch. plumosus* способны заселять самые разнообразные водоёмы. Было показано, что на структуру его генотипа в большей степени оказывают влияние факторы среды, чем географическое расположение водоёма [Shobanov, 1994c; Gunderina et al., 1999].

Изучение хромосомного полиморфизма *Chironomus plumosus* из Рыбинского водохранилища проводилось регулярно разными исследователями в период с 1974 по 2016 годы [Michailova, Petrova, 1991; Petrova et al., 1996; Shobanov, 1994c; Shobanov, Bolshakov, 2011]. В связи с тем, что водохранилище используется человеком для хозяйственных нужд, уровень воды в нём подвержен сильным колебаниям. В наполнении водохранилища основную роль играют поверхностные воды (93,6 %), меньшую осадки на зеркало (6,4 %) [Litvinov, Zakonnova, 2014]. Ежегодно в период весеннего половодья водохранилище заполняется высокоминерализованной речной водой, которая в летние месяцы определяется лишь в русловых областях питающих рек [Butorin, 1969; Rivier, 1986]. С момента начала его заполнения в 1941 году наблюдалось три многоводных (1947–1962, 1978–1995, 2004–2014 гг.) и два маловодных (1963–1977, 1996–2003 гг.) периода [Litvinov, Zakonnova, 2016]. От количества поступающей воды сильно зависит и его площадь, так в многоводном 1990 году она составляла 4525 км², а в маловодном 1996 — 3946 км² [Litvinov, Zakonnova, 2014]. Кроме этого, в последнее время отмечается увеличение температуры воды в безлёдный период в среднем на 0,76 °C/10 лет и в июле 1,0 °C/10 лет, что приводит к увеличению безлёдного периода с 193 до 213 дней [Litvinov, Zakonnova, 2016]. В связи с этим можно предположить, что изменения условий обитания водного населения в водохранилище имеют не только сезонный характер, но и более продолжительный, длиною в несколько десяти-

летий.

В настоящей работе представлены данные об изменениях, произошедших в кариофоне *Chironomus plumosus* из Рыбинского водохранилища, в период с 1974 по 2016 годы.

Материалы и методы

Материалом исследования послужили 646 личинок *Chironomus plumosus* из русловой части Рыбинского водохранилища, собранные в 2013–2016 годах. Глубина в точках сбора составляла от 12 до 16 м, грунт — серый ил. Расстояние между точками составляло от 25 до 45 км. Схема расположения точек сбора была опубликована ранее [Bolshakov, Shobanov, 2017], координаты точек сбора представлены в таблице (табл. 1). Личинки фиксировались в спирт-уксусной смеси — 3 части 96 % этанола и 1 части ледяной уксусной кислоты. Препараты окрашивались орсеином по стандартной методике [Demin, 1989]. Фотографирование хромосом проводилось на микроскопе «Микромед-1» видеоокулярном «ТоурСам5.1», при увеличении $\times 400$ или $\times 1000$.

При видовой идентификации по кариотипу использовались цитофотокарты из Атласа «Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini» [Kiknadze, Shilova et al., 1991], «Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus Chironomus» [Kiknadze et al., 2016]. Картировалось по модернизированной системе Максимовой [Maksimova, 1976]. Инверсионные варианты хромосомных плеч обозначались по Шобанову [Shobanov, 1994a, b]. Для плеча А хромосомы I дополнительно приведено картирование по системе Кейла [Keyl, 1962; Kiknadze et al., 2016], в ней последовательность *pluA2* соответствует *pluA1* в системе Максимовой [Maksimova, 1976; Shobanov, 1994a], и наоборот, *pluA1* соответствует *pluA2*.

Для расчёта величины цитогенетических расстояний использовался индекс Нэя (Nei, 1972), для определения соответствия распределению Харди-Вайнберга использовался пакет GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse 2006, 2012), достоверность различий частот последовательностей определялась с помощью критерия Фишера.

Результаты и обсуждение

В результате анализа кариотипов 646 личинок (табл. 1) было обнаружено 15 последовательностей дисков хромосом (табл. 2), формирующих 113 генных комбинаций. Ранее, в период с 2013–2015 гг., у 151 личинки было обнаружено 64 генные комбинации [Bolshakov, Shobanov, 2017].

Хромосома I (AB)

В плече А обнаружено 4 последовательности дисков. Последовательность *pluA1* (1a-12u. Стандарт) [Maksimova, 1976; Shobanov, 1994a], соответствующая *pluA2* (1a-2c.10a-12a.13ba.4a-c.2g-d.9e-4d.2h-3i.12cb.13c-

14f.15a-14g.15b-19f) [Keyl, 1962; Kiknadze et al., 2016]. Последовательность *pluA2* (1a-4j. 10i-4k. 10j-12u) [Maksimova, 1976; Shobanov, 1994a], соответствующая *pluA1* (1a-2c.10a-12c.3i-2h.4d-9e.2d-g.4c-a.13a-14f.15a-14g.15b-19f) [Keyl, 1962; Kiknadze et al., 2016], встречается как в виде гетерозиготы с *pluA1*, так и в виде гомозиготы. Последовательность *pluA3* (1a-1d. 8h-10i. 4j-1e. 4k-8g. 10j-12u) встречена нами только в виде гетерозиготы с *pluA1*. Последовательность *pluA4* (1a-3g. 7e-8g. 7d-6c. 9b-10i. 4j-3h. 8h-9a. 6b-4k. 12l-10j. 12m-12u) встречена в гетерозиготе с *pluA1*.

В плече В обнаружено 2 последовательности.

Последовательность *pluB1* (12u-25s. Стандарт). На большинстве станций доминирует последовательность *pluB2* (12u-15f. 23-15g. 23f-25s), встречается как в виде гетерозиготы с *pluB1*, так и в виде гомозиготы.

Хромосома II (CD)

В плече С обнаружено 2 последовательности дисков.

Последовательность *pluC1* (14o-25q. Стандарт). Последовательность *pluC2* (14o-16h. 22f-16i. 22g-25q) встречается как в гетерозиготе с *pluC1*, так и в гомозиготном состоянии.

В плече D обнаружено 2 последовательности.

Доминирует *pluD1* (1a-14o. Стандарт). Последовательность *pluD2* (1a-2i. 7i-2j. 7j-14o) встречается в гетерозиготе с *pluD2*.

Хромосома III (EF)

В плече E обнаружено 2 последовательности.

Доминирует *pluE1* (1a-11b. Стандарт). Последовательность *pluE2* (1a-2g. 8c-3a. 8d-11b) встречена только в гетерозиготе с *pluE1*.

В плече F обнаружена последовательность *pluF1* (11b-22m. Стандарт). Последовательность *pluF2* (11b-13d. 16k-13e. 16-22m) встречена в гетерозиготе с *pluF1*.

Хромосома IV

Плечо G. Мономорфно. Гомологи всегда не спарены. Стандартная последовательность *pluG1* (1a-8z).

За всё время наблюдений отмечено доминирование последовательностей *pluB2* (от 63 до 100 %) и *pluC2* (от 58 до 100 %). В виде комбинаций A1.1 B2.2 C1.2 D1.1 E1.1 F1.1, A1.1 B1.2 C1.2 D1.1 E1.1 F1.1, A1.1 B2.2 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 и A1.1 B2.2 C2.2 D1.1 E1.1 F1.1 они встречаются во всех изученных точках у 25 % особей. Со «стандартной» последовательностью A1.1 B1.1 C1.1 D1.1 E1.1 F1.1 было обнаружено всего 4 особи или 0,6 %. Характерными для Рыбинского водохранилища являются редкие для других водоёмов последовательности *pluA3* и *pluA4* [Kiknadze, 2008], встречающиеся в различных геномных комбинациях. Последовательность *pluA3* встречена у 172 особей или 27 %, *pluA4* была отмечена у 27 особей или 4 % от всех исследованных личинок.

Ранее в распределении некоторых последовательностей отмечалась закономерность [Bolshakov, Shobanov, 2017]. По уточнённым данным в точке «Средний двор», как и ранее, не обнаруживаются последовательности *pluA2*, *pluD2* в гомозиготном состоянии и *pluF2*. Изменения произошли в точке «Брейтово», где была обнаружена последователь-

Таблица 1. Характеристика изученных популяций *Chironomus plumosus*.
Table 1. Characteristics of the studied populations of *Chironomus plumosus*.

Место сбора	Дата сбора	n-особей	ГК	ГТЗ	ГТЗ особей, %	ГТЗ на особь
Молога N58°12,882' E38°27,510'	21.05.2013	6	6	11	100	1,8
	03.09.2013	12	11	17	75	1,4
	17.09.2015	40	27	71	88	1,8
	06.05.2016	33	21	58	88	1,8
	20.05.2016	20	15	44	100	2,2
	22.07.2016	33	19	55	91	1,7
	16.09.2016	24	21	48	92	2,0
Коприно N58°04,262' E38°18,080'	21.05.2013	6	6	13	67	2,2
	17.05.2015	12	11	18	92	1,5
	17.09.2015	61	37	122	93	2,0
	06.05.2016	33	22	57	82	1,7
	20.05.2016	17	12	38	88	2,2
	22.07.2016	19	14	25	84	1,3
	16.09.2016	30	15	50	97	1,7
Средний Двор N58°30,444' E38°20,943'	21.05.2013	8	8	15	75	1,9
	17.09.2015	19	17	35	89	1,8
	06.05.2016	16	15	30	88	1,9
	20.05.2016	2	2	6	100	3,0
	22.07.2016	3	3	7	100	2,3
Брейтово N58°19,319' E37°56,944'	21.05.2013	20	19	37	90	1,9
	15.10.2013	12	10	17	75	1,4
	07.07.2014	11	10	18	82	1,6
	17.05.2015	12	8	25	100	2,1
	18.08.2015	20	18	35	85	1,8
	17.09.2015	52	28	103	92	2,0
	06.05.2016	35	23	66	91	1,9
	20.05.2016	17	13	27	82	1,6
	22.07.2016	37	26	68	95	1,8
16.09.2016	36	23	63	89	1,8	
Petrova [1996]*	1974	80	Na	Na	Na	Na
Maksimova [1980]*	1976	64	Na	Na	Na	1,06

Сокращения: ГК — геномные комбинации, ГТЗ — гетерозиготы, ГМЗ — гомозиготы. Na — нет данных.

* — в литературе точного места не указано, но наиболее вероятно соответствие точке «Коприно».

Abbreviations: ГК — genomic combinations, ГТЗ — heterozygotes, ГМЗ — homozygotes. Na — no data.

* — in the literature the exact place is not specified, but most likely coincide with the point «Коприно».

ность *pluA4*. Остальные последовательности были встречены во всех изученных точках.

С увеличением выборки частота встречаемости последовательностей для всего Рыбинского водохранилища изменилась незначительно, однако, мы можем отметить изменения, произошедшие в каждой

точке с 2013 по 2016 годы. Наибольшие преобразования произошли в точке «Коприно» (табл. 2): частота встречаемости сочетания *pluA1.1* выросла, в среднем, с 55 до 65 %, встречаемость *pluB1.2* также выросла с 20 до 35 % за счёт снижения с 80 до 60 % *pluB2.2*, наиболее значительный рост с 60 до 80 %

Таблица 2. Частота встречаемости (%) зиготических сочетаний в исследуемых популяциях *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища
 Table 2. Frequency of occurrence (%) zygotic combinations in the studied populations of *Ch. plumosus* from the Rybinsk reservoir

Место сбора	Дата сбора	Последовательности дисков хромосом																																			
		А						В						С						D						E						F					
		1.1	1.2	2.2	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	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	2.2	1.1	1.2	2.2				
Молота	21.05.2013	83,3	16,7	0,0	0,0	0,0	16,7	66,7	16,7	83,3	0,0	83,3	16,7	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	50,0	50,0	0,0	60,0	40,0	0,0	72,7	27,3	0,0	100,0	0,0						
	03.09.2013	50,0	25,0	8,3	16,7	0,0	16,7	16,7	66,7	41,7	25,0	33,3	100,0	0,0	50,0	50,0	0,0	60,0	40,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0					
	17.09.2015	62,5	0,0	0,0	35,0	2,5	30,0	20,0	50,0	27,5	50,0	22,5	67,5	27,5	5,0	0,0	60,0	40,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0						
	06.05.2016	66,7	3,0	0,0	18,2	12,1	0,0	45,5	54,5	15,2	39,4	45,5	69,7	30,3	0,0	0,0	40,0	60,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0						
	20.05.2016	70,0	0,0	0,0	25,0	5,0	20,0	20,0	60,0	0,0	70,0	30,0	80,0	20,0	0,0	0,0	40,0	60,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0						
	22.07.2016	75,8	0,0	0,0	21,2	3,0	3,0	42,4	54,5	21,2	54,5	24,2	93,9	6,1	0,0	0,0	60,6	39,4	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0						
	16.09.2016	70,8	4,2	0,0	16,7	8,3	12,5	41,7	45,8	16,7	58,3	25,0	75,0	25,0	0,0	0,0	54,2	45,8	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0						
	21.05.2013	16,7	0,0	16,7	33,3	33,3	0,0	0,0	16,7	83,3	41,7	16,7	66,7	33,3	0,0	0,0	50,0	50,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0						
	17.05.2015	50,0	0,0	16,7	33,3	0,0	0,0	16,7	83,3	41,7	16,7	66,7	33,3	0,0	0,0	50,0	50,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0					
	17.09.2015	60,7	1,6	0,0	36,1	1,6	3,3	23,0	73,8	19,7	62,3	18,0	63,9	34,4	1,6	0,0	63,9	36,1	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0						
06.05.2016	69,7	9,1	0,0	12,1	9,1	0,0	27,3	72,7	33,3	48,5	18,2	81,8	18,2	0,0	0,0	66,7	33,3	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
20.05.2016	52,9	0,0	0,0	35,3	11,8	5,9	47,1	47,1	0,0	58,8	41,2	76,5	23,5	0,0	0,0	52,9	47,1	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
22.07.2016	63,2	0,0	0,0	31,6	5,3	5,3	21,1	73,7	42,1	42,1	15,8	78,9	21,1	0,0	0,0	89,5	10,5	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
16.09.2016	73,3	0,0	0,0	20,0	6,7	0,0	50,0	50,0	20,0	66,7	13,3	86,7	13,3	0,0	0,0	90,0	10,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
21.05.2013	62,5	0,0	0,0	12,5	25,0	12,5	50,0	37,5	37,5	50,0	12,5	50,0	50,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
17.09.2015	57,9	0,0	0,0	31,6	10,5	36,8	47,4	15,8	36,8	47,4	15,8	73,7	26,3	0,0	0,0	73,7	26,3	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
06.05.2016	56,3	0,0	0,0	43,8	0,0	0,0	18,8	81,3	31,3	31,3	37,5	68,8	31,3	0,0	0,0	37,5	62,5	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
20.05.2016	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	100,0	0,0	50,0	50,0	0,0	0,0	50,0	50,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
22.07.2016	66,7	0,0	0,0	0,0	33,3	0,0	66,7	33,3	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	66,7	33,3	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
21.05.2013	80,0	0,0	0,0	20,0	0,0	10,0	30,0	60,0	35,0	40,0	25,0	70,0	25,0	5,0	0,0	45,0	55,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
15.10.2013	58,3	0,0	0,0	41,7	0,0	16,7	33,3	50,0	16,7	50,0	33,3	100,0	0,0	0,0	0,0	83,3	16,7	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
07.07.2014	72,7	0,0	0,0	27,3	0,0	27,3	36,4	36,4	27,3	45,5	27,3	72,7	27,3	0,0	0,0	72,7	27,3	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
17.05.2015	66,7	0,0	0,0	33,3	0,0	25,0	58,3	16,7	25,0	75,0	0,0	83,3	16,7	0,0	0,0	75,0	25,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
18.08.2015	45,0	10,0	0,0	45,0	0,0	15,0	25,0	60,0	15,0	35,0	50,0	65,0	35,0	0,0	0,0	75,0	25,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
17.09.2015	67,3	5,8	0,0	26,9	0,0	9,6	40,4	50,0	13,5	71,2	15,4	80,8	19,2	0,0	0,0	65,4	34,6	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
06.05.2016	71,4	2,9	0,0	22,9	2,9	5,7	31,4	62,9	22,9	51,4	25,7	77,1	22,9	0,0	0,0	45,7	54,3	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
20.05.2016	88,2	0,0	0,0	11,8	0,0	0,0	35,3	64,7	5,9	35,3	58,8	76,5	23,5	0,0	0,0	47,1	52,9	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
22.07.2016	73,0	0,0	0,0	24,3	2,7	16,2	51,4	32,4	16,2	54,1	29,7	78,4	18,9	2,7	0,0	67,6	32,4	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
16.09.2016	63,9	0,0	2,8	33,3	0,0	0,0	50,0	50,0	8,3	50,0	41,7	72,2	22,2	5,6	0,0	80,6	19,4	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
Petrova [1996]	1974	67,0	0,0	0,0	33,0	0,0	0,0	26,0	74,0	62,0	38,0	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na							
Maksimova [1980]	1976	66,0	0,0	0,0	34,0	0,0	0,0	17,0	83,0	67,0	33,0	0,0	16,3	0,0	0,0	82,5	17,5	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
Michalova et Petrova [1991]	< 1991	72,5	3,7	0,0	23,8	0,0	37,0	20,0	42,0	88,0	12,0	0,0	7,0	Na	0,0	100,0	0,0	0,0	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							
Shobanov [1994c]	1991	47,0	3,0	0,0	41,3	8,7	0,0	17,3	82,7	56,0	36,0	7,3	18,7	0,0	0,7	66,7	28,7	4,7	72,7	27,3	0,0	40,0	60,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0							

отмечен у *pluD1.1*. На станции «Молога» частота встречаемости сочетания *pluA1.2* снижается с 21 до 2 %, *pluB2.2* повышается с 40 до 54 %, *pluE1.1* снижается с 70 до 57 %. На станции «Брейтово» с августа 2015 по май 2016 происходит элиминация сочетания *pluA1.2* сначала с 10 до 3 %, а затем до 0 %. Встречаемость *pluB1.1* снижается с 17 до 5 %, *pluC1.1* так же снижается с 26 до 13 %.

Следует отметить, что в данной работе использованы данные, полученные в 70–80-х гг. прошлого столетия. Как известно, это было время накопления и обобщения фактического материала для понимания специфики как внутри-, так и межвидового разнообразия последовательностей дисков политенных хромосом, и подходить к ним нужно с осторожностью. Однако было бы ошибкой совсем исключить эти данные из дальнейшего анализа. Возможно, что частоты встречаемости некоторых последовательностей, которые у разных авторов имеют различные обозначения, но обладают близкими значениями, являются одной и той же последовательностью. Кроме этого, за весь период данного исследования другие виды рода *Chironomus* встречались единично, с частотой менее 1 %. Таким образом, последовательность *pluA4*, указанная в работе Н.А. Петровой [Petrova et al., 1996], с высокой долей вероятности, отнесены к *pluA3*.

В исторической перспективе частота встречаемости последовательностей дисков хромосом в целом соответствует внутривидовой изменчивости с некоторыми замечаниями: сочетание *pluA2.2* отмечено только нами, а *pluE2.2* только Н.А. Шобановым [Shobanov, 1996с].

Комбинация *pluB1.1* с частотой встречаемости до 37 %, отмеченная П.В. Михайловой и Н.А. Петровой [Michailova, Petrova, 1991], другими авторами не обнаружена, но в наше время она регулярно встречается с частотой до 14 %. Частота встречаемости *pluB2* осталась неизменной и составляет 45 %, однако сочетание *pluB1.2* стало встречаться чаще (было 20, стало 40 %), а *pluB2.2* — реже (70 % против 50 % в наше время). Сочетание *pluC1.1* ранее встречалось в среднем с частотой 70 %, ныне отмечено только у 20 % особей, в то же время сочетание *pluC1.2* стало встречаться чаще (30 % против 56 % в наши дни), и *pluC2.2*, отмеченное Н.А. Шобановым у 7 % [Shobanov, 1994с], сейчас обнаруживается у 22 % особей.

Следует отдельно отметить высокую степень гетерозиготности, которая достигает трёх гетерозигот на одну особь и в среднем составляет 1,9. Ранее Ф.Л. Максимовой [Maksimova, 1980] и Н.А. Шобановым [Shobanov, 1994с] было отмечено 1,06 и 1,54 гетерозигот на особь соответственно.

Анализ цитогенетических расстояний Нэя [Nei, 1972] показал, что изученная Н.А. Шобановым [Shobanov, 1994с] популяция ближе всего к точке «Коприно», где в 1991 году и была взята проба. Среднее расстояние между ними составило 0,018, в то время как до трёх других популяций 0,032–0,039 (табл. 3). Наименьшее цитогенетическое расстояние 0,014 соответствовало наиболее удалённым друг от друга станциям «Молога–Брейтово», и наоборот, максимальные значения 0,022 между соседними станциями «Средний двор» и «Брейтово», и 0,020 для «Молога» и «Коприно». При этом средние значения внутривидовых расстояний составляют 0,014–0,016, лишь для точки «Средний двор» оказалось выше среднего 0,030, что вполне может быть результатом малой выборки от 2 до 19 особей. Приведённые значения соответствуют средним расстояниям между популяциями одного цитогенетического типа 0,016±0,006 [Gunderina et al., 1999; Bolshakov, Shobanov, 2016], но значительно меньше расстояния между палеарктическими популяциями 0,047–0,166 [Kiknadze, 2008]. Однако, как было показано выше, частоты встречаемости отдельных последовательностей и их сочетаний в каждой отдельной точке неодинаковы, что, вероятно, связано с резко меняющимися условиями в водохранилище.

Дальнейший статистический анализ частот встречаемости последовательностей с применением критерия Фишера показал значимые различия, но имеющие нерегулярный характер. В точке «Молога» по частоте встречаемости последовательностей в плече Е достоверно ($p < 0,05$) различались выборки 06.05.2016 и 20.05.2016. В точке «Средний двор» в плечах В и Е в 17.09.2015 и 6.05.2016. В точке «Коприно» в плече С в период 17.09.2015–6.05.2016–20.05.2016. В точке «Брейтово» в плече В выборка 22.07.2016 достоверно отличается как от весенних 6.05.2016 и 20.05.2016, так и от осеннего 16.09.2016 сборов, которые в свою очередь сохраняют между собой высокое сходство. Достоверные различия в частотах наблюдались и в плече С между выборками 17.05.2015–18.08.15–17.09.2015, но

Таблица 3. Средние значения внутри- и межпопуляционных цитогенетических расстояний *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища (1991, 2013–2016 гг.)

Table 3. Average parameters of intra- and interpopulation cytogenetic distances *Ch. plumosus* from the Rybinsk reservoir (1991, 2013–2016 гг.)

Популяции	Молога	Коприно	Средний двор	Брейтово	Шобанов, 1991
Молога	0,014				
Коприно	0,020	0,016			
Средний Двор	0,021	0,029	0,030		
Брейтово	0,013	0,021	0,022	0,014	
Shobanov, 1994с	0,032	0,018	0,039	0,036	0,000

17.05.2015 и 17.09.2015 имели сходство, различались 17.09.2015 и 20.05.2016, при этом различия между 17.09.2015 и 6.05.2016 были минимальными, также различались 20.05.2016 и 22.07.2016, но 6.05.2016 и 22.07.2016 снова обретали сходство. Частоты встречаемости последовательностей из плеч А, D и F не имели достоверных различий. Таким образом, в весенний период в кариофондах популяций наблюдались значительные перемены, связанные, вероятно с переходом водоёма в «летний режим». Вылетом имаго такие изменения объяснить не представляется возможным, т.к. в русловой части Рыбинского водохранилища он происходит в конце июня–середине июля.

Кроме сезонных, были обнаружены и межгодовые изменения. В точке «Коприно» достоверные различия были обнаружены в плече А в период 2013–2015–2016 годов, в точке «Молога» в плечах А (2013–2015) и В (2015–2016), и на станции «Средний двор» в плече В в 2015–2016 годах. В популяции, проанализированной Н.А. Шобановым в 1991 году [Shobanov, 1994c] найдено значительное отклонение частот в плече А от точек «Молога» и «Брейтово», а в плечах В и С от всех популяций.

При межпопуляционном сравнении частот встречаемости последовательностей (за 2013–2016 годы) по критерию Фишера были обнаружены достоверные различия затрагивающие плечи А, В, С и F (табл. 4). Из таблицы видно, что, как и в случае с цитогенетическими расстояниями, соседние популяции «Молога»–«Коприно» и «Брейтово»–«Средний двор» имеют больше достоверных различий, чем удалённые, и лишь в паре «Коприно»–«Брейтово» удалённость популяций не противоречит различиям в частотах последовательностей. Обращает на себя внимание, что популяция из точки «Брейтово» имеет достоверные отличия от остальных популяций в частотах последовательностей из плеча А, а «Коприно» из плеча В.

Проверка на соответствие распределению Харди-Вайнберга показала отклонение в нескольких плечах (табл. 5). В 2015 году на ст. Молога наблюдался достоверный недостаток гетерозигот *pluB1.2* (–28 % от наблюдаемого значения) и избыток гомозигот *pluB1.1* (+14 %) и *pluB2.2* (+14 %). На ст. Коприно наблюдался избыток *pluA2.2* (+2,7 %) и *pluA1.3* (+8 %), и недостаток *pluA1.1* (–2 %), *pluA1.2* (–4 %), и полное отсутствие гомозиготы *pluA3.3* (–3,2 %). На ст. Брейтово наблюдался недостаток гомозигот *pluC1.1* (–7 %) и *pluC2.2* (–7 %), и избыток гетерозигот *pluC1.2* (+14 %). В 2016 году на ст. Молога наблюдался дефицит гомозигот *pluE1.1* (–4 %) и *pluE2.2* (–4 %), и недостаток гетерозигот *pluE1.2* (+8 %). На ст. Брейтово отклонения наблюдаются в плече А, наиболее значительные из них: избыток *pluA1.3* (+3,5 %), и отсутствие *pluA3.3* (–1,5 %). В плече С наблюдается избыток гетерозигот *pluC1.1* (+6 %) и *pluC2.2* (+6 %), и недостаток *pluC1.2* (–12 %). И в плече Е недостаток гомозигот *pluE1.1* (–3,5 %) и *pluE2.2* (–3,5 %), и избыток *pluE1.2* (+7 %).

Таблица 4. Оценка достоверности межпопуляционных различий частот последовательностей дисков хромосом по критерию Фишера (2013–2016)

Table 4. Assessment of the validity of interpopulation differences in the frequency in chromosomal banding by Fisher 2013–2016).

Популяции	Молога	Коприно	Средний Двор	Брейтово
Молога				
Коприно	BCF			
Средний Двор	–	В		
Брейтово	А	ABCF	ABC	

Исходя из того, что изученные точки располагаются в одном водоёме и имеют минимальные цитогенетические расстояния, было проанализировано соответствие частот для обобщённой популяции «Рыбинское водохранилище» и обнаружено несоответствие частот в плечах А, В и Е (табл. 5). В 2013 году наблюдался значительный избыток *pluA1.3* (+4,5 %), *pluA2.2* (+3 %), *pluA1.4* (+1,3 %), *pluB1.1* (+6 %), *pluB2.2* (+6 %), и недостаток *pluA1.2* (–4 %), *pluA2.3* (–1,4 %), *pluA3.3* (–1,2 %), *pluB1.2* (–12 %). В 2015 г. наблюдался избыток *pluA1.3* (+7 %), *pluB1.1* (+6 %), *pluB2.2* (+6 %), *pluE1.2* (+6 %), и недостаток *pluA1.1* (–3 %), *pluA3.3* (–3 %), *pluB1.2* (–12 %), *pluE1.1* (–3 %) и *pluE2.2* (–3 %). В 2016 году наблюдался избыток *pluA1.3* (+3,5 %), *pluE1.2* (+6 %), и недостаток *pluA1.1* (–2 %), *pluA3.3* (–1,5 %), *pluE1.1* (–3 %), *pluE2.2* (–3 %).

При анализе данных Н.А. Шобанова за 1991 г. [Shobanov, 1994c] был обнаружен значительный избыток гетерозигот *pluA1.3* (+11 %) и *pluA1.4* (+2 %), и недостаток *pluA1.1* (–7 %) и *pluA3.3* (–4 %), в остальных плечах всё соответствовало равновесию Харди-Вайнберга (табл. 5). Таким образом, статистический анализ показал, что популяция остаётся относительно стабильной на протяжении ряда последних (2013–

Таблица 5. Несоответствие распределению Харди-Вайнберга частот зиготических сочетаний в плечах А, В и Е за 1991 и 2013–2016 гг.

Table 5. Discordance of frequencies (%) of zygotic combinations in A, B and E arms to Hardy-Weinberg equilibrium on data 1991 and 2013–2016.

Точки сбора	Годы исследования			
	1991*	2013	2015	2016
ст. Молога	–	–	В	Е
ст. Коприно	А	–	А	–
ст. Средний Двор	–	–	–	–
ст. Брейтово	–	–	С	АСЕ
Σ Водохранилище	–	AB	ABE	AE

2016) лет. Однако наличие отклонений от распределения Харди-Вайнберга указывает на то, что цитогенетическая структура популяции всё же находится под действием незначительного отбора, имеющего, вероятно, непостоянный характер.

Высокий уровень хромосомного полиморфизма и гетерозиготности, вероятно, связан с условиями обитания личинок, т.к. чем выше генетическое разнообразие, тем устойчивее популяция [Dubinin, 1966; Maуr, 1974; Kiknadze et al., 1991; Stegnii, 1993]. В нашем случае разнообразие создаётся даже за счёт, предположительно, летальных последовательностей *pluA3* и *pluA4*, которые не встречаются в гомозиготном состоянии (табл. 2), предсказанное значение которых достигает 3 % для *pluA3.3* и до 1 % для *pluA4.4*. Вероятно, они дают своим носителям преимущество, и за весь период наблюдений обнаруживаются с частотой до 45 % и 33 % для *pluA1.3* и *pluA1.4* соответственно. Ранее, на примере данного вида, уже было показано влияние зиготических сочетаний в плечах А, В и С на состав и относительное содержание некоторых гемоглобинов, играющих важнейшую роль в обеспечении дыхательной функции и поддержании осмотического давления в организме [Bolshakov, 2013].

Наличие другой последовательности *pluB2* принято связывать с устойчивостью к аноксии [Pedersen, 1984], хотя прямой зависимости не обнаруживается [Shobanov, 1994c]. Частота её встречаемости в гомозиготном состоянии заметно сократилась, а ранее отсутствовавшая в гомозиготном состоянии *pluB1*, в наше время достигает частоты 37 %, в том числе и на станции «Коприно» — 17 %.

Все вышеописанные перемены, произошедшие в исследуемой популяции *Ch. plumosus*, вероятно, могут быть связаны со становлением водохранилища и стабилизацией условий обитания, а в настоящее время может сказываться и глобальное изменение климата. XX столетие называют веком глобального повышения температуры. Период исследования Рыбинского водохранилища Н.А. Петровой в 1974 [Petrova et al., 1996] относится к окончанию периода похолодания, а 1976 год является началом фазы интенсивного потепления, которое продолжается по настоящее время [Perevedencev et al., 2006; Gruza, Ran'kova, 2011]. В период с 1975 по 2010 гг. интенсивность потепления была выше, чем в целом за 100 лет, а в 2010 г. был достигнут абсолютный максимум летних температур за весь период наблюдений [Gruza, Ran'kova, 2011]. Время настоящего исследования 2013–2016 гг. приходится на период температурных аномалий 0,575, 0,760 и 0,773 °C для 2014, 2015 и 2016 гг. соответственно [Gruza et al., 2017], что опосредованно, через изменения условий обитания, уверенно ведёт к изменению кариотипической структуры популяции.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта №16-34-00124 мол_а.

Литература

- Bolshakov V.V. 2013. [Adaptive role of chromosomal inversions in *Chironomus plumosus* larvae]. Avtoref. kand. dis. Borok. 27p. [In Russian].
- Bolshakov V.V., Andreeva A.M. 2012. Peculiarities of structural organization of hemoglobin of *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae) // Zhurnal evoliutsionnoi biokhimi i fiziologii. Vol. 48. No.3. P.:219–224.
- Bolshakov V.V., Shobanov N.A. 2017. [The role of microhabitat conditions in formation of cytogenetic structure of population *Chironomus plumosus* from Rybinsk reservoir] // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. Yaroslavl: Filigran'. Vol.80(83). P.20–29. [In Russian].
- Butorin N.V. 1969. [Hydrological processes and dynamics of water masses in the reservoirs of the Volga cascade]. M.: Nauka. 323p. [In Russian].
- Demin S.Yu. 1989. [The variability of the degree of condensation of polytene chromosomes in the cells of various organs of larvae *Chironomus plumosus* of nature]. Avtoref. dis... kand. biol. nauk. L. 25 p. [In Russian].
- Dubinin N.P. 1966. [Evolution of populations and radiation]. M. 473 p. [In Russian].
- Gruza G.V., Ran'kova E.Y. 2011. Estimation of probable contribution of global warming to the genesis of abnormally hot summers in the European part of Russia // Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics. Vol.47. No.6. P.661–664.
- Gruza G.V., Rankova E.Ya., Rocheva E.V., Samokhina O.F. 2017. [Features of the surface temperature anomalies over the globe in year 2016] // Fundamental and applied climatology. Vol.1. P.124–146. [In Russian].
- Gunderina L.I., Kiknadze I.I., Golygina V.V. 1999. Intraspecific differentiation of the cytogenetic structure in natural populations of *Chironomus plumosus* L., the central species in the group of sibling species (Chironomidae: Diptera) // Russian Journal of Genetics. Vol.35. No.2. P.142–150.
- Keyl H.G. 1962. Chromosomen evolution bei *Chironomus*. II Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. Vol.13. No.4. P.464–514.
- Kiknadze I.I. 2008 The role of chromosomal polymorphism in divergence of populations and species of the genus *Chironomus* (Diptera) // Entomological Review. Vol.88. No.5. P.509–524.
- Kiknadze I.I., Shilova A.I., Kerkis I.E., Shobanov N.A., Zelencov N.I., Grebenyuk L.P., Istomina A.G., Prasolov V.A. 1991. [Caryology and morphology of the larvae of the tribe Chironomini. Atlas]. Novosibirsk: Nauka. 115 p. [In Russian].
- Kiknadze I.I. 2016. Karyotypes of Palearctic and Holarctic species of the genus *Chironomus* [Electronic resource]. Kiknadze I., Istomina A.G., Golygina V.V., Gunderina L.I. Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics. Novosibirsk: Academic Publishing House «GEO». 489 p.
- Litvinov A.S., Zakonnova A.V. 2014. [Ecological conditions in the Rybinsk reservoir under global warming] // Geograficheskii vestnik. No.2(29). P.41–45. [In Russian].
- Litvinov A. S., Zakonnova A. V. 2016. Long-term changes in the hydroclimatic regime of the Rybinsk reservoir // [Hydrological and hydrochemical investigations catchment area of Volga]. Transactions of I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. Yaroslavl: Filigran. Vol.75(78). P.16–22. [In Russian].
- Maksimova F.L. 1976. [On the karyotype of *Chironomus plumosus* L.] // Citologia. Vol.18. No.10. P.1164–1169. [In Russian].
- Maksimova F.L. 1980. [Inversion polymorphism natural populations *Chironomus plumosus*] // New Data on Karyosystematics of Diptera. Vol.95. L.: ZIN AN USSR. P.31–39. [In Russian].
- Maуr E. 1970. Populations, species, and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 453p.

- Michailova P., Petrova N.A. 1991. Chromosome polymorphism in geographically isolated populations of *Chironomus plumosus* L. (Chironomidae, Diptera) // *Cytobios.* Vol.67. P.161–175.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations // *American Naturalist.* Vol.106. P.283–291.
- Pedersen B.V. 1984. The effect of anoxia on the survival of chromosomal variants in larvae of the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae) // *Hereditas.* No.101. P.75–77.
- Perevedencev Yu.P., Naumov E.P. 2006. [Modern global and regional climate changes] // *Geograficheskii vestnik.* No.2. P.84–96. [In Russian].
- Petrova N.A., Il'inskaya N.B., Kaidanov L.Z. 1996. [Adaptiveness of Inversion Polymorphism in *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae): Spatial distribution of Inversions over Species Range] // *Russian J. of Genetics.* 1996. Vol.32. No.12. P.1417–1430. [In Russian].
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes.* Vol.6. P.288–295.
- 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.2537–2539.
- Rivier I.K. 1986. [The composition and ecology of winter zooplankton communities]. L.: Nauka. 160 p. [In Russian].
- Shobanov N.A. 1994a. [The karyofund of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). I. Standardization of bands according to the Maximova system] // *Citologiya.* V.36. P.117–122. [In Russian].
- Shobanov N.A. 1994b. [The karyofund of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Banding patterns of chromosomal arms] // *Citologiya.* V.36. P.123–128. [In Russian].
- Shobanov N.A. 1994c. [Karyofund of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). IV. Intra- and interpopulation polymorphism] // *Citologiya.* V.36. P.1129–1145. [In Russian].
- Shobanov N.A., Bolshakov V.V. 2011. Karyofund of *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae): V. Terminal and Interstitial Populations // *Cell and Tissue Biology.* Vol.5. No.2. P.196–201.
- Stegnii V.N. 1993. [Architectonics of genome, system mutations and evolution]. Novosibirsk. Univ. of Novosibirsk press. 111 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 28.11.2017