

УДК 575.17:574

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИНВЕРСИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ МАЛЯРИЙНЫХ КОМАРОВ КАРЕЛИИ

© 2012 г. В. П. Перевозкин^{1,2}, М. И. Гордеев³, А. В. Москаев³,
Н. М. Ахметова², С. С. Бондарчук²

¹ Научно-исследовательский институт биологии и биофизики при Томском государственном университете, Томск 634050
e-mail: pyptomsk@rambler.ru

² Томский государственный педагогический университет, кафедра общей биологии и экологии, Томск 634061

³ Московский государственный областной университет, кафедра биологии и экологии животных, Москва 105005

Поступила в редакцию 10.11.2011 г.

Исследованы видовой состав и инверсионная структура гемипопуляций личинок малярийных комаров на территории республики Карелия. Установлено, что в регионе обитают три вида малярийных комаров: *A. messeae*, *A. beklemishevi* и *A. maculipennis*. Северная граница их распространения в регионе проходит на уровне 65° с.ш. Наибольшее видовое разнообразие комаров характерно для биотопов центрального региона. В популяциях личинок всех трех видов выявлен внутривидовой хромосомный полиморфизм. Максимальные индексы кариотипического разнообразия у *A. messeae* характерны для популяций юга и севера исследованной территории.

Малярийные комары рода *Anopheles* входят в состав гнуса и являются переносчиками многих опасных заболеваний, в связи с чем к этой группе насекомых постоянно приковано повышенное внимание специалистов и служб эпидемнадзора [1–3]. Высокий уровень экологической пластичности и мутационный процесс обуславливают быстрое появление устойчивых к инсектицидам форм комаров, что обостряет проблему контроля их численности и ставит задачу разработки принципиально новых методов борьбы, в частности генетических. При этом необходима четкая и надежная видовая диагностика этой таксономически сложной группы двукрылых насекомых, представленной множеством морфологически сходных видов.

Малярийные комары также представляют интерес как модельные объекты изучения механизмов микроэволюции. В некоторых соматических и генеративных тканях *Anopheles* обнаружены политенные хромосомы [4, 5], на которых можно определять фиксированные и флуктуирующие инверсии. Это позволяет успешно идентифицировать виды, изучать их популяционно-генетическую структуру и ее динамику во времени [6, 7].

Представители рода *Anopheles* широко распространены на территории России. В то же время регионы РФ характеризуются различной видовой и популяционно-генетической структурой комаров в соответствии с особенностями условий обитания. Карелия в этом отношении является уникальной в Палеарктике, где в 70-х годах XX века обнаружена симпатрия сразу трех видов-двойни-

ков комплекса “*Anopheles maculipennis*” [6]. В то же время детальных цитогенетических исследований по долготной трансекте всей территории республики в отношении биотопического распределения видов и внутривидовых группировок не проводилось. При этом важным представляется изучение генетического состава популяций малярийных комаров вследствие изменения климата в северных широтах Палеарктики за последние десятилетия. В связи с чем целью настоящей работы было изучение видовой и инверсионной структуры малярийных комаров республики Карелия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили личинки 4-го возраста рода *Anopheles*, отловленные в республике Карелия в период с 10 по 16 августа 2010 г. Выборки проводились по долготной трансекте в следующих населенных пунктах: г. Петрозаводск, г. Кондопога, г. Медвежьегорск, г. Сегежа, г. Беломорск, г. Кемь, ст. Лоухи (рис. 1).

Для последующего кариотипического анализа личинок фиксировали спирт–уксусной смесью 3 : 1 (фиксатор Карнуа). В лабораторных условиях готовили препараты политенных хромосом по лактоацеторсеиновой методике [5]. Цитогенетически определялся видовой и инверсионный состав малярийных комаров по хромосомным картам [6]. Всего изготовлено и проанализировано 349 препаратов.

Сравнение частот инверсий в популяциях проводили методом χ^2 . Для оценки уровня кариотипического полиморфизма в популяциях *A. messeae* была использована формула определения индекса разнообразия [8]:

$$I = \frac{100\% - m}{(N - 1)m},$$

где m — максимальная частота (%) из N возможных (или выделенных) кариотипических классов выборки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе цитогенетических исследований установлено, что на территории республики Карелия обитают три вида малярийных комаров комплекса “*maculipennis*”: *A. messeae* Falleroni, *A. beklemishevi* Stegnyy and Kabanova и *A. maculipennis* Meigen. Северная граница их распространения в регионе проходит на уровне 65° с.ш. В более высоких широтах (ст. Лоухи, ок. 67° с.ш.) комары рода *Anopheles* не обнаружены. Полученные результаты по видовому составу и границе распространения малярийных комаров соответствуют ранее опубликованным литературным данным [1, 6].

Видовая структура во всех изученных биотопах оказалась специфичной, при этом каждый представитель рода имел определенные зоны доминирования в исследованном регионе. На распространение комаров, очевидно, в первую очередь влияет климатический режим районов.

Выявлены следующие закономерности распределения видов комаров.

A. maculipennis обнаружен почти во всех изученных биотопах Карелии, кроме Беломорска. Доминирование вида отмечено только в двух крайних точках региона исследования: г. Петрозаводск — на юге республики; г. Кемь — на севере (см. рис. 1; табл. 1). В то же время по трансекте с юга на север в целом наблюдается снижение доли личинок этого вида, вплоть до полного отсут-

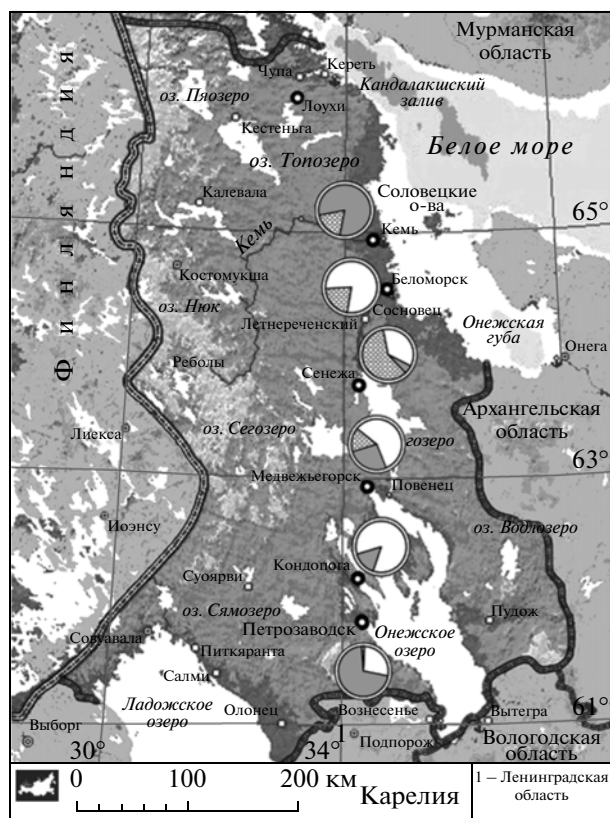


Рис. 1. Пункты сбора и доли видов личинок *Anopheles* в изученных биотопах на территории республики Карелия. ■ — *A. beklemishevi*, □ — *A. messeae*, ▒ — *A. maculipennis*.

ствия в г. Беломорске. Очевидно, данный вид тяготеет к относительно теплему температурному режиму и повышенной влажности, как в районе Петрозаводска и Кемь [9–11]. Вероятнее всего, в самой северной исследованной точке обитания *Anopheles* благоприятный для вида режим, прежде всего зимовки, задается воздействием Атлантики.

Таблица 1. Видовая структура личинок малярийных комаров в исследованных биотопах Карелии

№ п.п.	Пункт сбора комаров	Доля вида, $f \pm s_f$			n
		<i>A. maculipennis</i>	<i>A. beklemishevi</i>	<i>A. messeae</i>	
1	г. Петрозаводск	71.2 ± 5.3	1.4 ± 1.4	27.4 ± 5.3	73
2	г. Кондопога	14.6 ± 5.2	0	85.4 ± 5.2	48
3	г. Медвежьегорск	25.5 ± 6.4	14.9 ± 5.3	59.6 ± 7.2	47
4	г. Сегежа	4.1 ± 2.9	59.1 ± 7.1	36.8 ± 7.0	49
5	г. Беломорск	0	21.7 ± 6.1	78.3 ± 6.1	46
6	г. Кемь	80.9 ± 5.8	19.1 ± 5.8	0	47
7	ст. Лоухи	—	—	—	0

Примечание. n — общее число особей в выборке.

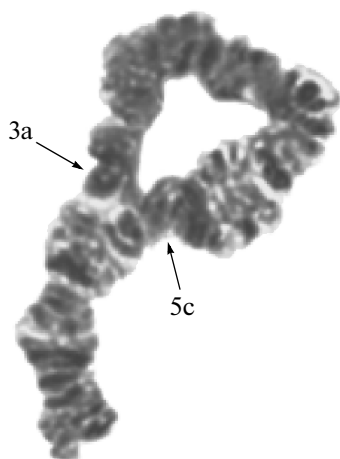


Рис. 2. Инверсия XL_{01} , включающая участок 3а–5с половой хромосомы *A. maculipennis*.

A. messeae в регионе также обнаружен почти повсеместно, кроме г. Кемь. Этот район характеризуется влажным морским климатом, облачностью и самой низкой высотой над уровнем моря, что, по всей видимости, препятствует его продвижению к северной границе обитания *Anopheles*. Доминирование *A. messeae* в личиночных сообществах малярийных комаров установлено в трех точках сбора: г. Кондопога, г. Медвежьегорск, г. Беломорск.

A. beklemishevi обнаружен в пяти биотопах из шести. Однако доминирует вид только в одном исследованном водоеме в г. Сегежа. В районе Медвежьегорска и Сегежи находится плоскогорье, возвышающееся на 300 м над уровнем моря. Полученные результаты хорошо соотносятся с данными по распределению видов комаров, обитающих в окрестностях Телецкого озера (Алтай) [12]. В этом регионе Горного Алтая *A. beklemishevi* доминирует в северной части озера также в условиях гористой местности (на высоте около 400 м над уровнем моря) с относительно низким среднегодовым температурным режимом и повышенной влажностью. В то же время в южной части озера, которая характеризуется сравнительно высокой среднегодовой температурой и пониженной влажностью, вид не был обнаружен в течение двух лет наблюдений; здесь обитает только *A. messeae*.

Отметим, что наибольшее видовое разнообразие характерно для двух точек сбора — Медвежьегорска и Сегежи, где совместно обитают все три вида *Anopheles*. В Петрозаводске также обнаружены три вида, но *A. beklemishevi* встречается здесь с очень низкой частотой — в выборке идентифицирована только одна личинка ($n = 73$). В остальных биотопах установлена симпатрия двух видов в разных сочетаниях. Таким образом, в альтерна-

тивных периферийных сообществах малярийных комаров региона наблюдается меньшее видовое разнообразие в отличие от центрального района исследования. Это можно объяснить тем, что рельеф плоскогорья и граница двух климатических зон — умеренно-континентальной с юга и морской с северо-востока — создают между Медвежьегорском и Сегежей более разнообразные условия для обитания комаров.

Цитогенетический анализ личинок комаров региона выявил внутривидовой хромосомный полиморфизм у всех трех видов.

У самок *A. beklemishevi* отмечены две описанные в научной литературе инверсии по половой хромосоме в гетерозиготном состоянии [6]: XL_1 (2с–5а); XL_2 (2а–3а). Первая, встречающаяся и на востоке ареала вида, в Западной Сибири, обнаружена в Карелии у одной особи только в г. Беломорске. Отметим, что такая инверсия с высокой частотой зарегистрирована в популяциях вида в районе Телецкого озера в сходных климатических условиях. Вторая инверсия, приуроченная только к европейским популяциям вида, также определена у одной личинки в г. Медвежьегорске.

У *A. maculipennis* впервые за всю историю цитогенетических исследований обнаружена инверсия в гетерозиготном состоянии по половой хромосоме, включающая участок 3а–5с (рис. 2), согласно стандартной карте хромосом [6]. Ранее хромосомная мутация для данного вида была описана В.Н. Стегнием только по 2L-плечу у одной особи из популяции Фалешты (Молдавия) [6]. В Карелии инверсия XL_1 в гетерозиготе у *A. maculipennis* нами обнаружена только в популяции Медвежьегорска, так же как и инверсия XL_2 у *A. beklemishevi*, что еще раз указывает на особые условия развития малярийных комаров в этой части Карелии.

Наиболее выражен внутривидовой хромосомный полиморфизм у *A. messeae*. В Карелии обнаружены все широко распространенные по ареалу вида инверсии: XL_0 , XL_1 , $2R_0$, $2R_1$, $3R_0$, $3R_1$, $3L_0$, $3L_1$ (табл. 2). Однако некоторые варианты гомозигот — $2R_{11}$, $3L_{11}$ — отсутствуют во всем регионе исследований. Таким образом, естественный отбор направлен против указанных вариантов, несмотря на то, что данные инверсии в составе гетерозигот встречаются с относительно высокой частотой.

В целом наблюдается снижение инверсионного разнообразия в популяциях *A. messeae* с юга (г. Петрозаводск) на север до Сегежи, и вновь его расширение в самой северной точке обитания вида — в Беломорске.

Учитывая характер хромосомного разнообразия, видовую структуру *Anopheles*, а также особенности климата в Карелии, всю исследованную часть республики уместно разделить на три райо-

Таблица 2. Инверсионная структура изученных личиночных популяций *A. messeae* Карелии

Вариант инверсии	Частота хромосомного варианта в популяции биотопа, $f \pm s_f$				
	Петрозаводск	Кондопога	Медвежьегорск	Сегежа	Беломорск
Самцы					
XL ₀	36.4 ± 15.2	57.1 ± 13.7	78.6 ± 11.4	80.0 ± 13.3	52.9 ± 12.5
XL ₁	63.6 ± 15.2	42.9 ± 13.7	21.4 ± 11.4	20.0 ± 13.3	47.1 ± 12.5
<i>n</i>	11	14	14	10	17
Самки					
XL ₀₀	33.3 ± 16.7	33.3 ± 9.2	57.2 ± 13.7	12.5 ± 12.5	21.1 ± 9.6
XL ₀₁	11.1 ± 11.1	7.4 ± 5.1	7.1 ± 7.1	62.5 ± 18.3	57.8 ± 11.6
XL ₁₁	55.6 ± 17.6	59.3 ± 9.6	35.7 ± 13.3	25.0 ± 16.4	21.1 ± 9.6
<i>n</i>	9	27	14	8	19
Оба пола (аутосомы)					
2R ₀₀	65.0 ± 10.9	82.9 ± 6.0	85.7 ± 6.7	100.0	69.4 ± 7.8
2R ₀₁	35.0 ± 10.9	17.1 ± 6.0	14.3 ± 6.7	0	30.6 ± 7.8
3R ₀₀	35.0 ± 10.9	48.8 ± 7.9	64.3 ± 9.2	44.4 ± 12.1	69.4 ± 7.8
3R ₀₁	50.0 ± 11.5	39.0 ± 7.7	28.6 ± 8.7	38.9 ± 11.8	30.6 ± 7.8
3R ₁₁	15.0 ± 8.2	12.2 ± 5.2	7.1 ± 5.0	16.7 ± 9.0	0
3L ₀₀	80.0 ± 9.2	87.8 ± 5.2	89.3 ± 6.0	100.0	100.0
3L ₀₁	20.0 ± 9.2	13.2 ± 5.2	10.7 ± 6.0	0	0
<i>n</i>	20	41	28	18	36

Таблица 3. Попарное сравнение методом χ^2 частот инверсий *A. messeae* для трех выделенных районов Карелии

Плечи хромосом	Значения χ^2 для пар районов		
	южный—центральный	южный—северный	центральный—северный
♂ XL	3.83 (<i>d.f.</i> = 1)	0 (<i>d.f.</i> = 1)	2.05 (<i>d.f.</i> = 1)
♀ XL	3.99 (<i>d.f.</i> = 2)	13.56 (<i>d.f.</i> = 2)	2.43 (<i>d.f.</i> = 2)
2R	2.79 (<i>d.f.</i> = 1)	1.53 (<i>d.f.</i> = 1)	24.32 (<i>d.f.</i> = 1)
3R	1.00 (<i>d.f.</i> = 2)	6.12 (<i>d.f.</i> = 2)	2.70 (<i>d.f.</i> = 2)
3L	1.10 (<i>d.f.</i> = 1)	4.54 (<i>d.f.</i> = 1)	0.90 (<i>d.f.</i> = 1)

Примечание. *d.f.* — число степеней свободы.

на: южный (включает Петрозаводск и Кондопогу), центральный (Медвежьегорск и Сегежа) и северный (Беломорск).

Попарное сравнение состава инверсий этих районов методом χ^2 выявило следующие результаты по частоте зигот ($p = 0.05$) (табл. 3):

“юг — центр”: значимые отличия не установлены;

“юг — север”: выявлены значимые различия по половой хромосоме у самок за счет большей доли гетерозигот на севере и, наоборот, на юге — двух альтернативных гомозигот. Также наблюдаются

достоверные различия по 3R-плечу за счет присутствия на юге гомозиготы 3R₁₁, на севере она отсутствует. Установлены различия по 3L-плечу за счет наличия на юге гетерозиготы, тогда как на севере она отсутствует;

“центр — север”: наблюдаются различия по 2R-плечу за счет меньшей доли в центре гомозиготы 2R₀₀.

Таким образом, наибольшие различия по инверсионному составу в личиночных популяциях *A. messeae* наблюдаются между южным и север-

Таблица 4. Доминирующие кариотипы и индекс кариотипического разнообразия (*I*) в популяциях *A. messeae* Карелии

Пункт сбора	Количество вариантов кариотипов	Кариотипы с максимальной частотой <i>m</i>	<i>I</i>
г. Петрозаводск	13	XL ₀₀ 2R ₀₀ 3R ₀₁ 3L ₀₀	0.18
г. Кондопога	15	XL ₀₀ 2R ₀₀ 3R ₀₀ 3L ₀₀	0.12
г. Медвежьегорск	9	XL ₀₀ 2R ₀₀ 3R ₀₀ 3L ₀₀	0.06
г. Сегежа	7	XL ₀₀ 2R ₀₀ 3R ₀₀ 3L ₀₀	0.09
г. Беломорск	10	XL ₀₀ 2R ₀₀ 3R ₀₀ 3L ₀₀	0.15

Примечание. Общее для всех точек сбора количество вариантов кариотипов — 23.

ным районами, что отражает адаптивную роль хромосомных вариантов вида [6].

Необходимо подчеркнуть, что единицей отбора всегда является особь с конкретным кариотипом, в котором комбинируются определенные инверсионные варианты [13]. Поэтому интересными с точки зрения оценки структуры популяций представляются данные по уровню кариотипического разнообразия у личинок комаров в разных местах выплода.

В гемипопуляциях личинок *A. messeae* зарегистрированы 23 варианта сочетания инверсий. В большинстве точек сбора преобладают одинаковые кариотипы — XL₀₀2R₀₀3R₀₀3L₀₀; только в Петрозаводске в состав доминирующего кариотипа входит гетерозигота 3R₀₁ (табл. 4).

При сравнении биотопов по долготной трансекте с юга на север Карелии отмечено закономерное снижение индексов кариотипического разнообразия вплоть до Медвежьегорска, а затем вновь их увеличение. Помимо этого, индексы разнообразия хорошо соотносятся с выделенными районами исследованной территории Карелии: максимальные значения (*I*) характерны для периферийных районов региона, а относительно низкие — для центрального района. Таким образом, биотопы с наибольшим видовым разнообразием отличаются наименьшими показателями инверсионного и кариотипического разнообразия у *A. messeae*. Очевидно, эта корреляция связана с жесткими конкурентными отношениями внутри сообществ комаров на фоне специфических комплексов климатических факторов в каждом местообитании.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 11-04-00716-а, № 12-04-01462-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. Экология малярийного комара. М.: Медгиз, 1944. 299 с.
- Маркович Н.Я., Артемьев М.М., Дарченкова Н.Н. Видовой состав и географическое распространение основных переносчиков малярии комаров комплекса *Anopheles maculipennis* в России // РЭТ-ИНФО. 2001. № 3. С. 5–9.
- Ануфриева В.Н. Экология переносчиков малярии в странах Европейского региона // Переносчики малярии и мероприятия по борьбе с ними: Матер. совещания стран Европейского региона ВОЗ, столкнувшихся с проблемой возврата малярии. Алматы, 2011, 3–5 мая. EUR/01/5027499. С. 28–37.
- Kitzmiller J.B. Genetics, cytogenetics and evolution of mosquitoes // Adv. Genet. 1976. V. 18. P. 315–435.
- Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Стегний В.Н. Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. 1. Характеристика кариотипа *Anopheles maculipennis messeae* Falleroni // Цитология. 1972. Т. 14. № 5. С. 630–636.
- Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1991. 136 с.
- Перевозкин В.П. Адаптивный полиморфизм малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* // Научно-практическое руководство по малярии (эпидемиология, систематика, генетика) / Науч. ред. Стегний В.Н. Томск: Томск. гос. ун-т, 2007. С. 105–145.
- 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.
- http://www.magic-karelia.ru/nature_2/
- http://www.skitalets.ru/water/2007/pista_levkoeva06/
- http://www.k2000.ru/klimat_karelia/
- Перевозкин В.П., Принцева А.А., Бондарчук С.С., Гордеев М.И. Пространственное распределение и кариотипический состав малярийных комаров (Diptera, Culicidae) окрестностей Телецкого озера // Экология. 2012. № 2. С. 1–17.
- Новиков Ю.М., Кabanова В.М. Адаптивная ассоциация инверсий в природных популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* // Генетика. 1979. Т. 15. № 6. С. 1033–1045.

Inversion Polymorphism and Ecological Specialization of Malaria Mosquitoes (Diptera, Culicidae) in Karelia

**V. P. Perevozkin^{a, b}, M. I. Gordeev^c, A. V. Moskaev^c,
N. M. Ahmetova^b, and S. S. Bondarchuk^b**

^a *Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

e-mail: pvptomsk@rambler.ru

^b *Department of General Biology and Ecology, Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, 634061 Russia*

^c *Department of Animal Biology and Ecology, Moscow State Regional University, Moscow, 105005 Russia*

The species composition and inversion polymorphism were studied in malaria mosquito larva hemipopulations of Karelia. Three malaria mosquito species—*Anopheles messeae*, *A. beklemishevi*, and *A. maculipennis*—were found in the region. The northern boundary of their range is at 65°NL. The greatest species diversity was observed in biotopes of the central region. Within-species chromosome polymorphism was observed in larva populations of all three species. For *A. messeae*, maximum karyotype diversity indices were established for the southern and northern regions of Karelia.