

УДК 575.17:595.77

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ МАЛЯРИЙНЫХ КОМАРОВ КАРЕЛИИ И РАСШИРЕНИЕ СЕВЕРНЫХ ГРАНИЦ ВИДОВЫХ АРЕАЛОВ

© 2024 г. А. В. Москаев¹, А. Г. Бера^{1,2}, В. И. Панов¹, В. П. Перевозкин³, М. И. Гордеев^{1*}

¹ Государственный университет просвещения, Московская область, Мытищи, 141014 Россия

² Российский государственный университет народного хозяйства имени В. И. Вернадского,
Московская область, г. Балашиха, 143907 Россия

³ Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

⁴ Томский государственный педагогический университет, Томская область, г. Томск, 634061 Россия

*e-mail: gordeev_mikhail@mail.ru

Поступила в редакцию 08.12.2023 г.

После доработки 23.01.2024 г.

Принята к публикации 30.01.2024 г.

Исследовали хромосомную изменчивость в периферийных популяциях малярийных комаров рода *Anopheles* (Diptera, Culicidae), обитающих на территории Карелии. Установлены современные северные границы ареалов видов-двойников малярийных комаров *An. beklemishevi*, *An. daciae*, *An. messeae* s. s. и *An. maculipennis*. Граница распространения малярийных комаров после 2010 г. сместилась на север на 170 км, от 65-й параллели до Северного полярного круга. В периферийных популяциях *An. beklemishevi* найдены гетерозиготы по инверсиям XL₁, XL₂, 2R₂, 3R₁, 3R₅. Периферийные популяции *An. messeae* s. s. были гомозиготными по инверсии половой хромосомы XL₁ и отличались по частотам инверсий аутосомом от популяций средней тайги. В популяции на краю видового ареала увеличилась частота гетерозигот по аутосомным инверсиям 2R₁, 3R₁ и 3L₁. Хромосомная изменчивость периферийных популяций способствует расселению малярийных комаров в высоких широтах в условиях потепления климата.

Ключевые слова: хромосомный полиморфизм, периферийные популяции, границы ареалов, малярийные комары, *Anopheles*.

DOI: 10.31857/S0016675824060066 EDN: BXSQMP

Микроэволюционные процессы в популяциях, обитающих на краях видового ареала, определяют адаптивную устойчивость вида и возможность его экспансии на новые территории. Периферические популяции рассматриваются как эволюционные форпосты вида, в которых происходит перестройка экологической и генетической структуры, наблюдаются резкие флуктуации популяционных параметров, возникают временные изоляты, сокращается обмен генами и создаются предпосылки для быстрого обновления генофонда [1]. Численность и генетическая структура периферийных популяций сильно зависят от действия лимитирующих факторов, ограничивающих жизнедеятельность на краях видового ареала. Важнейшим лимитирующим фактором для популяций малярийных комаров рода *Anopheles* (Diptera, Culicidae), обитающих на северо-западе европейской части России, в том числе на территории Фенноскандии, является температура воздуха. Мягкий океанический климат способствовал распространению малярийных комаров в высокие широты. В середине XX в.

северная граница распространения малярийных комаров пролегла южнее 65-й параллели [2]. В условиях потепления климата происходит расширение на север ареалов отдельных видов малярийных комаров и изменяется хромосомный состав популяций, обитающих в северной таежной зоне Евразии. Целью данной работы было определение современных границ ареалов и хромосомного полиморфизма в периферийных популяциях близкородственных видов малярийных комаров Карелии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Личинки IV возраста малярийных комаров были отловлены в девяти местах выплода в Карелии в 2009–2010 и 2022 гг. Личинок собирали медицинской кюветой с поверхности воды. Каждую особь в выборках 2022 г. разделяли на две части. Голову и грудь личинки фиксировали в растворе Кларка (3 части 95% этанола и одна часть ледяной уксусной кислоты) и использовали для цитогенетического анализа. Брюшко личинки фиксировали

в 95%-ном этаноле для молекулярно-генетических исследований. Все образцы хранили в отдельных пробирках при -20°C .

Препараты политенных хромосом изготавливали из слонных желез личинок III и IV возрастов. Парные слонные железы выделяли препаровальными иглами из грудного отдела личинок в фиксирующей жидкости. Железы окрашивали 2%-ным лактоацеторсеином в течение 60 мин и промывали в 45%-ном раствором уксусной кислоты. После промывки железы давили под покровным стеклом. Полученные препараты анализировали под световым микроскопом Nikon Eclipse E200. Виды-двойники *An. beklemishevi* Stegny et Kabanova, 1976; *An. maculipennis* Meigen, 1818; *An. messeae* Falleroni, 1926 диагностировали по рисунку дисков политенных хромосом, сравнивая с фотокартами кариотипов этих видов [3–5]. Гомозиготы и гетерозиготы по хромосомным инверсиям определяли у полиморфных видов *An. beklemishevi* и *An. messeae* s. l. Кариотипы изучены у 1595 комаров. Межпопуляционную вариативность частот инверсионных генотипов оценивали с помощью критерия Хи-квадрат (χ^2) [6]. Стандартный индекс F_{ST} рассчитывали с использованием программного пакета Fstat 2.9.4. [7].

Для молекулярной идентификации использовали предварительно отделенные части личинок (брюшко). Всех особей анализировали индивидуально. Тотальную ДНК выделяли фенол-хлороформным методом. Концентрацию ДНК определяли спектрофотометрическим методом с использованием Implen NanoPhotometer NP80. Концентрацию доводили до 30–60 нг/мкл. ПЦР проводили в конечном объеме 20 мкл с использованием наборов для амплификации EncycloPlus PCR kit (Евроген, Россия) в соответствии с инструкцией фирмы-производителя. Фрагменты ITS2 получали с помощью праймеров, подобранных с помощью программы Primer3 (<https://primer3.ut.ee/>). Характеристика использованных праймеров дана в табл. 1.

Полученные ПЦР-продукты окрашивали бромистым этидием и анализировали методом электрофореза в 1.5%-ном агарозном геле и буфере ТВЕ. ПЦР–ПДРФ идентификацию видов *An. messeae*/*An. daciae* проводили с помощью эндонуклеазы RsaI (SibEnzyme, Россия). У *An. daciae* и *An. messeae* разное количество сайтов рестрикции для эндонуклеазы RsaI (3 и 4 соответственно). Длина рестрикционных фрагментов составила 10, 47, 50 и 364 пн для *An. daciae* и 10, 47, 50, 72 и 292 пн для *An. messeae*. Для подтверждения ПДРФ-идентификации случайно отобранные образцы из двух северных местообитаний комаров пгт. Чупа и г. Кемь были секвенированы по Сэнгеру. Для секвенирования ПЦР-фрагменты очищали из геля с использованием набора для элюции Zymoclean™ Gel DNA Recovery Kit (Zymo Research, США), в соответствии с инструкцией фирмы-производителя. Нуклеотидную последовательность ПЦР-фрагментов

с прямого и обратного праймеров определяли на приборе 3500 Genetic Analyzer с использованием реагентов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США), согласно рекомендациям фирмы-производителя.

Биоинформатический анализ хроматограмм проводили с помощью программы ChromasPro 13.3 (Technelysium, Австралия). Выравнивание последовательностей, полученных в результате секвенирования, с последовательностями, размещенными в базах данных GenBank, было выполнено с использованием ресурсов NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав и границы ареалов

Фауна малярийных комаров Карелии представлена близкородственными видами-двойниками комплекса *Maculipennis*: *An. beklemishevi*, *An. maculipennis* s. s., *An. messeae* s. l. (последний включает виды-двойники *An. daciae* Linton, Nicolescu & Harbach, 2004 и *An. messeae* s. s.) (табл. 2). Виды малярийных комаров неравномерно распределены на территории Карелии (рис. 1). Все виды совместно обитают на юге, в подзоне средней тайги. Условная граница средней тайги в Карелии проходит вблизи 63-й параллели [8]. *An. maculipennis* и *An. messeae* s. l. повсеместно доминируют в личиночных биотопах южнее 63-й параллели, тогда как комары *An. beklemishevi* встречаются с низкой частотой 1.1–7.2% и не во всех водоемах. Иное территориальное распределение видов наблюдается севернее 63-й параллели, в подзоне северной тайги. Все перечисленные виды встречаются в биотопах до 65-й параллели. Доля *An. beklemishevi* в совместных местах выплода достигает 16.0–64.6%. По-видимому, именно 65 параллель служила северной границей распространения малярийных комаров в Карелии в 2010 г. [9]. Личинки малярийных комаров не были обнаружены в этом году в ряде обследованных водоемов в окрестностях пгт Лоухи (66.077640, 33.075553). Одной из задач полевых исследований в 2022 г. было определение современных северных границ ареалов видов-двойников. Локальная популяция *An. beklemishevi* найдена в оз. Нигрозере (66.551536° с. ш.) у Северного полярного круга (66.5622° с. ш.). Фактически за 12 лет граница расселения малярийных комаров сместилась на север на 170 км. Самая северная популяция *An. messeae* обнаружена на 30 км южнее, в водоеме в пгт. Чупа Лоухского района (66.261565° с. ш.). Отмеченные биотопы являются самыми северными местами выплода малярийных комаров в европейской части России. Следует отметить, что ареалы двух видов в северной тайге

Таблица 1. Праймеры для идентификации видов-двойников *An. messeae*/*An. daciae* по фрагменту последовательности ITS1 кластера рибосомной ДНК

№	Имя праймера	Последовательность праймера 5'–3'	Длина ПЦР-фрагмента (пн)	Полиморфные сайты по референсной последовательности GenBank ID AY648982, используемые для диагностики <i>An. messeae</i> / <i>An. daciae</i>	
				412	432
1	ITS638F	TGAACTGCAGGACACATGAAC	471	G/A	G/C
2	ITS638R	CCTACGTGCTGAGCTTCTCC			

являются фрагментированными. Многие потенциально пригодные для выплода личинок биотопы не заселены малярийными комарами. Например, личинок и куколок не нашли в более южных биотопах – в оз. Раудуламби, Амбарнское сельское поселение Республики Карелия (65.925928, 33.117315).

В июле 2022 г. нами были обследованы водоемы в Мурманской области, расположенные к северу от полярного круга: в окрестностях г. Кандалакша – озеро у губы Лупче (67.159583, 32.375519), пруд в районе губы Лупче (67.162094, 32.374103), р. Нива (67.147768, 32.424096), пруд у р. Нива (67.147184, 32.428109), болото у р. Нива (67.146078, 32.426983); озеро в окрестностях пгт Зеленоборский (66.866782, 32.390384); озеро в окрестностях с. Княжья губа (66.869059, 32.399852); пруды в г. Мончегорске (67.941813, 32.896272; 67.947667, 32.874325); заболоченность в окрестностях г. Кировска (67.648564, 33.702231). Во всех этих биотопах личинки и куколки малярийных комаров не обнаружены, а также не было прилетов имаго комаров комплекса *Maculipennis*. Согласно нашим данным, в северной таежной подзоне Заполярья (Кандалакша, Зеленоборский, Княжья губа, Кировск) и в арктической лесотундре (Мончегорск) комары рода *Anopheles* не обитают.

Самое северное местообитание комаров *An. maculipennis* выявлено нами в г. Кемь (64.953534° с. ш.). В 70-е годы XX в. северная граница ареала этого вида проходила в Ленинградской области, значительно южнее г. Петрозаводска [10]. В настоящее время вид продвинулся до северной таежной подзоны в Карелии. Комары *An. maculipennis*

доминируют в постоянных и временных личиночных биотопах г. Петрозаводска и г. Кемь. В выборке 2022 г. в Петрозаводске (временный водоем в пойме р. Рыбка) доля *An. maculipennis* составила 99,3%. Личинки этого вида найдены в биотопах городов Кондапога, Медвежьегорск, Сегеж и Беломорск (табл. 2). Вероятной причиной расширения ареала *An. maculipennis* на север является потепление климата. Потепление климата в таежной зоне Евразии приводит к смягчению условий зимовки и увеличению продолжительности летнего сезона размножения у малярийных комаров [11]. Комары *An. maculipennis* расселяются не только на севере, но и продвинулись на восток, от Поволжья до Южного Урала [12].

Хромосомный полиморфизм

Хромосомная изменчивость видов-двойников малярийных комаров приурочена к конкретным ландшафтно-климатическим зонам [13]. Это в полной мере относится к популяциям *An. beklemishevi* и *An. messeae* s. l., обитающим на территории Карелии. В популяциях *An. beklemishevi* северной таежной подзоны найдены гетерозиготы по следующим хромосомным инверсиям (в скобках указана локализация инверсий): XL₁ (1d-3b), XL₂ (2c-5c), 2R₂ (7c-9a), 3R₁ (23b-26a), 3R₅ (27b-29c) [4]. Частоты гетерозигот по половым хромосомам рассчитывали у самок (здесь и в дальнейшем *n* – число изученных особей). Доля гетерозигот XL₀₁ в Сегеже составила 2.0 ± 2.0% (*n* = 50); в Беломорске – 15.4 ± 7.1% (*n* = 26). Доля гетерозигот XL₀₂ в Сегеже составила 20.0 ± 5.7% (*n* = 50); в Беломорске – 7.7 ± 5.2% (*n* = 26);

Таблица 2. Видовой состав малярийных комаров в местообитаниях Карелии

№	Местообитание, координаты	Дата сбора	Число особей	Индекс доминирования ($f \pm s_f, \%$)		
				<i>An. messeae</i> s. l.	<i>An.</i> <i>maculipennis</i>	<i>An. beklemishevi</i>
1	г. Петрозаводск, дренажная канава в пойме р. Рыбка (61.795465, 34.280368)	02.08. 2022	143	0.7 \pm 0,7	99.3 \pm 0.7	0
2	г. Петрозаводск, заболоченность в пойме р. Ласосинка (61.777579, 34.354456)	23.07. 2009	110	28.2 \pm 4.3	71.8 \pm 4.3	0
3	г. Петрозаводск, заболоченность (61.779865, 34.363274)	10.08. 2010	271	40.6 \pm 3.0	58.3 \pm 3.0	1.1 \pm 0.6
4	Прионежский р-н, с. Шуя, заболоченность в пойме р. Шуя (61.890139, 34.248805)	23.07. 2009	46	100	0	0
5	г. Кондопога, пруд (62.202047, 34.234599)	12.08. 2010	143	69.9 \pm 3.8	27.3 \pm 3.7	2.8 \pm 1.4
6	г. Медвежьегорск, пруд (62.918425, 34.451519)	13.08. 2010	169	47.9 \pm 3.8	45.0 \pm 3.8	7.1 \pm 2.0
7	г. Сегежа, канава вокруг болота (63.754374, 34.305334)	16.08. 2010	144	34.0 \pm 3.9	1.4 \pm 1.0	64.6 \pm 4.0
8	г. Беломорск, пруд (64.512771, 34.778731)	15.08. 2010	190	75.8 \pm 3.1	0	24.2 \pm 3.1
9	г. Беломорск, пруд (64.544193, 34.787569)	31.07. 2022	51	96.1 \pm 2.7	3.9 \pm 2.7	0
10	г. Кемь, река Большая Пуэта (64.951902, 34.565763)	14.08. 2010	137	1.5 \pm 1.0	82.5 \pm 3.2	16.0 \pm 3.1
11	г. Кемь, река Большая Пуэта (64.953534, 34.573063)	27.07. 2022	103	45.6 \pm 4.9	54.4 \pm 4.9	0
12	Лоухский р-н, посёлок городского типа Чупа, пруд (66.261565, 33.021291)	28.07. 2022	42	100	0	0
13	Лоухский р-н, Малиновараккское сел. поселение, оз. Нигрозеро (66.551536, 32.757391)	20.07. 2022	46	0	0	100

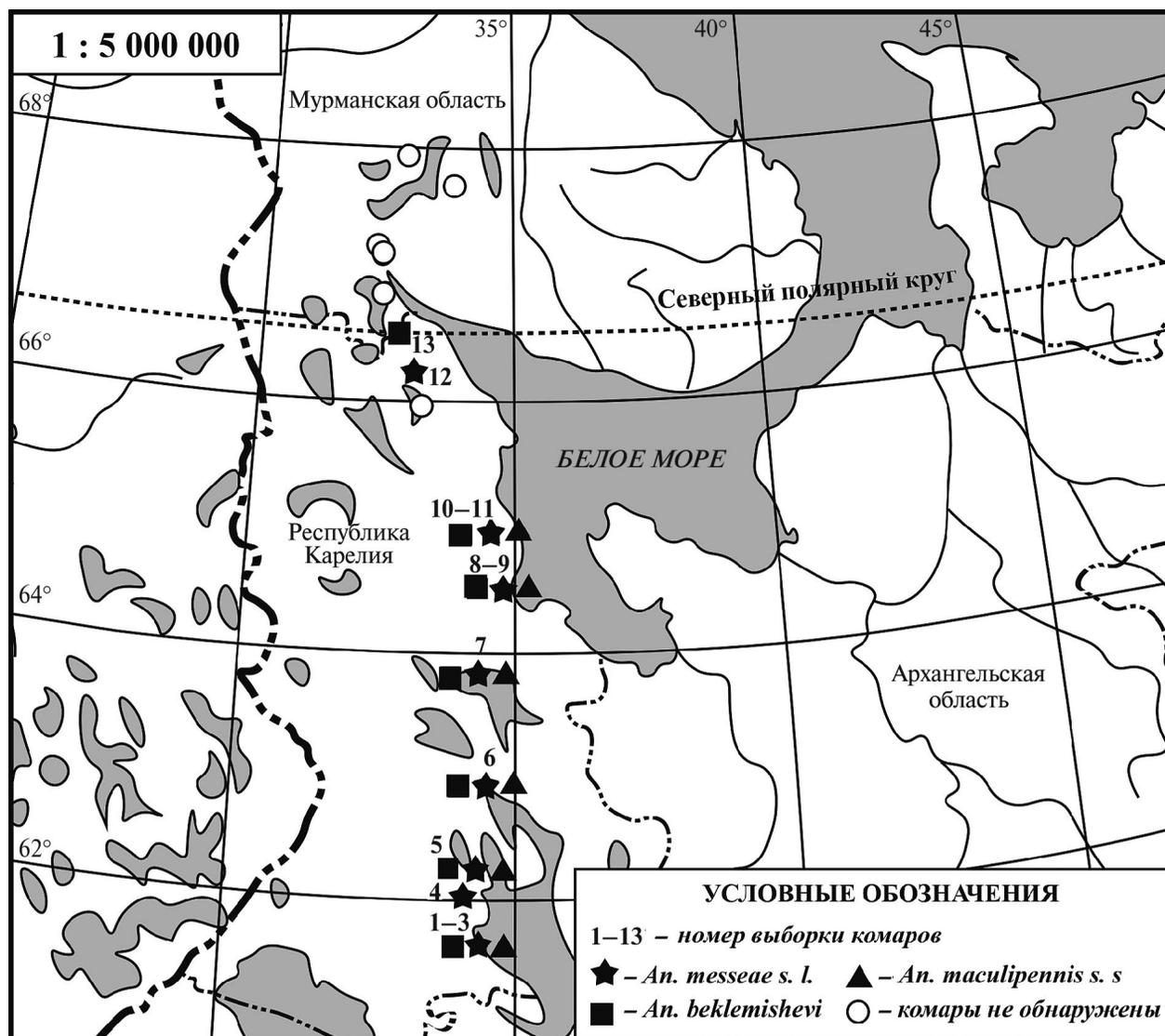


Рис. 1. Географическое распространение видов-двойников малярийных комаров рода *Anopheles* в биотопах Карелии. Координаты и цифровые обозначения биотопов приведены в табл. 2.

в Нигрозере – $3.8 \pm 3.7\%$ ($n = 26$). Гетерозиготы по аутомным инверсиям $3R_1$, $2R_2$ и $3R_5$ были обнаружены в двух самых северных популяциях *An. beklemishevi*. Частота гетерозигот $3R_{01}$ составила в Нигрозере – $2.2 \pm 2.2\%$ ($n = 46$); в Беломорске – $6.5 \pm 3.6\%$ ($n = 46$). В Беломорске в 2010 г. также были найдены гетерозиготы $2R_{02}$ и $3R_{05}$ каждая с частотой $2.2 \pm 2.2\%$ ($n = 46$). Следует отметить, что хромосомная изменчивость у *An. beklemishevi* сохраняется на низком уровне в популяции Нигрозера на самом краю видового ареала.

Высокий уровень хромосомного полиморфизма найден в популяциях *An. messeae* s. l. (табл. 3–4). В кариотипах комаров *An. messeae* s. l. найдены гомо- и гетерозиготы по следующим хромосомным инверсиям: XL_0 (2a–5b), XL_1 (принята за стандарт),

XL_2 (1b–4b), $2R_1$ (7b/c–12c/13a), $3R_1$ (23c/24a–26c/27a), $3L_1$ (34b/34c–37a/37b–38c/39a–39c/d) [5]. Инверсия $3L_1$ состоит из двух перекрывающихся инверсий. Частоты инверсий варьируют в локальных популяциях Карелии, однако в целом кариотипическое разнообразие является типичным для популяций *An. messeae* s. l., обитающих в таежной зоне Евразии [13–14]. Выборки 2010 г. использовали для сравнения хромосомного состава особей из популяций южной, центральной и северной частей Карелии [9]. В настоящей работе мы изучили дополнительный коллекционный материал 2009–2010 гг. и сравнили объединенные данные по кариотипам комаров средней таежной подзоны (Петрозаводск–Шуя–Кондапога–Медвежьегорск) и северной таежной подзоны (Беломорск–Кемь).

Таблица 3. Частоты хромосомных вариантов в популяциях *An. messeae* в подзоне средней тайги в Карелии

Инверсионные гомо-и гетерозиготы	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$, %					
	Петрозаводск 23.07.2009	Петрозаводск 10.08.2010	Шуя 27.07.2009	Кондопога 18.08.2010	Медвежьегорск 13.08.2010	
Самцы, <i>n</i>	63	14	17	39	34	
XL ₀	34.9 ± 6.0	50.0 ± 13.4	41.2 ± 11,9	56.4 ± 7,9	76.5 ± 7.3	
XL ₁	65.1 ± 6.0	50.0 ± 13.4	58.8 ± 11,9	43.6 ± 7,9	23.5 ± 7.3	
Самки, <i>n</i>	47	17	29	61	47	
XL ₀₀	36.2 ± 7.0	58.8 ± 11.9	24.1 ± 7,9	37.7 ± 6.2	51.1 ± 7.3	
XL ₀₁	14.9 ± 5.2	11.8 ± 7.8	13.8 ± 6,4	14.8 ± 4.5	12.8 ± 4.9	
XL ₁₁	48.9 ± 7.3	29.4 ± 11.1	62.1 ± 9,0	47.5 ± 6.4	34.0 ± 6.9	
XL ₁₂	0	0	0	0	2.1 ± 2.1	
Оба пола, <i>n</i>	110	31	46	100	81	
2R ₀₀	60.0 ± 4.7	71.0 ± 8.2	82.6 ± 5,6	76.0 ± 4.3	77.8 ± 4.6	
2R ₀₁	39.1 ± 4.7	25.8 ± 7.9	10.9 ± 4,6	22.0 ± 4.1	19.7 ± 4.4	
2R ₁₁	0.9 ± 0.9	3.2 ± 3.2	6.5 ± 3,6	2.0 ± 1.4	2.5 ± 1.7	
3R ₀₀	52.7 ± 4.8	71.0 ± 8.2	39.1 ± 7,2	59.0 ± 4.9	67.9 ± 5.2	
3R ₀₁	35.5 ± 4.6	19.3 ± 7.1	50.0 ± 7,4	33.0 ± 4.7	29.6 ± 5.1	
3R ₁₁	11.8 ± 3.1	9.7 ± 5.3	10.9 ± 4,6	7.0 ± 2.6	2.5 ± 1.7	
3R ₀₂	0	0	0	1.0 ± 1.0	0	
3L ₀₀	90.0 ± 2.9	96.8 ± 3.2	93.5 ± 3,6	90.0 ± 3.0	96.3 ± 2.1	
3L ₀₁	10.0 ± 2.9	3.2 ± 3.2	4.3 ± 3,0	10.0 ± 3.0	3.7 ± 2.1	
3L ₁₁	0	0	2.2 ± 2,2	0	0	

Таблица 4. Частоты хромосомных вариантов в популяциях *An. messeae* в подзоне северной тайги в Карелии

Инверсионные гомо- и гетерозиготы	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_f$, %				
	Сегежа 16.08.2010	Беломорск 15.08.2010	Беломорск 31.07.2022	Кемь 27.07.2022	Чупа 28.07.2022
Самцы, n	28	68	25	30	19
XL_0	67.9 ± 8.8	$47.1 \pm 6,1$	0	0	0
XL_1	32.1 ± 8.8	$52.9 \pm 6,1$	100	100	100
Самки, n	21	76	26	17	23
XL_{00}	23.8 ± 9.3	$28.9 \pm 5,2$	0	0	0
XL_{01}	52.4 ± 11.0	$23.7 \pm 4,9$	0	0	0
XL_{11}	23.8 ± 9.3	$47.4 \pm 5,7$	100	100	100
Оба пола, n	49	144	49	47	42
XL_0	57.1 ± 5.9	$42.7 \pm 3,3$	0	0	0
XL_1	42.9 ± 5.9	$57.3 \pm 3,3$	100	100	100
$2R_{00}$	71.4 ± 6.5	$68.1 \pm 3,9$	57.2 ± 7.1	$46.8 \pm 7,3$	16.7 ± 5.8
$2R_{01}$	22.5 ± 6.0	$23.6 \pm 3,5$	36.7 ± 6.9	$44.7 \pm 7,3$	66.6 ± 7.3
$2R_{11}$	4.1 ± 2.8	$8.3 \pm 2,3$	6.1 ± 3.4	$8.5 \pm 4,1$	16.7 ± 5.8
$2R_{03}$	2.0 ± 2.0	0	0	0	0
$3R_{00}$	44.9 ± 7.1	$59.7 \pm 4,1$	46.9 ± 7.1	$48.9 \pm 7,3$	47.6 ± 7.7
$3R_{01}$	44.9 ± 7.1	$34.7 \pm 4,0$	42.9 ± 7.1	$38.3 \pm 7,1$	52.4 ± 7.7
$3R_{11}$	$10.2 \pm 4,3$	$5.6 \pm 1,9$	10.2 ± 4.3	$12.8 \pm 4,9$	0
$3L_{00}$	100	$97.9 \pm 1,2$	91.8 ± 3.9	$87.2 \pm 4,9$	57.1 ± 7.6
$3L_{01}$	0	$2.1 \pm 1,2$	8.2 ± 3.9	$8.5 \pm 4,1$	42.9 ± 7.6
$3L_{11}$	0	0	0	$4.3 \pm 2,9$	0

Установлено, что комары средней и северной тайги отличаются по частотам генотипов половой хромосомы у самок: в северной тайге была выше доля гетерозигот XL_{01} ($\chi^2 = 9.77$; число степеней свободы $df = 1$; $p < 0.01$). Значительные различия выявлены по составу аутосом. В северной тайге выше доля гомо- и гетерозигот по инверсии $2R_1$ ($\chi^2 = 7.57$; $df = 2$; $p < 0.05$), но ниже частота гетерозигот с инверсией $3L_1$ ($\chi^2 = 7.76$; $df = 1$; $p < 0.01$). По нашему мнению, данные различия обусловлены разным соотношением видов-двойников *An. daciae* и *An. messeae* s. s. в таежных биотопах. Комары этих видов, входящих в группу *An. messeae* s. l., отличаются несколькими диагностическими инверсиями. Кариотипы с инверсией XL_0 практически отсутствуют у *An. messeae* s. s., в то время как гомо- и

гетерозиготы с инверсией $2R_1$ крайне редко встречаются у *An. daciae*. Хромосомные перестройки $3R_1$ и $3L_1$ с разной частотой встречаются у обоих видов [14]. Выявлены случаи межвидовой гибридизации в зонах симпатрии, но доля таких гибридов в таежных местообитаниях незначительна. Возможно, это обусловлено пониженной приспособленностью гибридов, в особенности в местообитаниях северной таежной зоны.

Значительный интерес представляют данные цитогенетического анализа периферийных популяций в выборках 2022 г. Уровень межпопуляционных различий по хромосомному составу показывает величина стандартного индекса F_{ST} (табл. 5). Изменчивость состава половых хромосом оценивали отдельно у самок, поскольку самцы являются

Таблица 5. Значения F_{ST} при попарных сравнениях выборок из популяций Карелии по инверсионным вариантам половых хромосом у самок и по аутосомам у особей обоих полов

Выборки	Попарные сравнения выборок по половым хромосомам самок										
	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Петрозаводск 2010	Чуша 2022
Петрозаводск 2009	0.0524	0.1728	0.0431	- 0.0245	0.0084	0.0822	0.6745*	0.6278*	0.6686*		
Петрозаводск 2010		0.0094	- 0.0159	0.0192	- 0.0177	- 0.0122	0.3521*	0.3236*	0.3483*		
Шуя 2009			0.0189	0.1063	0.0461	0.0015	0.2679	0.2333	0.2633		
Кондапога 2010				0.0139	- 0.0199	- 0.0082	0.3488*	0.3249*	0.3456*		
Медвежьегорск 2010					- 0.0150	0.0403	0.4811*	0.4516*	0.4772*		
Сегежа 2010						- 0.0040	0.5065*	0.4610*	0.5005*		
Беломорск 2010							0.2985*	0.2792*	0.2959*		
Беломорск 2022								-	-		
Кемь 2022											
Попарные сравнения выборок по аутосомам у особей обоих полов											
Петрозаводск 2009	0.0036	0.0318	- 0.0058	- 0.0078	0.0215	- 0.0086	0.0108	0.0281	0.1259*		
Петрозаводск 2010		0.0095	0.0063	0.0256	0.0188	0.0036	- 0.0049	0.0063	0.1026*		
Шуя 2009			0.0188	0.0572	0.0016	0.0335	0.0122	0.0324	0.1519*		
Кондапога 2010				0.0031	0.0090	0.0051	0.0172	0.0395	0.1567		
Медвежьегорск 2010					0.0313	0.0091	0.0430	0.0695*	0.1897*		
Сегежа 2010						0.0270	0.0315	0.0637*	0.2024*		
Беломорск 2010							0.0064	0.0241	0.1330*		
Беломорск 2022								- 0.0047	0.0778		
Кемь 2022									0.0382		

Примечание. * – значимые различия ($p < 0.05$).

гемизиготами и имеют только одну политенизирующуюся половую хромосому XL. Каждая выборка 2022 г. из местообитаний северной тайги (Беломорск, Кемь, Чупа) значимо отличается по величине F_{ST} от любых выборок из биотопов средней тайги, за исключением популяции в пос. Шуя на юге Карелии (табл. 5). Комары из биотопов северной тайги полностью гомозиготны по инверсии XL_1 , в то время как во всех личиночных биотопах средней тайги встречаются комары *An. daciae* с инверсией XL_0 . Важно отметить, что самки из биотопов г. Беломорска в 2010 и 2022 гг. имели разный состав по половым хромосомам ($\chi^2 = 15.76$; $df = 1$; $p < 0.001$). В 2022 г. не найдено ни одной гомозиготы XL_{00} или гетерозиготы XL_{01} . Вероятно, северная граница распространения комаров *An. daciae* с инверсией XL_0 подвижна и нестабильна. Как известно, летние месяцы 2010 г. были аномально жаркими на Русской равнине и севере европейской части России. Погодная аномалия могла способствовать временному смещению на север границы ареала *An. daciae*. В частности, одна самка с генотипом XL_{01} была найдена в личиночном биотопе г. Кемь в 2010 г. В выборке 2022 г. в г. Кемь гомо- и гетерозиготы с инверсией XL_0 отсутствовали. Для уточнения видового статуса комаров в выборках 2022 г. был проведен молекулярно-генетический анализ. Идентификации видов-двойников *An. daciae* и *An. messeae* s. s. осуществляли методом ПЦР–ПДРФ. Были изучены 10 образцов из пгт Чупа (выборка № 12) и 22 образца из г. Кемь (выборка № 11). Все образцы были определены как *An. messeae* s. s. Для подтверждения ПДРФ-идентификации полученные ПЦР-продукты были секвенированы. Все образцы имели общий гаплотип по проанализированному нами фрагменту транскрибируемого спейсера ITS2, характерный для *An. messeae* s. s. (GenBank ID: PP115571, PP115572). Результаты цитогенетического и молекулярно-генетического анализа свидетельствуют об отсутствии *An. daciae* в биотопах северной таежной подзоны. Очевидно, современная северная граница ареала *An. daciae* проходит южнее 64-й параллели, на границе средней и северной тайги.

Выборки комаров 2022 г. из северных таежных местообитаний отличались по составу аутосом от выборок личинок из биотопов средней тайги. Значимые величины F_{ST} получены при попарных сравнениях выборок из северных популяций комаров г. Кемь и пгт Чупа с выборками комаров из большинства других мест выплода (табл. 5). Особенно выделяется периферийная популяция пгт Чупа. Комары этой популяции отличаются от объединенной выборки из северных биотопов г. Кемь и г. Беломорска повышенной частотой инверсионных гетерозигот $2R_{01}$ ($\chi^2 = 15.48$; $df = 2$; $p < 0.001$); $3R_{01}$ ($\chi^2 = 6.60$; $df = 2$; $p < 0.05$) и $3L_{01}$ ($\chi^2 = 17.05$; $df = 1$; $p < 0.001$).

Таким образом, полученные нами данные позволили определить современные северные границы ареалов видов-двойников малярийных комаров *An. beklemishevi*, *An. daciae*, *An. messeae* s. s. и *An. maculipennis*, обитающих в таежных биотопах Карелии. Отмечено продвижение на север комаров *An. beklemishevi* и *An. messeae*. Граница распространения малярийных комаров сместилась от 65 параллели до Северного полярного круга. Хромосомный состав периферийных популяций у полиморфных видов *An. beklemishevi* и *An. messeae* s. s. включает инверсии, типичные для данной ландшафтно-климатической зоны. Хромосомные перестройки в краевых популяциях встречаются преимущественно в гетерозиготах. Очевидно, гетерозиготность по таким инверсиям поддерживается стабилизирующим отбором и способствует сохранению изменчивости на периферии видового ареала. Наличие хромосомных перестроек в периферийных популяциях служит основой для микроэволюционных процессов на краях видовых ареалов и может способствовать дальнейшему расселению комаров в высоких широтах в условиях потепления климата. Наши исследования показали, что процессы адаптивной радиации у малярийных комаров происходят исключительно в лесных сообществах и не выходят за пределы таежной зоны.

Исследование выполнено за счет гранта РФФИ № 22-24-00183 “Хромосомный полиморфизм в популяциях видов-двойников малярийных комаров таежной зоны Евразии”, <https://rscf.ru/project/22-24-00183/>.

Исследование одобрено Этическим комитетом Государственного университета просвещения, протокол № 2 от 26 октября 2023 г.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ивантер Э.В. Периферические популяции политического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 72–76. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2012.861>
2. Беклемишев В.Н. Экология малярийного комара. М.: Медгиз, 1944. 299 с.
3. Стегний В.Н., Кабанова В.М. Хромосомный анализ малярийных комаров *Anopheles atroparvus* и *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. № 4. С. 613–619.
4. Artemov G.N., Gordeev M.I., Kokhanenko A.A. et al. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes and inversion polymorphism in *Anopheles beklemishevi*

- // Parasites and Vectors. 2018. V. 11. № 211. P. 1–9. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2657-3>.
5. Artemov G.N., Fedorova V.S., Karagodin D.A. et al. New cytogenetic photomap and molecular diagnostics for the cryptic species of the malaria mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia // Insects. 2021. V. 12. № 9: 835. P. 1–16. <https://doi.org/10.3390/insects12090835>
 6. Corder G.W., Foreman D.I. Nonparametric statistics: A step-by-step approach, 2nd ed. Hoboken, N. Jersey, USA: John Wiley & Sons, Inc., 2014. 288 p. https://doi.org/10.1111/insr.12095_3
 7. Goudet J. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate *F*-statistics // J. Heredity. 1995. V. 86. № 6. P. 485–486. <https://doi.org/10.1093/OXFORDJOURNALS.JHERED.A111627>
 8. Гнатюк Е.П., Крышень А.М., Кузнецов О.Л. Биогеографическая характеристика приграничной Карелии // Тр. Карельского науч. центра Росс. акад. наук. Серия: Биогеография. Петрозаводск, 2011. Вып. 12. С. 12–22.
 9. Перевозкин В.П., Гордеев М.И., Москаев А.В. и др. Распространение и инверсионный полиморфизм комаров Карелии // Генетика. 2012. Т. 48, № 7. С. 806–811.
 10. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1991. 136 с.
 11. Гордеев М.И., Ежов М.Н. Глобальное потепление и изменение хромосомного состава сибирских популяций малярийных комаров // Докл. Акад. наук. 2004. Т. 395, № 4. С. 554–557. <https://doi.org/10.1023/b:dobs.0000025240.84307.f4>
 12. Novikov Yu.M., Vaulin O.V. Expansion of *Anopheles maculipennis* s. s. (Diptera: Culicidae) to northeastern Europe and northwestern Asia: Causes and Consequences // Parasites & Vectors. 2014. V. 7. № 389. P. 1–10. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-389>
 13. Гордеев М.И., Темников А.А., Панов В.И. и др. Хромосомная изменчивость в популяциях малярийных комаров в различных ландшафтных зонах Восточной Европы и Южного Урала // Географическая среда и живые системы. 2022. № 4. С. 48–66. <https://doi.org/10.18384/2712-7621-2022-4-48-66>
 14. Brusentsov I.I., Gordeev M.I., Yurchenko A.A. et al. Patterns of genetic differentiation imply distinct phylogeographic history of the mosquito species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* in Eurasia. Mol. Ecol. 2023. V. 32. № 20. P. 5609–5625. <https://doi.org/10.1111/mec.17127>

Chromosomal Polymorphism of Malaria Mosquitoes of Karelia and Expansion of Northern Boundaries of Species Areas

A. V. Moskaev^a, A. G. Bega^{a,b}, V. I. Panov^a, V. P. Perevozkin^c and M. I. Gordeev^{a, *}

^aFederal State University of Education, Moscow region, Mytishchi, 141014 Russia

^bVernadskiy Russian State University of National Economyderal region, Moscow, 143907 Russia

^cVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^dTomsk State Pedagogical University, Tomsk, 634061 Russia

e-mail: *gordeev_mikhail@mail.ru

Chromosomal variability in peripheral populations of malaria mosquitoes of the genus *Anopheles* (Diptera, Culicidae) inhabiting the territory of Karelia was studied. The modern northern limits of the ranges of sibling species of malarial mosquitoes *An. beklemishevi*, *An. daciae*, *An. messeae* s. s. and *An. maculipennis* were established. After 2010, the distribution boundary of malaria mosquitoes shifted northward by 170 km, from the 65th parallel to the Arctic Circle. Inversion heterozygotes XL₁, XL₂, 2R₂, 3R₁ and 3R₅ were found in peripheral populations of *An. beklemishevi*. Peripheral populations of *An. messeae* s. s. were homozygous for inversion of sex chromosome XL₁ and differed in the frequencies of autosome inversions from the middle taiga populations. The frequency of heterozygotes for autosomal inversions 2R₁, 3R₁, and 3L₁ increased in populations at the edge of the species area. Chromosomal variability in peripheral populations contributes to the dispersal of malaria mosquitoes in high latitudes under warming climate conditions.

Keywords: chromosomal polymorphism, marginal populations, area boundaries, malaria mosquitoes, *Anopheles*.