

УДК 575.174.015.3, 575.1

DOI: 10.18384/2310-7189-2016-4-32-46

## ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАЛЯРИЙНЫХ КОМАРОВ В СМЕЖНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

**Москаев А.В., Гордеев М.И.**

Московский государственный областной университет

105005, г. Москва, ул. Радио 10А, Российская Федерация

**Аннотация.** Исследован хромосомный состав малярийных комаров в смежных местах выплода на территории Талдомского района Московской области. Изучено 19 выборок личинок из 4 водоемов. В изученных биотопах обитает два вида-двойника комплекса *Anopheles maculipennis*: *An. messeae* и *An. maculipennis*. У полиморфного вида *An. messeae* определены внутри хромосомные инверсии:  $XL_1$ ;  $XL_4$ ;  $2R_1$ ;  $3R_1$ ;  $3L_1$ ;  $3L_3$ . Инверсия  $3L_3$  является уникальной. Показано, что комары из биотопов в пос. Вербилки и д. Князчино относятся к разным популяциям *An. messeae*. Каждая популяция имеет определенную устойчивую во времени кариотипическую структуру. Значительные различия по хромосомному составу между двумя популяциями сохранялись в течение восьмилетнего периода наблюдений. Полученные данные указывают на слабое влияние миграции комаров в формировании кариотипической структуры популяции.

**Ключевые слова:** хромосомный полиморфизм, малярийные комары *Anopheles*, хромосомная инверсия, цитогенетика, генетика популяций, популяционная структура вида.

## CHROMOSOME POLYMORPHISM AND SPATIAL DISTRIBUTION OF MALARIA MOSQUITOES IN NEIGHBORING POPULATIONS OF MOSCOW REGION

**A. Moskaev, M. Gordeev**

Moscow State Regional University

ul. Radio 10A, 105005 Moscow, Russia

**Abstract.** The chromosomal composition of *Anopheles* mosquitoes is studied in the adjacent breeding places on the territory of the Taldom district in the Moscow region. Nineteen samples of larvae from four breeding sites are examined. Two sibling species of the *Anopheles maculipennis* complex, i.e. *An. messeae* and *An. maculipennis*, are found in all mosquito habitats. The chromosomal inversions  $XL_1$ ;  $XL_4$ ;  $2R_1$ ;  $3R_1$ ;  $3L_1$ ;  $3L_3$  are identified in polymorphic species *An. messeae*. Inversion  $3L_3$  is unique. It is shown that the mosquitoes of habitats in the villages of Verbilki and Knyazchino belong to different populations of *An. messeae*. Each population has a certain karyotypic structure, stable in time. Significant differences in the chromosomal composition of the two populations are maintained during the eight-year observation period. These data indicate a weak influence of mosquito migration in the formation of the karyotypic population structure.

© Москаев А.В., Гордеев М.И., 2016.

**Key words:** chromosomal polymorphism, malaria mosquitoes, Anopheles, inversions, cytogenetics, population genetics, population structure of the species.

Изучение экологической и генетической структуры природных популяций малярийных комаров является одной из актуальных проблем современной популяционной биологии. В цитогенетических исследованиях школы проф. В.Н. Стегния (Томский университет) было установлено, что хромосомный полиморфизм у малярийных комаров рода *Anopheles* (Diptera, Culicidae) имеет важное адаптивное значение. Показано, что хромосомные перестройки – парацентрические инверсии – влияют на ряд адаптивных признаков: на плодовитость и жизнеспособность имаго, на конкурентоспособность личинок, на устойчивость комаров к паразитам и патогенам. В популяциях высокополиморфного вида *An. messeae* Falleroni, 1926 отмечена клинальная изменчивость инверсионных частот, с последовательной сменой альтернативных хромосомных последовательностей в направлении с юга на север и с запада на восток [8]. В популяциях центра видового ареала наблюдается сезонная динамика хромосомной изменчивости, и хромосомный полиморфизм поддерживается в результате дифференциальной приспособленности альтернативных хромосомных последовательностей на разных этапах сезонного цикла.

Целью нашей работы стало изучение хромосомной изменчивости и пространственного распределения комаров рода *Anopheles* в смежных популяциях. В задачи исследования входило:

определение соотношения видов-двойников малярийных комаров в

Талдомском районе Московской области;

выявление типов и определение частот хромосомных перестроек в местах выплода у полиморфного вида *An. messeae*;

определение внутри- и межпопуляционной изменчивости малярийных комаров в контрольных местообитаниях;

изучение различий в кариотипическом составе смежных популяций малярийных комаров.

Материалом для работы послужили 19 выборок личинок малярийных комаров IV стадии из 4 биотопов, собранных за 8 лет исследований (время сбора выборок: см. табл. 1) в следующих местообитаниях:

биотоп № 1 (старое русло р. Дубна: N56°31.207', E037°37.238') – 4 выборки;

биотоп № 2 (карьер: N 56°32.224', E037°35.182') – 7 выборок;

биотоп № 3 (пожарный пруд: N56°32.211', E037°36.803') – 4 выборки;

биотоп № 4 (пруд у дороги: N56°33.929', E037°40.493') – 4 выборки.

Биотопы № 1–3 находятся в окрестностях поселка Вербилки Талдомского района Московской области, а биотоп № 4 – в окрестностях деревни Князчино, расположенной на расстоянии 5,5 км от пос. Вербилки.

Фиксацию личинок выполняли в спирт-уксусной смеси в соотношении 3:1. Извлекали парные слюнные железы личинок под стереоскопическим микроскопом МБС–10. Из слюнных желез по лактоацеторсеиновой методике готовили давленные препараты политенных хромосом [4; 5].

Цитогенетический анализ политенных хромосом проводили под микроскопом Micros. На полученных препаратах определяли и регистрировали распространенные флуктуирующие инверсии с помощью сравнения с цитокартами (кариограммами) видов. По структуре хромосом диагностировали виды-двойники малярийных комаров. Всего было определено 1826 кариотипов.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными мето-

дами [7]. Для сравнения инверсионных частот в выборках использовали метод  $\chi^2$ . Оценку межпопуляционной компоненты изменчивости осуществляли методами дискриминантного анализа [9].

В изученных местообитаниях было выявлено 2 вида-двойника комплекса *An. maculipennis*: *An. maculipennis* Meig., 1904 и *An. messeae* Fall., 1926. Наличие личинок двух этих видов в одних и тех же водоемах характерно для Русской равнины в целом [2].

Таблица 1

**Видовой состав личинок малярийных комаров в изученных биотопах пос. Вербилки и д. Князчино Талдомского района Московской области**

№	Местообитание	Дата сбора	Число особей	Индекс доминирования видов	
				<i>An. messeae</i> , f ± s <sub>p</sub> %	<i>An. maculipennis</i> , f ± s <sub>p</sub> %
1	<b>Биотоп № 1</b> (пос. Вербилки, старое русло р. Дубна)	21.07. <b>2008</b>	90	100	0
2		22.06. <b>2009</b>	100	100	0
3		19.06. <b>2010</b>	103	100	0
4		01.08. <b>2013</b>	159	100	0
5	<b>Биотоп № 2</b> (пос. Вербилки, карьер)	22.06. <b>2009</b>	105	95,2±2,1	4,8±2,1
6		14.06. <b>2010</b>	111	95,5±2,0	4,5±2,0
7		12.08. <b>2011</b>	91	100	0
8		23.08. <b>2012</b>	110	100	0
9		31.07. <b>2013</b>	62	100	0
10		20.08. <b>2014</b>	103	100	0
11		25.07. <b>2015</b>	104	100	0

12	<b>Биотоп № 3</b> (пос. Вербилки, пожарный пруд у домов)	12.06. <b>2010</b>	134	78,6±3,6	21,6±3,6
13		11.08. <b>2011</b>	67	70,1±5,6	29,9±5,6
14		31.07. <b>2013</b>	14	93,0±6,9	7,0±6,9
15		20.08. <b>2014</b>	101	81,2±3,9	18,8±3,9
16	<b>Биотоп № 4</b> (д. Князчино, пруд у дороги)	13.06. <b>2010</b>	103	96,1±1,9	3,9±1,9
17		11.08. <b>2011</b>	104	100	0
18		31.07. <b>2013</b>	103	100	0
19		25.07. <b>2015</b>	62	91,9±3,5	8,1±3,5

Отметим, что только в биотопе №1 за четыре года исследований ни разу не встречалось ни одной личинки *An. maculipennis*. По-видимому, это связано с предпочтениями самок *An. maculipennis* откладывать яйца в те биотопы, которые находятся вблизи поселений человека. Данное местообитание (биотоп №1) находится в лесном массиве в отдалении от поселка и мест выгула скота. Отметим, что в 2010 г. водоем стал сильно зарастать телорезом алоевидным *Stratiotes aloides* (видимо, в результате заноса этого вида). С 2011 г. по настоящее время этот водоем полностью покрыт водной растительностью и не пригоден для развития личинок малярийных комаров. Однако, для проверки гипотезы о специфике видового распределения комаров, в 2013 г. были проведены сборы в соседнем водоеме (на расстоянии менее 100 м) того же происхождения (старое русло р. Дубна) и отнесенного нами к биотопу № 1. В этом биотопе *An. maculipennis* снова не был обнаружен.

Во всех случаях совместного обитания видов доминировал *An. messeae*.

В биотопах № 2 и № 4 встречались отдельные особи *An. maculipennis*. А вот в биотопе № 3 (пожарный пруд – единственный биотоп из исследованных, который расположен непосредственно в поселке) доля этого вида в среднем составляла 21,8±2,3%. В целом за 8 лет исследований выявлено всего 88 особей *An. maculipennis* (4,8±0,5%).

Полученные нами результаты отражают экологическую специализацию в отношении мест выплода у видов-двойников *An. maculipennis* и *An. messeae*. Для местообитаний центра Русской равнины характерно наличие системы водных биотопов, оптимальных для развития преимагинальных стадий *Anopheles*. В этих биотопах преобладают личинки доминирующего вида *An. messeae*. Развитие комаров другого вида – *An. maculipennis* происходит преимущественно во временных субоптимальных водоемах. Подобная экологическая специализация дает возможность двум близкородственным видам обитать в условиях симпатрии [6]. В то же время пространственная подразделенность вну-

тривидовых группировок *An. messeae* с различным хромосомным составом способствует расширению экологической ниши и стабилизирует численность популяции в изменяющихся условиях среды.

Для информации об экологических характеристиках личиночных биотопов малярийных комаров (табл. 2) в исследованных местах выплода фиксировался ряд экологических параметров (температуру, pH, проводимость, количество растворенных в воде солей

и кислорода) с помощью портативных приборов: оксиметра ExStik DO600 и мультифункционального прибора HANNA Combo HI 98130. Также фиксировали высоту над уровнем моря, плотность личинок, состав водной растительности и наличие течения. В связи с многолетними исследованиями была возможность регистрировать визуальные изменения водоемов, например такие, как существенные изменения глубины, цвета воды, количества водной растительности.

Таблица 2

### Экологические характеристики личиночных биотопов малярийных комаров пос. Вербилки и д. Князчино Талдомского района Московской области

№	Местообитание	Дата сбора	Экологические характеристики						
			Высотность h(м)	pH	t°C	µs (solt)	pPpt	O <sub>2</sub> (mg/l)	c (м <sup>2</sup> )
1	<b>Биотоп № 1</b> (пос. Вербилки, старое русло р. Дубна)	21.07.2008	132	-	-	-	-	-	-
2		22.06.2009	132	-	-	-	-	-	-
3		19.06.2010	132	7,45	22,1	0,22	0,11	10,32	33 (8)
4		01.08.2013	132	6,45	19,8	0,46	0,23	6,80	45 (15)
5	<b>Биотоп № 2</b> (пос. Вербилки, карьер)	22.06.2009	128	-	-	-	-	-	-
6		14.06.2010	128	8,29	18,9	0,35	0,18	11,55	52 (14)
7		12.08.2011	128	8,00	23,3	0,29	0,14	12,25	19 (4)
8		23.08.2012	128	8,15	17,6	0,31	0,15	12,00	16 (8)
9		31.07.2013	128	7,65	22,0	0,34	0,17	11,60	22 (3)
10		20.08.2014	128	7,60	22,5	0,31	0,15	5,00	17 (4)
11		25.07.2015	128	6,73	23,8	0,33	0,16	9,5	20 (6)
12	<b>Биотоп № 3</b> (пос. Вербилки, пожарный пруд)	12.06.2010	135	7,79	22,9	0,16	0,09	15,07	21 (6)
13		11.08.2011	135	7,08	18,4	0,41	0,20	7,85	105 (3)
14		31.07.2013	135	7,75	20,8	0,33	0,17	8,60	22 (1)
15		20.08.2014	135	8,90	25,5	0,29	0,14	13,40	48 (15)

16	Биотоп № 4 (д. Князчино, пруд у дороги)	13.06.2010	137	7,95	23,4	0,26	0,13	14,71	13 (1)
17		11.08.2011	137	7,57	20,1	0,29	0,14	13,95	32 (7)
18		31.07.2013	137	7,93	19,8	0,37	0,18	7,10	25 (2)
19		25.07.2015	137	8,91	25,1	0,27	0,13	11,8	еди- ничн. особи

Прим.: в скобках отмечена плотность личинок IV стадии.

Анализ экологических параметров в местах выплода показал высокий уровень однородности во всех четырех исследуемых биотопах. Кроме того, выявлена стабильность исследуемых параметров в одних и тех же биотопах в течение всех 8 лет изучения. Значимые межгодовые различия есть лишь в биотопе № 1. Они определяются сменой водоемов при сборе личинок из зарастания телорезом алоевидным. Особенно интересно, что некоторые из биотопов претерпевали за время работы существенные визуальные изменения. Например, в биотопе № 3 – пожарном пруду, обычно заросшем ряской и нитчаткой даже к середине июня, в 2013 г. растительность почти отсутствовала, отмечен черный цвет воды, и количество растворенного в воде кислорода сильно изменялось на разных глубинах (на глубине 10 см составило 4,60 mg/l, на глубине 3-5 см – 8,60 mg/l). А в 2014 г. пруд обмелел на 2 м (имея изначально глубину в 3 м) и так и не восстановился. В целом же экологические параметры мест выплода личинок малярийных комаров в постоянных водоемах относительно стабильны и не должны оказывать существенного влияния на динамику хромосомного состава популяций.

В изученных местообитаниях определяли хромосомные перестройки и

их частоты в популяциях комаров. У хромосомно полиморфного вида *An. messeae* регистрировали наличие распространенных парацентрических инверсий:  $XL_1$ ;  $XL_4$ ;  $2R_1$ ;  $3R_1$ ;  $3L_1$ , а также уникальной инверсии  $3L_3$ . Определяли частоты гомо- и гетерозиготных хромосомных вариантов у *An. messeae*:  $XL_{00}$ ;  $XL_{01}$ ;  $XL_{11}$ ;  $XL_{14}$ ;  $XL_{04}$ ;  $2R_{00}$ ;  $2R_{01}$ ;  $2R_{11}$ ;  $3R_{00}$ ;  $3R_{01}$ ;  $3R_{11}$ ;  $3L_{00}$ ;  $3L_{01}$ ;  $3L_{03}$ . Изменчивости по плечу 2L не обнаружено.

Частоты инверсий половой хромосомы и аутосом в биотопах № 1–4 отражены в табл. 3–6. Данные по соотношению инверсионных гомо- и гетерозигот половой хромосомы XL приведены отдельно для самцов и самок; данные по составу аутосом 2R, 3R и 3L – для особей обоих полов.

В каждом отдельном биотопе выборки разных лет сбора значительно не отличаются друг от друга по хромосомному составу личинок. В биотопе № 1 в единственной выборке 2010 г. была выявлена уникальная инверсия  $3L_{03}$  с частотой  $5,8 \pm 2,3\%$ . Однако эта инверсия в последующие годы не выявлена. Возможно, она была адаптивной в условиях особо жаркого лета 2010 г., когда средняя температура июля достигала  $26,10^\circ\text{C}$  (2008 –  $19,17^\circ\text{C}$ ; 2009 –  $18,84^\circ\text{C}$ ; 2013 –  $18,93^\circ\text{C}$ ). Также стоит отметить, что в биотопе № 1, где произошла смена водоема

Таблица 3

**Хромосомный состав личинок *An. messeae* из биотопа № 1 (старое русло р. Дубна) в пос. Вербилки Талдомского района Московской области**

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$ , %			
	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2013 г.
Самцы, n	41	60	47	71
XL <sub>0</sub>	12,3±5,1	23,3±5,5	2,1±2,1	11,3±3,8
XL <sub>1</sub>	82,9±5,9	76,7±5,5	85,1±5,2	87,3±3,9
XL <sub>4</sub>	4,8±3,4	0	12,8±4,9	1,4±1,4
Самки, n	49	40	56	88
XL <sub>00</sub>	2,0±2,0	20,0±6,3	3,6±2,5	9,1±3,1
XL <sub>01</sub>	6,2±3,4	15,0±5,6	8,9±3,8	12,5±3,5
XL <sub>11</sub>	89,8±4,3	55,0±7,9	71,4±6,0	67,0±5,0
XL <sub>14</sub>	2,0±2,0	10,0±4,7	16,1±4,9	11,4±3,4
XL <sub>04</sub>	0	0	0	0
Оба пола, n	90	100	103	159
2R <sub>00</sub>	28,9±4,8	38,0±4,9	36,9±4,8	36,5±3,8
2R <sub>01</sub>	51,1±5,3	40,0±4,9	42,7±4,9	34,6±3,8
2R <sub>11</sub>	20,0±4,2	22,0±4,1	20,4±4,0	28,9±3,6
3R <sub>00</sub>	51,2±5,3	65,0±4,8	55,4±4,9	62,3±3,9
3R <sub>01</sub>	44,4±5,2	31,0±4,6	38,8±4,8	32,7±3,7
3R <sub>11</sub>	4,4±2,2	4,0±2,0	5,8±2,3	5,0±1,7
3L <sub>00</sub>	98,9±1,1	97,0±1,7	92,3±2,6	99,4±0,6
3L <sub>01</sub>	1,1±1,1	3,0±1,7	1,9±1,4	0,6±0,6
3L <sub>03</sub>	0	0	5,8±2,3	0

Таблица 4

**Хромосомный состав личинок *An. messeae* из биотопа № 2 (карьер) в пос. Вербилки Талдомского района Московской области**

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$ , %						
	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.
Самцы, n	48	51	47	56	34	44	43
XL <sub>0</sub>	8,3±4,0	7,8±3,8	6,4±3,6	12,5±4,4	2,9±2,9	11,4±4,8	4,7±3,2
XL <sub>1</sub>	91,7±4,0	90,3±1,9	89,4±4,5	82,1±5,1	97,1±2,9	88,6±4,8	93,0±3,9
XL <sub>4</sub>	0	1,9±1,9	4,2±2,9	5,4±3,0	0	0	2,3±2,3
Самки, n	52	55	44	54	28	59	61
XL <sub>00</sub>	1,9±1,9	9,1±3,9	4,5±3,1	0	0	3,4±2,4	6,7±3,2
XL <sub>01</sub>	1,9±1,9	5,4±3,1	0	5,5±3,1	7,1±4,9	3,4±2,4	8,2±3,5
XL <sub>11</sub>	84,7±5,0	81,9±5,2	84,1±5,5	85,2±4,8	82,2±7,2	84,7±4,7	82,0±4,9

$XL_{14}$	9,6±4,1	3,6±2,5	9,1±4,3	9,3±3,9	10,7±5,8	8,5±3,6	3,3±2,3
$XL_{04}$	1,9±1,9	0	2,3±2,2	0	0	0	0
Оба пола, n	100	106	91	110	62	103	104
$2R_{00}$	28,0±4,5	33,0±4,6	30,8±4,8	40,0±4,7	22,6±5,3	28,2±4,4	27,9±4,4
$2R_{01}$	36,0±4,8	42,5±4,8	54,9±5,2	41,8±4,7	54,8±6,3	58,2±4,9	54,8±4,9
$2R_{11}$	36,0±4,8	24,5±4,2	14,3±3,7	18,2±3,7	22,6±5,3	13,6±3,4	17,3±3,7
$3R_{00}$	75,0±4,3	57,6±4,8	60,4±5,1	67,3±4,5	48,4±6,3	62,2±4,8	60,6±4,8
$3R_{01}$	23,0±4,2	39,6±4,8	31,9±4,9	30,0±4,4	38,7±6,2	32,0±4,6	32,7±4,6
$3R_{11}$	2,0±1,4	2,8±1,6	7,7±2,8	2,7±1,6	12,9±4,3	5,8±2,3	6,7±2,5
$3L_{00}$	96,0±2,0	96,3±1,9	100	99,0±0,9	95,2±2,7	95,2±2,1	96,2±1,9
$3L_{01}$	4,0±2,0	3,7±1,9	0	1,0±0,9	4,8±2,7	4,8±2,1	3,8±1,9
$3L_{03}$	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 5

**Хромосомный состав личинок *An. messeae* из биотопа № 3 (пожарный пруд)  
в пос. Вербилки Талдомского района Московской области**

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$ , %			
	2010 г.	2011 г.	2013 г.	2014 г.
Самцы, n	48	17	7	29
$XL_0$	12,5±4,8	23,5±10,0	0	3,4±3,4
$XL_1$	85,4±5,1	76,5±10,0	100	96,6±3,4
$XL_4$	2,1±2,1	0	0	0
Самки, n	57	30	6	53
$XL_{00}$	3,5±2,4	26,7±8,1	0	7,5±3,6
$XL_{01}$	14,0±4,6	3,3±3,3	0	13,2±4,7
$XL_{11}$	70,2±6,1	60,0±8,9	66,7±19,2	71,8±6,2
$XL_{14}$	12,3±4,3	10,0±5,5	33,3±19,2	7,5±3,6
$XL_{04}$	0	0	0	0
Оба пола, n	105	47	13	82
$2R_{00}$	39,0±4,8	40,4±7,2	38,5±13,5	40,2±5,4
$2R_{01}$	41,0±4,8	51,1±7,3	23,0±11,7	48,8±5,5
$2R_{11}$	20,0±3,9	8,5±4,1	38,5±13,5	11,0±3,5
$3R_{00}$	55,3±4,9	61,7±7,1	53,8±13,8	63,4±5,3
$3R_{01}$	37,1±4,7	34,0±6,9	38,5±13,5	32,9±5,2
$3R_{11}$	7,6±2,6	4,3±2,9	7,7±7,4	3,7±2,1
$3L_{00}$	85,7±3,4	100	100	98,8±1,2
$3L_{01}$	14,3±3,4	0	0	1,2±1,2
$3L_{03}$	0	0	0	0



Таблица 6

**Хромосомный состав личинок *An. messeae* из биотопа № 4 (пруд у дороги)  
в д. Князчино Талдомского района Московской области**

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$ , %			
	2010 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.
Самцы, n	44	53	48	27
XL <sub>0</sub>	11,4±4,8	24,5±5,9	18,8±5,6	7,4±5,0
XL <sub>1</sub>	86,4±5,2	71,7±6,2	81,3±5,6	92,6±5,0
XL <sub>4</sub>	2,2±2,2	3,8±2,6	0	0
Самки, n	55	51	55	30
XL <sub>00</sub>	16,4±5,0	19,6±5,6	27,3±6,0	6,7±4,6
XL <sub>01</sub>	9,1±3,9	17,6±5,3	12,7±4,5	10,0±5,5
XL <sub>11</sub>	67,2±6,3	56,9±6,9	50,9±6,7	76,8±7,7
XL <sub>14</sub>	5,5±3,1	5,9±3,3	9,1±3,9	6,7±4,6
XL <sub>04</sub>	1,8±1,8	0	0	0
Оба пола, n	99	104	103	57
2R <sub>00</sub>	33,3±4,7	42,3±4,8	43,7±4,9	26,3±5,8
2R <sub>01</sub>	42,5±5,0	36,5±4,7	34,0±4,7	40,4±6,5
2R <sub>11</sub>	24,2±4,3	21,2±4,0	22,3±4,1	33,3±6,2
3R <sub>00</sub>	54,6±5,0	66,3±4,6	63,1±4,8	57,9±6,5
3R <sub>01</sub>	33,3±4,7	27,9±4,4	35,9±4,7	38,6±6,4
3R <sub>11</sub>	12,1±3,3	5,8±2,3	1,0±1,0	3,5±2,4
3L <sub>00</sub>	99,0±1,0	93,3±2,5	94,2±2,3	100
3L <sub>01</sub>	1,0±1,0	6,7±2,5	5,8±2,3	0
3L <sub>03</sub>	0	0	0	0

для исследования, который обладает немного другими экологическими характеристиками, хромосомный состав личинок не изменялся и не отличался от предыдущих лет. Следовательно, несмотря на микробиотопические различия, генетическая структура комаров оставалась стабильной. Сравнение выборок за разные годы в конкретных биотопах методом  $\chi^2$  не показывает значимых различий, кроме случаев,

когда в отдельные годы возможны обратимые отклонения по определенным хромосомным вариантам.

Для выявления межпопуляционных различий сравнивали биотопы № 1-№ 4 друг с другом, суммировав изученные выборки за разные годы (табл. 7).

Известно, что высокая изменчивость частот инверсий половой хромосомы у *An. messeae* наблюдается внутри отдельных зон на территории европей-

Таблица 7

**Хромосомный состав личинок *An. messeae* во всех изученных биотопах пос. Вербилки и д. Князчино Талдомского района Московской области**

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$ %			
	Биотоп № 1 (пос. Вербилки, ст. русло реки), выборки 1–4	Биотоп № 2 (пос. Вербилки, карьер), выборки 5–11	Биотоп № 3 (пос. Вербилки, пожарный пруд), выборки 12–15	Биотоп № 4 (д. Князчино, пруд у дороги), выборки 16–19
Самцы, n	219	272	53	128
XL <sub>0</sub>	12,8±2,3	8,1±1,7	9,4±4,0	18,8±3,4
XL <sub>1</sub>	83,6±2,5	89,7±1,8	90,6±4,0	79,7±3,6
XL <sub>4</sub>	3,6±1,3	2,2±0,9	0	1,5±1,1
Самки, n	233	298	89	146
XL <sub>00</sub>	8,2±1,8	3,0±1,0	13,5±3,6	18,5±3,2
XL <sub>01</sub>	10,7±2,0	4,7±1,2	9,0±3,0	13,0±2,8
XL <sub>11</sub>	70,8±3,0	83,9±2,1	67,4±5,0	61,6±4,0
XL <sub>14</sub>	10,3±2,0	8,1±1,6	10,1±3,2	6,2±2,0
XL <sub>04</sub>	0	0,3 ±0,3	0	0,7±0,7
Оба пола, n	452	676	247	363
2R <sub>00</sub>	35,4±2,2	30,6±1,8	39,7±3,1	37,7±2,5
2R <sub>01</sub>	40,9±2,3	48,5±1,9	44,5±3,2	38,0±2,5
2R <sub>11</sub>	23,7±2,0	20,9±1,6	15,8±2,3	24,2±2,2
3R <sub>00</sub>	59,1±2,3	62,4±1,9	59,1±3,1	60,9±2,6
3R <sub>01</sub>	36,1±2,3	32,3±1,8	35,2±3,0	33,3±2,5
3R <sub>11</sub>	4,8±1,0	5,3±0,9	5,7±1,5	5,8±1,2
3L <sub>00</sub>	97,1±0,8	96,9±0,7	93,5±1,6	96,1±1,0
3L <sub>01</sub>	1,6±0,6	3,1±0,7	6,5±1,6	3,9±1,0
3L <sub>03</sub>	1,3±0,5	0	0	0

ской части России [2]. Предполагается, что инверсионный полиморфизм по половой хромосоме является адаптацией к локальным условиям среды. Инверсии аутосом, напротив, демонстрируют клинальную изменчивость в пространстве ареала в направлении с юга на север (для хромосом 2R и 3L) и с запада на восток (для 3R). В нашей работе были найдены значимые био-

топические различия при сравнении частот инверсий левого плеча половой хромосомы (XL) и выявлена почти полная идентичность по хромосомному составу аутосом (2R, 3R, 3L). В четырех изученных биотопах обнаружили значимые различия в частотах инверсий половой хромосомы у личинок *An. messeae*:  $\chi^2=83,7$ ;  $df=6$ ;  $p<0,001$  (рис. 1).

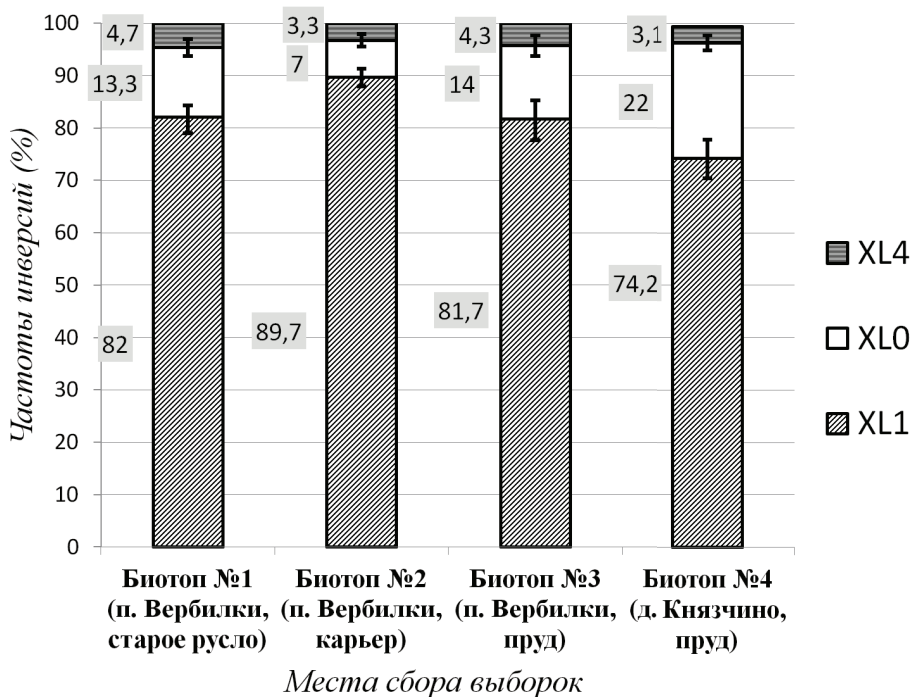


Рис. 1. Частоты инверсий XL у *An. messeae* в биотопах пос. Вербилки и д. Князчино Талдомского района Московской области.

В сравниваемых биотопах хорошо заметно уменьшение частоты встречаемости инверсий XL, а также хромосомных вариантов XL<sub>11</sub>, XL<sub>14</sub> в популяции из биотопа № 4 (пруд в окрестностях д. Князчино). Значимые различия по составу хромосомы XL показаны при сравнении объединенных выборок из пос. Вербилки (биотопы № 1–3) и д. Князчино (биотоп № 4) -  $\chi^2=60,0$ ;  $df=2$ ;  $p<0,001$ . При сравнении любого отдельного биотопа из пос. Вербилки с биотопом д. Князчино также показаны значимые различия.

Хромосомный состав *An. messeae* может зависеть и от условий симпатрии с другими видами малярийных комаров. Так, при совместном обитании с личинками *An. maculipennis*, отмечено увеличение частоты «южных»

хромосомных вариантов XL<sub>00</sub>, 2R<sub>00</sub>, 3R<sub>00</sub>, 3L<sub>00</sub> у комаров *An. messeae* [1]. Однако биотопы № 1 (где обнаружен только *An. messeae*) и № 3 (где доля *An. maculipennis* максимальная из представленных) имеют одинаковый хромосомный состав и значимых различий не обнаруживают. Вероятно, это объясняется высокой долей доминирующего вида и отсутствием временных мест выплода.

Полученные данные демонстрируют относительную изолированность двух популяций *An. messeae* пос. Вербилки и д. Князчино между собой. Несмотря на малое расстояние между биотопами № 1–3 и № 4 (5,5 км), поток генов между популяциями отсутствует или настолько мал, что не оказывает влияния на хромосомный состав. Изо-

лирующих препятствий для имаго на территории нет, а, следовательно, малярийные комары в массе не отлетают далеко от мест своего выплода.

Для оценки межпопуляционной изменчивости был проведен дискриминантный анализ, позволяющий исследовать особей из каждой выборки и по всем хромосомным вариантам одновременно (рис. 2 и табл. 8). Результаты дискриминантного анализа показали, что выборки из биотопа № 4 д. Князчино группируются отдельно от выборок № 1–3 из пос. Вербилки. В качестве аутгруппы были взяты 7 выборок *An. messeae* из Краснодарского края и Республики Адыгея. Положение аутгруппы на диаграмме отражает высокий уровень различий по хромосомному составу.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что в пос. Вербилки и д. Князчино существуют две обособленные популяции *An. messeae* с собственной исторически сложившейся кариотипической структурой. Хромосомный состав этих популяций характеризуется высокой устойчивостью во времени. Битопиская подразделенность способствует поддержанию высокого уровня хромосомного полиморфизма в популяции. По нашему мнению, миграции играют слабую роль в определении хромосомного состава популяции, что способствует сохранению межпопуляционных различий. Фактически популяции малярийных комаров приурочены к местам выплода, что подтверждается результатами цитогенетического анализа.

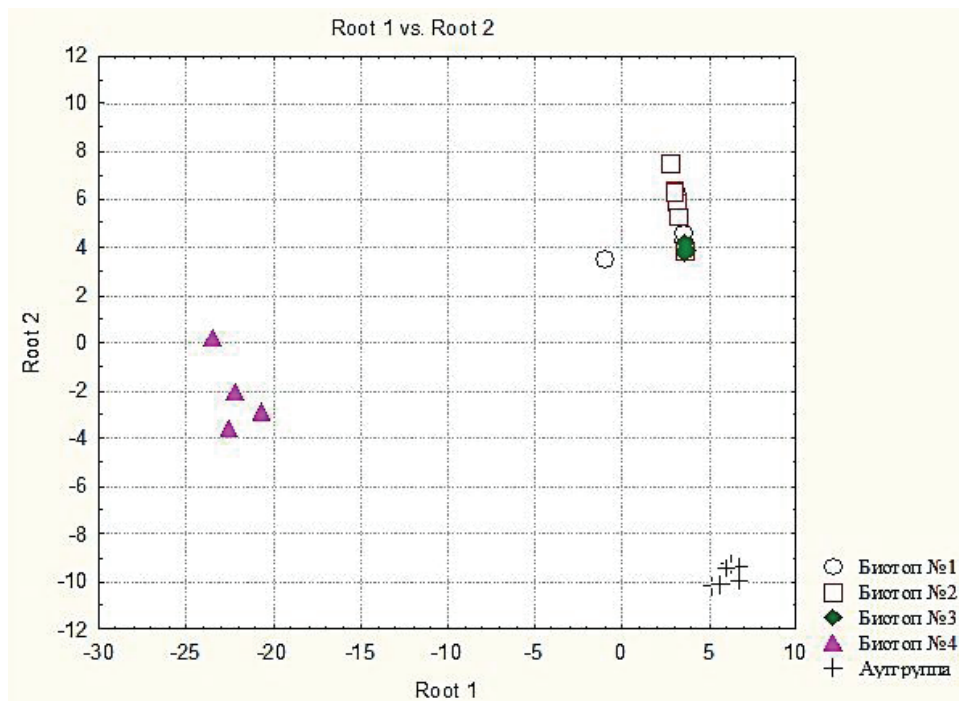


Рис. 2. Диаграмма рассеяния канонических значений дискриминантных функций 1 и 2 для частот инверсий у *An. messeae* в биотопах пос. Вербилки и д. Князчино Талдомского района Московской области.

Таблица 8

**Расстояния Махалонобиса между центроидами общих конфигураций частот инверсий *Anopheles messeae* в четырех биотопах**

	Биотоп № 1	Биотоп № 2	Биотоп № 3	Биотоп № 4	Аутгруппа
Биотоп № 1	-	0,250812	0,413424	0,000000	0,000000
Биотоп № 2	0,250812	-	0,080561	0,000000	0,000000
Биотоп № 3	0,413424	0,080561	-	0,000000	0,000000
Биотоп № 4	0,000000	0,000000	0,000000	-	0,000000
Аутгруппа	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	-

Результаты работы позволяют сформулировать ряд выводов. В итоге исследования в изученных местообитаниях Талдомского района Московской области обнаружено два вида двойника комплекса *Anopheles maculipennis*: *An. messeae* и *An. maculipennis*, при этом у полиморфного вида *An. messeae* определены хромосомные инверсии XL<sub>1</sub>; XL<sub>4</sub>; 2R<sub>1</sub>; 3R<sub>1</sub>; 3L<sub>1</sub>; 3L<sub>3</sub>, а также уникальная инверсия 3L<sub>3</sub>. Все изученные биотопы характеризуются постоянством хромосомного состава личинок *An. messeae*. В случае локальных отклонений частот инверсий в

ответ на временные изменения среды, происходит восстановление исходной генетической структуры комаров. Выборки из пос. Вербилки и из д. Князьчино относятся к разным популяциям. Каждая из популяций характеризуется собственной генетической структурой. Значительные межпопуляционные различия сохранялись в течении всего восьмилетнего периода наблюдений.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов 16-34-60087 мол\_а\_дк и 14-44-03613 р\_центр\_а.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гордеев М.И. Адаптивные стратегии в популяции малярийных комаров: дис. ... доктора биол. наук. Томск, 1998. 304 с.
2. Гордеев М.И., Безжонова О.В., Москаев А.В. Хромосомный полиморфизм в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) на юге Русской равнины // Генетика. 2012. Том 48. № 9. С. 1124–1128.
3. Москаев А.В. Экологическая специализация видов-двойников малярийных комаров европейской части России: дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 149 с.
4. Москаев А.В., Гордеев М.И., Кузьмин О.В. Хромосомный состав популяций малярийного комара *Anopheles messeae* в центре и на периферии видового ареала // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2015. № 1. С. 29–36.
5. Перевозкин В.П. Адаптивный полиморфизм малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* // Научно-практическое руководство по малярии (эпидемиология, систематика, генетика). Томск: Изд-во Томского ун-та, 2007. С. 105–145.
6. Перевозкин В.П., Гордеев М.И., Бондарчук С.С. Хромосомный полиморфизм и закономерности формирования субпопуляционной организации малярийных комаров

*Anopheles* (Diptera, Culicidae) в местообитаниях Томской области // Генетика. 2009. Т. 45. № 4. С. 478–487.

7. Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. М.: МГУ. 1980. 151 с.
8. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1991. 136 с.
9. Тюрин В.В., Щеглов С.Н. Дискриминантный анализ в биологии. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2015. 126 с.

#### REFERENCES

1. Gordeev M.I. Adaptivnye strategii v populyatsii malyariinykh komarov: dis. ... dokt. biol. nauk [Adaptive strategies in populations of malarial mosquitoes: dis. ... doctor. biol. sciences]. Tomsk, 1998. 304 p.
2. Gordeev M.I., Bezzhonova O.V., Moskaev A.V. Khromosomnyi polimorfizm v populyatsiyakh malyariinogo komara *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) na yuge Russkoi ravniny [Chromosomal polymorphism in populations of malaria mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) in the South of the Russian plain] // Genetika. 2012. vol. 48 no. 9. pp. 1124–1128.
3. Moskaev A.V. Ekologicheskaya spetsializatsiya vidov-dvoynikov malyariinykh komarov Evropeiskoi chasti Rossii: dis. ... kand. biol. nauk [Ecological specialization of several sister species of malarial mosquitoes in the European part of Russia: dis. ... kand. biol. sciences]. M., 2012. 149 p.
4. Moskaev A.V., Gordeev M.I., Kuz'min O.V. Khromosomnyi sostav populyatsii malyariinogo komara *Anopheles messeae* v tsentre i na periferii vidovogo areala [Chromosomal structure of populations of malaria mosquito *Anopheles messeae* in the center and periphery of the species range] // Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki. 2015. no. 1. pp. 29–36.
5. Perevozkin V.P. Adaptivnyi polimorfizm malyariinykh komarov kompleksa *Anopheles maculipennis* [Adaptive polymorphism of the malaria mosquito complex *Anopheles maculipennis*] Nauchno-prakticheskoe rukovodstvo po malyarii (epidemiologiya, sistematika, genetika) [Scientific-practical guide on malaria (epidemiology, taxonomy, genetics)]. Tomsk, Izd-vo Tomskogo un-ta, 2007. pp. 105–145.
6. Perevozkin V.P., Gordeev M.I., Bondarchuk S.S. Khromosomnyi polimorfizm i zakonomernosti formirovaniya subpopulyatsionnoi organizatsii malyariinykh komarov *Anopheles* (Diptera, Culicidae) v mestoobitaniyakh Tomskoi oblasti [Chromosomal polymorphism and regularities of formation of the subpopulation organization of the malaria mosquito *Anopheles* (Diptera, Culicidae) habitats in the Tomsk region] // Genetika. 2009. vol. 45 no. 4. pp. 478–487.
7. Plokhinskii N.A. Algoritmy biometrii [Algorithms of biometrics]. M., MGU, 1980. 151 p.
8. Stegnii V.N. Populyatsionnaya genetika i evolyutsiya malyariinykh komarov [Population genetics and evolution of malarial mosquitoes]. Tomsk, Izd-vo Tomskogo un-ta, 1991. 136 p.
9. Tyurin V.V., Shcheglov S.N. Diskriminantnyi analiz v biologii [Discriminant analysis in biology]. Krasnodar, Kubanskii gos. un-t, 2015. 126 p.

#### ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Москаев Антон Вячеславович – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей биологии и биоэкологии Московского государственного областного университета;  
e-mail: av.moskaev@mgou.ru

*Гордеев Михаил Иванович* – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей биологии и биоэкологии Московского государственного областного университета;

e-mail: mi.gordeev@mgou.ru

#### INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

*Moskaev Anton V.* – candidate of biological sciences, associate professor of the departments of General Biology and Bioecology at the Moscow State Regional University;

e-mail: av.moskaev@mgou.ru

*Gordeev Mikhail I.* – doctor of biological sciences, professor, head of the department of General Biology and Bioecology at the Moscow State Regional University;

e-mail: mi.gordeev@mgou.ru

---

#### БИБЛИОГРАФИЧЕСКАЯ ССЫЛКА

*Москаев А.В., Гордеев М.И.* Хромосомный полиморфизм и пространственное распределение малярийных комаров в смежных популяциях Московской области // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2016. № 4. С. 32–46.

DOI: 10.18384/2310-7189-2016-4-32-46

#### BIBLIOGRAPHIC REFERENCE

*A. Moskaev, M. Gordeev.* Chromosome polymorphism and spatial distribution of malaria mosquitoes in neighboring populations of Moscow region // Bulletin of Moscow State Regional University. Series: Natural sciences. 2016. no 4. Pp. 32–46.

DOI: 10.18384/2310-7189-2016-4-32-46