

ВИДОВАЯ И ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МАЛЯРИЙНЫХ КОМАРОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

Изучена динамика популяционно-видового состава малярийных комаров Центральной Сибири по транс-секте Томск – Ачинск – Нижний Ингаш – Тайшет – Тулун – Братск. Во всех районах исследования обнаружены два вида малярийных комаров *Anopheles messeae* и *A. beklemishevi*. Доминирующим повсеместно является *A. messeae*. Область распространения *A. beklemishevi* впервые зарегистрирована в бассейне р. Ангара, что на 500 км восточнее, чем отмечалось до настоящего времени. По широтной транс-секте с запада на восток в популяциях *A. messeae* выявлены две альтернативные тенденции: снижение разнообразия вариантов по половой хромосоме и повышение частотного разнообразия по обоим плечам 3-й аутосомы.

Ключевые слова: малярийные комары, кариотип, инверсия, гомозигота, гетерозигота, индекс разнообразия.

ВВЕДЕНИЕ

Малярийные комары (Diptera, Culicidae) являются мощным раздражителем для людей и животных как представители гнуса, а также переносчиками разнообразных трансмиссивных болезней, наиболее опасная из которых – малярия. На территории СССР к 1960 г. малярия была практически ликвидирована, за исключением остаточных очагов, однако начиная с 90-х годов эта проблема в России начала возвращаться прежде всего за счет увеличения мигрантов и временных рабочих из южных регионов СНГ [1]. Этот вопрос в полной мере относится и к сибирскому региону.

Помимо медицинского значения, малярийные комары рода *Anopheles* представляют собой удобные модельные объекты для популяционно-генетического анализа [2]. В клетках некоторых тканей комаров содержатся гигантские политенные хромосомы, на которых хорошо идентифицируются фиксированные и флуктуирующие перестройки. Показано, что варианты и частоты флуктуирующих инверсий в популяциях генетически полиморфных видов коррелируют с климатическими и экологическими условиями их обитания. На основании этого сделан вывод о существенной роли инверсий в видовой системе генетической адаптации комаров [3]. Представители рода *Anopheles* повсеместно распространены на территории России. При этом каждый регион РФ характеризуется их определенной видовой и популяционно-генетической структурой в соответствии с особенностями условий обитания.

В Сибири обитает два вида малярийных комаров – *A. messeae* Fall. и *A. beklemishevi* Stegnyy and Kabanova, для которых установлен широкий внутривидовой инверсионный полиморфизм [2]. В то же время детальных цитогенетических исследований по широтной транс-секте в регионе Центральной Сибири в отношении распределения видов и внутривидовых группировок не проводилось. При

этом важным представляется изучение генетического состава популяций малярийных комаров, учитывая изменения климата в умеренных широтах России за последние десятилетия [4–6].

В связи с этим целью настоящей работы было изучение широтной динамики популяционно-видового состава малярийных комаров Центральной Сибири. В задачи исследования входило: определить соотношение видов малярийных комаров в изученных биотопах, выявить уровень инверсионного полиморфизма и его структуру в популяциях *Anopheles*, исследовать закономерности широтной изменчивости внутривидовых кариотипических группировок малярийных комаров в регионе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

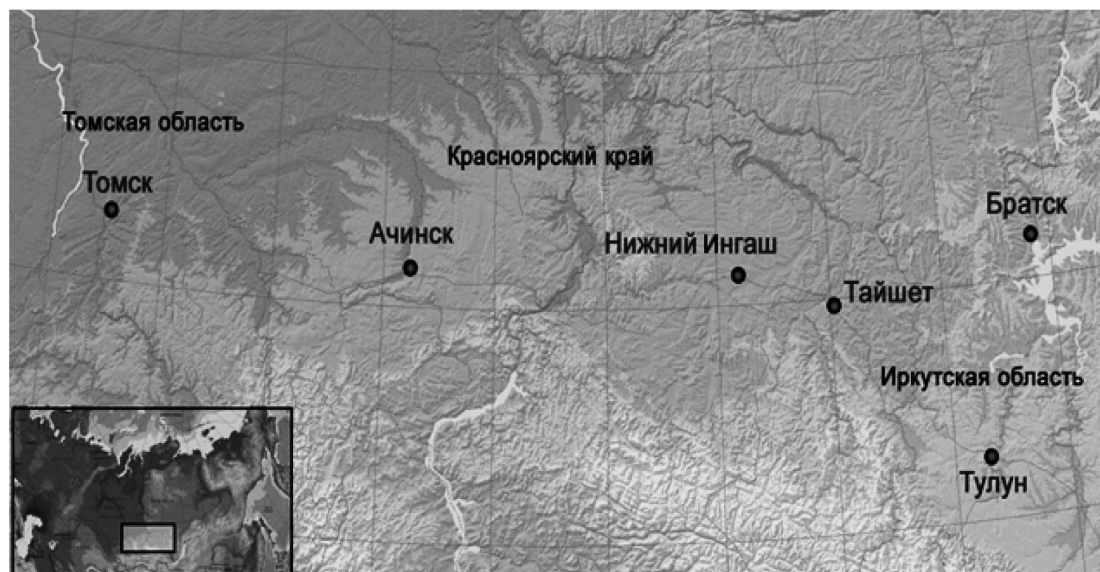
Материалом для работы послужили личинки 4-го возраста рода *Anopheles*, отловленные в период с 10 по 14 сентября 2010 г. по широтной транс-секте (55–56° с. ш.) в следующих населенных пунктах: Томск – Ачинск – Нижний Ингаш – Тайшет – Тулун (54° с. ш.) – Братск (рисунок).

Личинок фиксировали в спирт-уксусной смеси 3 : 1 для последующего цитогенетического анализа. В камеральных условиях готовили препараты политенных хромосом по лактоацеторсеиновой методике [7] и определяли видовой и инверсионный состав малярийных комаров согласно хромосомным картам [2]. Идентифицировано 358 кариотипов насекомых.

При проведении межпопуляционного сравнительного анализа частот инверсий применялся критерий χ^2 . Для оценки кариотипического разнообразия использовался соответствующий индекс, расчет которого производился по формуле [8]:

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

где m – максимальная частота кариотипа в выборке (%) из числа всех определенных в регионе вариантов – N .



Точки сбора личинок малярийных комаров по широтной транс-секте в Западной и Восточной Сибири

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе цитогенетического анализа во всех точках исследований были обнаружены оба сибирских представителя малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis*: *A. messeae* и *A. beklemishevi* (рис. 2). Особо следует подчеркнуть, что граница распространения *A. beklemishevi* впервые зарегистрирована значительно восточнее, чем отмечалось ранее. До настоящего исследования эту границу обитания ограничивали бассейном р. Енисей (г. Красноярск) [2, 9]. Полученные новые результаты дают основание расширить ареал вида на восток как минимум на 500 км до бассейна р. Ангара.

Повсеместно доминирующим является *A. messeae*, однако соотношение видов в биотопах нерав-

нозначно (табл. 1). Максимальная доля *A. beklemishevi* отмечена в с. Нижний Ингаш Красноярского края (ок. 10 %), наименьшая (1 %) – в Тулуе Иркутской области – самой южной точке исследований. Очевидно, последний указанный район может являться юго-восточной границей ареала вида, так как в Иркутске, находящемся около 350 км юго-восточнее Тулуны, *A. beklemishevi* в 2000 г. обнаружен не был.

Цитогенетический анализ личинок комаров выявил внутривидовой инверсионный полиморфизм у обоих видов. У *A. beklemishevi* из 10 известных парацентрических инверсий обнаружена одна у самок по половой хромосоме XL_1 в гетерозиготном состоянии, захватывающая район 2c–5a [2].

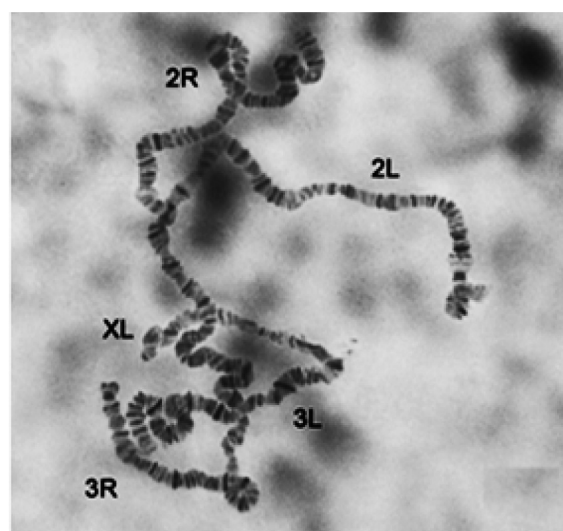
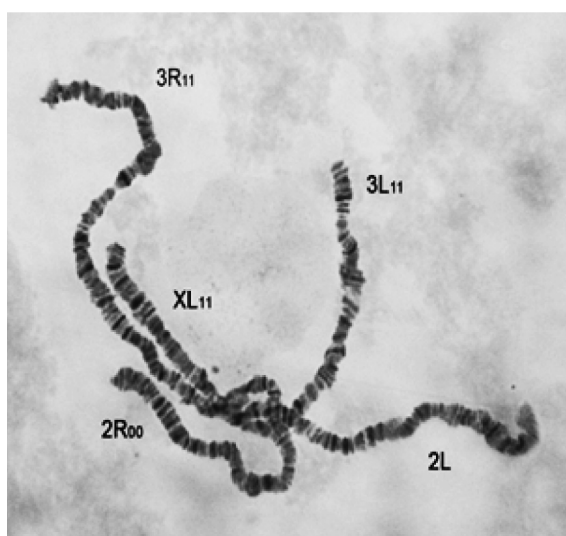


Рис. 2. Кариотипы *A. messeae* (слева) и *A. beklemishevi* (справа): XL – левое плечо половой хромосомы; 2R, 2L – правое и левое плечо второй аутосомы; 3R, 3L – правое и левое плечо третьей аутосомы

Таблица 1
Видовая структура личинок малярийных комаров
Западной и Восточной Сибири

Точка сбора комаров	Вид	Доля вида, %	n
Томск	<i>A. beklemishevi</i> <i>A. messeae</i>	5,6 ± 3,2 94,4 ± 3,2	54
Ачинск	<i>A. beklemishevi</i> <i>A. messeae</i>	2,6 ± 2,6 97,4 ± 2,6	38
Нижний Ингаш	<i>A. beklemishevi</i> <i>A. messeae</i>	9,8 ± 3,8 90,2 ± 3,8	61
Тайшет	<i>A. beklemishevi</i> <i>A. messeae</i>	3,0 ± 2,1 97,0 ± 2,1	67
Тулун	<i>A. beklemishevi</i> <i>A. messeae</i>	1,0 ± 1,0 99,0 ± 1,0	102
Братск	<i>A. beklemishevi</i> <i>A. messeae</i>	2,8 ± 2,8 97,2 ± 2,8	36

Примечание. n – число особей в выборке.

Инверсия обнаружена у одной особи в Ачинске и у одной особи в Нижнем Ингаше, т. е. только в биотопах Красноярского края, хотя ранее с небольшой частотой она была отмечена и в популяциях Томской области. Отметим, что такая инверсия с относительно высокой частотой встречается в популяциях вида в районе Телецкого озера на Алтае [10].

Наиболее широко внутривидовой хромосомный полиморфизм представлен у личинок *A. messeae*. Флуктуирующие инверсии *A. messeae* играют адаптивную роль, имеют клинальное распространение и закономерно замещают друг друга в пространстве ареала [3]. Обнаружены все 9 широко распространенных хромосомных вариантов: XL₀, XL₁, XL₂, 2R₀, 2R₁, 3R₀, 3R₁, 3L₀, 3L₁ (табл. 2).

Однако их состав и частоты по широтной трансекте с запада на восток Центральной Сибири крайне неоднозначны. Особенно закономерно это проявляется в отношении половой хромосомы. В самом западном районе исследований (г. Томск)

Таблица 2

Инверсионный состав личиночных популяций *A. messeae*

Вариант инверсии	Частота инверсии в точках сбора, %					
	Томск	Ачинск	Ингаш	Тайшет	Тулун	Братск
Самцы (гоносома)						
XL ₀	18,7 ± 10,1	55,0 ± 11,4	31,1 ± 8,7	33,3 ± 8,7	0	0
XL ₁	75,0 ± 11,2	45,0 ± 11,4	68,9 ± 8,7	66,7 ± 8,7	100,0	100,0
XL ₂	6,3 ± 6,3	0	0	0	0	0
n	16	20	29	30	39	16
Самки (гоносомы)						
XL ₀₀	5,7 ± 3,9	41,2 ± 12,3	19,2 ± 7,8	25,7 ± 7,5	0	0
XL ₀₁	31,4 ± 7,9	47,0 ± 12,5	38,5 ± 9,7	28,6 ± 7,7	0	0
XL ₁₁	48,6 ± 8,6	11,8 ± 8,1	42,3 ± 9,8	45,7 ± 8,5	100,0	100,0
XL ₁₂	11,4 ± 5,4	0	0	0	0	0
XL ₂₂	2,9 ± 2,8	0	0	0	0	0
n	35	17	26	35	62	19
Оба пола (аутосомы)						
2R ₀₀	82,4 ± 5,3	94,4 ± 3,8	98,2 ± 1,8	92,3 ± 3,3	83,2 ± 3,7	94,3 ± 3,9
2R ₀₁	15,7 ± 5,1	5,6 ± 3,8	1,8 ± 1,8	6,2 ± 3,0	16,8 ± 3,7	5,7 ± 3,9
2R ₁₁	1,9 ± 1,9	0	0	1,5 ± 1,5	0	0
3R ₀₀	60,8 ± 6,9	78,4 ± 6,8	60,0 ± 6,6	41,5 ± 6,1	12,9 ± 3,3	20,0 ± 6,8
3R ₀₁	25,5 ± 6,1	18,9 ± 6,5	23,6 ± 5,7	41,5 ± 6,1	45,5 ± 4,6	40,0 ± 8,4
3R ₁₁	13,7 ± 4,8	2,7 ± 2,7	16,4 ± 5,0	17,0 ± 4,6	41,6 ± 4,9	40,0 ± 8,4
3L ₀₀	88,2 ± 4,5	97,3 ± 2,7	92,7 ± 3,5	83,1 ± 4,6	75,2 ± 4,3	82,9 ± 6,4
3L ₀₁	11,8 ± 4,5	2,7 ± 2,7	7,3 ± 3,5	15,4 ± 4,5	17,8 ± 3,8	17,1 ± 6,4
3L ₁₁	0	0	0	1,5 ± 1,5	7,0 ± 2,5	0
n	51	37	55	65	101	35

встречаются все три варианта инверсий как в гомо-, так и в гетерозиготном состояниях – XL_0 , XL_1 и XL_2 , что соответствует более ранним исследованиям [3]. В популяциях Красноярского края и в Тайшете (самой западной точке Иркутской области) обнаружены две инверсии – XL_0 и XL_1 , а в Тулуне и в Братске Иркутской области только один вариант – XL_1 .

По 2R плечу выделяются три инверсионные зоны: «томская» – с самой высокой частотой инверсии $2R_1$ в гомо- и гетерозиготах; «красноярская» – с самой низкой частотой $2R_1$ и только в гетерозиготах; «иркутская» – $2R_1$ по составу в зиготах и частоте близка к томской популяции и значительно отличается от таковых Красноярского края. Парное сравнение состава инверсии $2R_1$ в трех выделенных зонах дало следующие результаты ($df = 1, p = 0,05$): «томская-красноярская» – $\chi^2 = 7,0$; «красноярская-иркутская» – $\chi^2 = 4,0$; «томская-иркутская» – $\chi^2 = 0,5$.

В целом полиморфизм по 2R-плечу не высок, что вполне ожидаемо, учитывая климатические изменения (повышение средних зимних температур), произошедшие в Сибири в последние десятилетия [4–6]. Показано, что комары с инверсией $2R_1$ имеют адаптивные преимущества перед альтернативным вариантом в условиях короткого лета и относительно низких зимних температур [2]. Увеличение в популяциях *A. messeae* частоты варианта $2R_0$ в связи с направленным изменением годового температурного режима в регионе является ярким примером элементарного эволюционного явления, происходящего на северной периферии ареала вида.

По 3R-плечу наблюдается закономерное снижение частоты эволюционно исходной гомозиготы $3R_{00}$ с запада на восток и увеличение доли вариантов $3R_{01}$ и $3R_{11}$. По левому плечу 3-й хромосомы значимые различия в частотах инверсии $3L_1$ установлены между популяциями комаров Западной и Восточной Сибири ($\chi^2 = 12,5$; $df = 1, p = 0,05$). В популяциях Иркутской области нарастает доля гетерозигот $3L_{01}$ и появляются гомозиготы $3L_{11}$, что хорошо соотносится с общей тенденцией распространения инверсии по ареалу вида [3].

В целом по широтной транс-секте с запада на восток можно отметить две противоположные тенденции на предмет инверсионного разнообразия в популяциях *A. messeae*: с одной стороны, снижение разнообразия вариантов по половой хромосоме (от 5 вариантов до 1 в зиготах); с другой – повышение частотного разнообразия по обоим плечам 3-й аутосомы.

Необходимо подчеркнуть, что элементарной единицей отбора в естественной среде является особь с определенным сочетанием инверсий – ка-

риотипом [11], поэтому важным представляется анализ структуры популяций комаров по кариотипическому составу.

Всего в исследованном регионе Сибири обнаружено 29 вариантов сочетаний инверсий в зиготах *A. messeae*. Максимальные индексы кариотипического разнообразия в популяциях комаров установлены в Нижнем Ингаше и Тайшете (0,11 и 0,12 соответственно), минимальные – в Братске и Ачинске: по 0,06 (табл. 3).

Таблица 3
Доминирующие кариотипы и индексы кариотипического разнообразия в популяциях *A. messeae* Центральной Сибири

Точка сбора	Количество вариантов кариотипов из 29 возможных	Кариотипы с максимальной частотой m	I
Томск	18	$XL_{11}2R_{00}3R_{00}3L_{00}$	31,4 % 0,08
Ачинск	10	$XL_{00}2R_{00}3R_{00}3L_{00}$	37,8 % 0,06
Нижний Ингаш	12	$XL_{11}2R_{00}3R_{00}3L_{00}$	23,6 % 0,11
Тайшет	16	$XL_{00}2R_{00}3R_{00}3L_{00}$	23,1 % 0,12
Тулун	11	$XL_{11}2R_{00}3R_{01}3L_{00}$	27,7 % 0,09
Братск	7	$XL_{11}2R_{00}3R_{01}3L_{00}$	37,1 % 0,06

В то же время в Томске отмечено самое большое номинальное разнообразие ассоциаций инверсий (18 из 29 выявленных в регионе кариотипов), но индекс разнообразия составляет всего 0,08, что объясняется малой частотой большинства кариотипов.

Следует отметить, что на фоне выделенных закономерностей широтной динамики инверсионного состава *A. messeae* резко выделяется популяция Ачинска. Здесь, как и в самом северо-восточном районе исследований – Братске, установлено наименьшее кариотипическое разнообразие. Однако в Ачинске нетипично для восточного региона Западной Сибири доминируют комары с сочетанием инверсий $XL_{00}2R_{00}3R_{00}3L_{00}$ (в Тайшете формально также с наибольшей частотой встречается этот кариотип, но однозначно доминирующим его назвать нельзя, так как кариотип $XL_{11}2R_{00}3R_{01}3L_{00}$, доминирующий в других восточных точках, имеет близкую частоту – 20,0 %). Первый кариотип с повышенной частотой встречается в Европе, на юго-западе ареала вида. Учитывая адаптивную значимость кариотипов, вероятнее всего выявленное отклонение связано с неблагоприятной экологической ситуацией, сформировавшейся в результате загрязнения среды крупными промышленными предприятиями Ачинска, прежде всего глиноземным комбинатом, цементным и нефтеперерабатывающим заводами [12]. В воздухе города часто регистрируется повышенное содержание бензапире-

на, формальдегида, диоксида азота, взвешенных веществ [13]. Следовательно, инверсионный полиморфизм *A. messeae* следует рассматривать как качественную маркерную систему для выявления последствий антропогенной нагрузки на биоту в локальных биоценозах.

ВЫВОДЫ

1. Во всех районах исследования обнаружены два вида малярийных комаров *A. messeae* и *A. beklemishevi*. Доминирующим повсеместно является *A. messeae*.

2. Область распространения *A. beklemishevi* впервые зарегистрирована в бассейне р. Ангара, что на 500 км восточнее, чем отмечалось до настоящего времени.

3. Выявлен внутривидовой инверсионный полиморфизм у обоих видов. У *A. beklemishevi* обнаружена одна известная инверсия в гетерозиготном

состоянии по половой хромосоме. У *A. messeae* обнаружено 9 хромосомных вариантов по гоносоме и аутосомам.

4. По широтной транс-секте с запада на восток в популяциях *A. messeae* выявлены две альтернативные тенденции: снижение разнообразия вариантов по половой хромосоме и повышение частотного разнообразия по обоим плечам 3-й аутосомы.

5. Максимальные индексы кариотипического разнообразия у *A. messeae* установлены в Нижнем Ингаше и Тайшете, минимальные – в Братске и в Ачинске. В Томске отмечено самое большое номинальное разнообразие кариотипов (18 из 29 обнаруженных в регионе).

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ: № 12-04-01462-а, № 13-04-10127-к, № 11-04-00716-а

Список литературы

1. URL: <http://ru.wikipedia.org/wiki/Малярия>
2. Стегний В. Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров // Томск: Изд-во Томск. ун-та. 1991. 136 с.
3. Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М., Плешкова Г. Л. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. Распространение инверсий по ареалу вида // Генетика. 1976. Т. 12, № 4. С. 47–55.
4. Новиков Ю. М. Эффекты глобального потепления: направления и динамика пропорций видов *Anopheles* и цитогенетической структуры таксона *Anopheles messeae* Fall. в Западной Сибири // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: материалы науч. чтений, посвященные 100-летию проф. В. П. Чехова (Томск, 2–5 декабря 1997). Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1997. С. 39–41.
5. Гордеев М. И., Ежов М. Н. Глобальное потепление и изменение хромосомного состава сибирских популяций малярийных комаров // Общая биология. 2004. Т. 395, № 4. С. 554–557.
6. Перевозкин В. П., Сайджафарова А. О. Динамика популяционно-видовой структуры малярийных комаров Томской области // Вестн. Том. гос. пед. ун-та. 2006. № 6. В. 57. С. 64–68.
7. 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.
8. 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.
9. Русакова А. М., Артемов Г. Н., Стегний В. Н. Инверсионный полиморфизм природных популяций малярийного комара (*A. messeae* Fall) в восточной части ареала // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2011. № 2 (14). С. 117–121.
10. Перевозкин В. П., Принцева А. А., Бондарчук С. С., Гордеев М. И. Пространственное распределение и кариотипический состав малярийных комаров (Diptera, Culicidae) в окрестностях Телецкого озера // Экология. 2012. Вып. 3. С. 188–195.
11. Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Адаптивная ассоциация инверсий в природной популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Falleroni // Генетика. 1979. Т. 15, № 6. С. 1033–1045.
12. URL: http://nesiditsa.ru/city/achinsk#h2_1
13. URL: <http://protown.ru/russia/obl/articles/2717.html>

Перевозкин В. П., кандидат биологических наук, доцент кафедры.

Томский государственный педагогический университет.

Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.

Научно-исследовательский институт биологии и биофизики Томский государственный университет.

Пр. Мира, 27, Томск, Россия, 634059.

E-mail: pyptomsk@rambler.ru

Хальзова В. В., студент.

Томский государственный педагогический университет.

Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.

E-mail: bhf@tspu.edu.ru

Материал поступил в редакцию 21.06.2013.

V. P. Perevozkin, V. V. Halzova

SPECIES AND POPULATION-GENETIC STRUCTURE MALARIA MOSQUITOES OF CENTRAL SIBERIA

The dynamics of the population-species of Anopheles mosquitoes in Central Siberia on trans-sect Tomsk – Achinsk – Lower Ingash – Taishet – Toulon – Bratsk. In all areas, the study found two types of malarial mosquito *Anopheles messeae* and *A. beklemishevi*. Is dominant everywhere *A. messeae*. Scope of *A. beklemishevi* first documented in the basin. Angara, 500 km to the east than observed to date. By latitudinal trans-sect from west to east in the populations of *A. messeae* identified two alternative trends: the decline in the diversity of options on the sex chromosome and increase the frequency diversity on both shoulders third autosomes.

Key words: *malarial mosquitoes, karyotype, inversion, homozygote, heterozygote, the diversity index.*

Perevozkin V. P.

Tomsk State Pedagogical University.

Ul. Kievskaya, 60, Tomsk, Russia, 634061.

E-mail: pvptomsk@rambler.ru

Khalsova V. V.

Tomsk State Pedagogical University.

Ul. Altayskaja, 135, Tomsk, Russia, 634021

E-mail: bhf@tspu.edu.ru