

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И БИОГЕОГРАФИЯ ЛАНДШАФТОВ

УДК 575.174; 574.3

DOI: 10.18384/2712-7621-2022-4-48-66

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ МАЛЯРИЙНЫХ КОМАРОВ В РАЗЛИЧНЫХ ЛАНДШАФТНЫХ ЗОНАХ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И ЮЖНОГО УРАЛА

**Гордеев М. И.¹, Темников А. А.¹, Панов В. И.¹, Климов К. С.^{1,2}, Ли Е. Ю.¹,
Москаев А. В.¹**

¹ Московский государственный областной университет
141014, Московская область, г. Мытищи, ул. Веры Волошиной, д. 24,
Российская Федерация

² Филиал ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в городе Москве»
в ТиНАО города Москвы
129626, г. Москва, Графский переулок, д. 4, к. 2, 3, 4, Российская Федерация

Аннотация

Цель. Определение роли хромосомного полиморфизма в процессе адаптации популяций малярийных комаров к обитанию в различных ландшафтных областях (природных зонах и подзонах).

Процедуры и методы. Проведён цитогенетический анализ выборок малярийных комаров в 10 ландшафтных областях (природных зонах и подзонах) Восточной Европы и Южного Урала. По структуре политенных хромосом личинок определяли видовой состав и частоты хромосомных инверсий у комаров *Anopheles messeae* s. l., включающих виды-двойники *An. daciae* и *An. messeae* s. s.

Результаты. Установлено, что популяции каждой ландшафтной зоны (подзоны) характеризуются определённым составом и частотами хромосомных инверсий. В степной зоне преобладают видоспецифичные инверсии XL₀ и 2R₀ *An. daciae*, в таёжной зоне – инверсии XL₁ и 2R₁ *An. messeae* s. s. Популяции подтаёжной зоны отличаются промежуточными частотами инверсий.

Теоретическая и/или практическая значимость. Показано, что в пределах ландшафтной зоны/подзоны формируется своя исторически сложившаяся кариотипическая структура популяций малярийных комаров.

Ключевые слова: ландшафтные зоны, малярийные комары, хромосомный полиморфизм, *Anopheles*

© СС ВУ Гордеев М. И., Темников А. А., Панов В. И., Климов К. С., Ли Е. Ю., Москаев А. В., 2022.

Благодарности. Исследование выполнено за счёт гранта РФФИ № 22-24-00183 «Хромосомный полиморфизм в популяциях видов-двойников малярийных комаров таёжной зоны Евразии».

CHROMOSOMAL VARIABILITY IN POPULATIONS OF MALARIA MOSQUITOES IN DIFFERENT LANDSCAPE ZONES OF EASTERN EUROPE AND THE SOUTHERN URALS

M. Gordeev¹, A. Temnikov¹, V. Panov¹, K. Klimov^{1,2}, E. Lee¹, A. Moskaev¹

¹ Moscow Region State University

ul. Very Voloshinoy 24, Mytishchi 141014, Moscow Region, Russian Federation

² Branch of the Federal Budget Health Care Institution "Center for hygiene and epidemiology in Moscow" in the Troitsk and Novomoskovsk administrative districts of Moscow
Grafskii per. 4, bldg. 2,3,4, Moscow 129626, Russian Federation

Abstract

Aim. To determine the role of chromosomal polymorphism in the adaptation of malaria mosquito populations to different landscape zones.

Methodology. Cytogenetic analysis of samples of malarial mosquitoes in 10 landscape zones (subzones) of Eastern Europe and Southern Urals was performed. Species composition and frequencies of chromosomal inversions in *Anopheles messeae* s. l. mosquitoes, including sibling species of *An. daciae* and *An. messeae* s. s., were determined from the structure of polytene chromosomes of larvae.

Results. It was established that populations of each landscape zone (subzone) are characterized by a certain composition and frequencies of chromosomal inversions. In the steppe zone, species-specific inversions XL₀ and 2R₀ of *An. daciae* predominate; in the taiga zone, inversions XL₁ and 2R₁ of *An. messeae* s. s. are common. Populations of the sub-taiga zone are characterized by intermediate frequencies of inversions.

Research implications. It is shown that the landscape zone has its own historically established karyotypic structure of malarial mosquito populations.

Keywords: landscape zones, malaria mosquitoes, chromosomal polymorphism, *Anopheles*

Acknowledgments. The study was supported by grant no. 22-24-00183, "Chromosomal polymorphism in populations of sibling species of malaria mosquitoes of the Eurasian taiga".

Введение

Ландшафтные зоны формируются в результате взаимодействия абиотических и биотических компонентов геосистем и определяют условия существования живых организмов в составе биогеоценозов [4]. Биогеоценозы включают популяции отдельных видов, характеризующиеся определёнными исторически сложившимися эколо-

гической и генетической структурами. Эти популяции, в отличие от межвидовых сообществ, более интегрированы. Особи в популяциях связаны общим происхождением и репродуктивными отношениями. Особый теоретический интерес представляет изучение популяций интерзональных видов, обитающих в разнообразных ландшафтах. Условием существования этих видов

является способность перестраивать генетическую структуру популяций в изменяющихся условиях среды.

Среди палеарктических интерзональных видов кровососущих двукрылых насекомых (Diptera, Culicidae) выделяется малярийный комар *Anopheles messeae* Fall., 1926. Комары *An. messeae* s.l. обитают на обширных пространствах Евразии, от атлантического побережья на западе до бассейнов рек Зеи и Лены на востоке; от северных лесов Европейской части России, Западной и Восточной Сибири до хребтов Кавказа и Тянь-Шаня на юге [2; 8]. Северная и восточная границы ареала этих комаров изучены фрагментарно. Популяции *An. messeae* s.l. характеризуются высоким уровнем хромосомной изменчивости.

Основным типом хромосомных перестроек у комаров рода *Anopheles* служат фиксированные и флуктуирующие инверсии (поворот участка хромосом на 180°). В кариотипах *An. messeae* s.l. найдено 5 распространённых и ряд эндемичных парацентрических инверсий, встречающихся в гомо- и гетерозиготном состоянии. Частоты ряда инверсий клинально изменяются в пространстве ареала, коррелируя с климатическими градиентами [5]. Закономерная географическая изменчивость инверсионных частот позволяет выдвинуть гипотезу о зависимости кариотипической структуры полиморфных видов малярийных комаров от особенностей ландшафтов, в которых они обитают [14].

Цель данной работы – определить роль хромосомного полиморфизма в процессе адаптации популяций *An. messeae* s.l. к обитанию в различных ландшафтных зонах.

Выборки личинок малярийных комаров были собраны в 12 местообитаниях, расположенных в 10 зонально-ландшафтных областях Восточной Европы и Южного Урала (табл. 1). Отлов комаров осуществляли в типичных местах выплода *Anopheles* – в водоёмах со стоячей водой и обильной водной растительностью. Для работы использовали только личинок IV стадии, которых собирали медицинскими кюветами с поверхности воды. Личинок фиксировали в растворе Кларка (3 части 96% этилового спирта, 1 часть ледяной уксусной кислоты) и хранили в холодильнике при -20°C.

Для визуализации политенных хромосом под световым микроскопом готовили препараты из слюнных желез личинок по стандартной методике [20], модифицированной авторами. Личинок препарировали на предметных стеклах в капле фиксатора Кларка под микроскопом МБС-10. Парные слюнные железы выделяли из грудного отдела личинок. Выделенные железы осушали от излишков фиксатора и окрашивали лактоацеторсеином. Предварительно готовили краситель, нагревая смесь, состоящую из органического красителя орсеина (2%), ледяной уксусной кислоты (49%) и 80%-ной молочной кислоты (49%), на водяной бане в течение 60 мин. Окрашенные железы раздавливали под покровным стеклом в капле 50% уксусной кислоты, постукивая по покровному стеклу тупым концом препаровальной иглы. Края покровных стекол окаймляли изолирующим составом, чтобы предотвратить высыхание препаратов.

Видовую диагностику комаров проводили с использованием морфологических и цитогенетических критериев.

Таблица 1 / Table 1

Распределение местообитаний по ландшафтным областям и видовой состав малярийных комаров / Distribution of habitats by landscape zones and species composition of malaria mosquitoes

№ популяции	Зонально-секторальный тип ландшафта	Расположение и координаты биотопа	Даты выборки	Число особей	Видовой состав комаров, %		
					<i>An. messeae</i> s. l.	<i>An. maculipennis</i>	<i>An. beklemishevi</i>
П1	Южно-степной Восточно-европейский	Волгоградская обл., Камышинский р-он, с. Костарево, р. Иловля (50.055188, 44.973902)	06.07.2013	106	100	0	0
П2	Типично-степной Восточно-европейский	Саратовская обл., Балаковский район, с. Малая Быковка, (51.891484, 47.750614)	09.08.2018	103	97,1 ±1,7	2,9 ±1,7	0
П3	Типично-степной Западносибирский	г. Оренбург, оз. Дачное (51.749134, 55.106522)	23.07.2014	118	82,2 ±3,5	17,8 ±3,5	0
П4	Южно-степной Западносибирский	Республика Башкортостан, р. Таналык (51.780375, 58.331700)	25.07.2014	101	100	0	0
П5	Лесостепной Западносибирский	Челябинская обл., Сосновский район, с. Кайгородово, р. Миасс (55.131236, 61.069646)	06.08.2020	97	100	0	0
П6	Подтаёжный Восточно-европейский	Владимирская обл., Гусь-Хрустальный район, пос. Красное Эхо, р. Побойка (55.792602, 40.696071)	25.07.2020	89	93,3 ±2,7	6,7 ±2,7	0
П7	Подтаёжный Западносибирский	Свердловская обл., г. Екатеринбург, оз. Шарташ (56.872175, 60.690973)	07.08.2020	62	100	0	0
П8	Южно-таёжный Восточно-европейский	Вологодская обл., Вологодский район, Старосельское сельское поселение с. Опучково, пруд (59.155133, 39.406410)	15.08.2020	111	99,1 ±0,9	0,9 ±0,9	0
П9	Среднетаёжный Восточно-европейский	Архангельская обл., Шенкурский р-он, д. Семеновская, заболоченность (61.992387, 42.759001)	31.07.2020	60	83,3 ±4,8	0	16,7 ±4,8

Окончание табл. 1

П10	Среднетаёжный Восточно- европейский	Архангельская обл, Виноградовский р-он, п. Березник, пруд (62.854307, 42.723593)	01.082020	30	100	0	0
П11	Северо-таёжный Восточно- европейский	Архангельская обл., г. Архангельск, пруд (64.508048, 40.690535)	02.082020	43	100	0	0
П12	Северо-таёжный Восточно- европейский	Архангельская обл., г. Северодвинск, пруд (64.543985, 39.868063)	02.082020	118	99,2 ±0,8	0	0,8 ±0,8

Источник: составлено авторами

Комаров комплекса *Maculipennis* диагностировали по комплексу морфологических признаков [17]. Определение видов-двойников комплекса *An. maculipennis* (*An. messeae* s. l.; *An. beklemishevi* Stegny et Kabanova, 1976; *An. maculipennis* Meigen, 1904) осуществляли по рисунку дисков политенных хромосом, сравнивая кариотипы личинок с фотокартами политенных хромосом исследуемых видов [6; 7; 19].

В кариотипах *An. messeae* s. l. учитывали гомо- и гетерозиготы по наиболее распространенным инверсионным вариантам половой хромосомы и аутосом: XL₀, XL₁, 2R₀, 2R₁, 3R₀, 3R₁, 3L₀, 3L₁ [19]. Кроме перечисленных хромосомных вариантов, в популяциях *An. messeae* s. l. были найдены эндемичные гетерозиготные инверсии 3L₄ (37с-38с) и 3L₅ (34а-37с). Статистический анализ межпопуляционных различий по частотам инверсионных генотипов проводили с помощью программного пакета Fstat 2.9.4. [15]. Зональные различия в частотах инверсий у комаров оценивали с помощью критерия Хи-квадрат (χ^2) [10]. Всего было изучено 1038 кариотипов личинок, в т. ч. 976 кариотипов с инверсиями у *An. messeae* s. l.

Хромосомная изменчивость в популяциях малярийных комаров

Одной из задач данной работы было изучение географического распространения видов-двойников малярийных комаров комплекса *An. maculipennis*. Кариотипирование личинок из 12 мест выплода позволило определить видовой состав малярийных комаров, обитающих в различных ландшафтных зонах (табл. 1). Установлено, что во всех изученных местообитаниях доминировал *An. messeae* s. l. с частотой 82,2–100%. Преобладание *An. messeae* s. l. во всех личиночных биотопах минимизирует влияние других комаров комплекса *An. maculipennis* на генетическую структуру популяций доминирующего вида. Вероятнее всего, комары *An. messeae* s. l. сами вытесняют особей других близкородственных видов в субоптимальные биотопы с низкой плотностью личинок. По-видимому, этим объясняется полное отсутствие *An. maculipennis* s. s. в южностепной подзоне в Восточноевропейском и Западноевропейском секторах, а также в лесостепях и в отдельных биотопах подтаёжной зоны, где имеются оптимальные температурные условия

для развития преимагинальных стадий малярийных комаров. Кроме того, данный вид не обнаружен в местообитаниях среднетаёжной и северотаёжной подзон (табл. 1).

Комары *An. messeae* s. l. широко распространены и на севере таёжной зоны, где обитают в одних и тех же биотопах с таёжным видом *An. beklemishevi*. В изученных нами личиночных биотопах доля *An. beklemishevi* была низкой и варьировала в пределах 0,8–16,7%. Таким образом, комары *An. messeae* s. l. способны успешно развиваться в разнообразных ландшафтных зонах и взаимодействовать с другими, более узко специализированными близкородственными видами малярийных комаров.

Важной особенностью популяций *An. messeae* s. l. является высокий уровень хромосомной изменчивости. Диплоидный набор комаров рода *Anopheles* включает 3 пары субметацентрических хромосом (6 плеч), из которых первая пара – половые хромосомы XX у самок или XY у самцов. Инверсии половой хромосомы встречаются у самок в гомо- и гетерозиготной формах, причём в политенных хромосомах имеется только короткое плечо XL. Более длинное плечо XR состоит из гетерохроматина, не политенизируется и в кариотипах отсутствует. Самцы имеют только одну хромосому XL (гемизиготы), Y хромосома также не политенизируется и в кариотипах не представлена. Каждая политенная хромосома двойная, состоит из тесно сконъюгированных гомологов. Только половая хромосома XL у самцов состоит из одного гомолога и выглядит в 2 раза тоньше половой хромосомы самок. Вторая и третья пары хромосом

у малярийных комаров – двуплечие аутосомы. Инверсии встречаются в длинном плече второй пары хромосом 2R, а также в длинном и коротком плечах третьей пары хромосом – 3R и 3L. В плече 2L инверсии отсутствовали.

В кариотипах *An. messeae* s. l. были обнаружены следующие инверсионные варианты: XL₀, XL₁, 2R₀, 2R₁, 3R₀, 3R₁, 3L₀, 3L₁, 3L₄, 3L₅ (табл. 2–3).

Частоты инверсий половой хромосомы и аутосом варьировали в широких пределах в популяциях, расположенных в различных ландшафтных зонах. Одной из наиболее вариабельных была половая хромосома XL. Частоты инверсии XL₀ варьировали от 0–4% в популяциях таёжной зоны до 46,5–59,7% в степных популяциях. Следует отметить, что на территории России *An. messeae* s. l. включает 2 вида-двойника: *An. daciae* Linton, Nicolescu and Harbach, 2004 и *An. messeae* s. s. [9].

Вид *An. daciae* впервые был описан на территории Румынии [18], и ареал этого вида перекрывается с ареалом *An. messeae* s. s. на обширных пространствах Европы и Азии [1; 8–9; 11–13; 21]. Инверсия XL₀ встречается только у комаров *An. daciae* и у редких гибридов *An. daciae* × *An. messeae* [9]. Эта инверсия имеет диагностическое значение и коррелирует с долей *An. daciae* в анофелогенных биотопах. Альтернативная инверсия XL₁ имеется у обоих видов. Очевидно, что последовательное снижение доли инверсии XL₀ с юга на север может указывать на низкую встречаемость *An. daciae* на севере таёжной зоны.

Географическая подразделённость двух видов-двойников подтверждается при анализе инверсионного полиморфизма аутосомы 2R (табл. 2–3).

Таблица 2 / Table 2

Частоты хромосомных вариантов в популяциях *An. messeae* s. l. в степной, лесостепной и подтаёжной ландшафтных зонах / Frequencies of chromosomal variants in populations of *An. messeae* s. l. in steppe, forest-steppe, and subtaiga landscape zones

Инверсионные геми- и гомозиготы	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_f$, %					
	Степная зона				Лесостепь	Подтаёж- ная зона
	П 1	П 2	П 3	П 4	П 5	П 6
Самцы, n	38	46	47	32	41	42
XL ₀	42,1±8,0	52,2±7,4	31,9±6,8	34,4±8,4	87,8±5,1	28,6±7,0
XL ₁	57,9±8,0	47,8±7,4	68,1±6,8	65,6±8,4	12,2±5,1	71,4±7,0
Самки, n	68	54	50	69	56	41
XL ₀₀	16,2±4,5	48,2±6,8	22,0±5,9	8,7±3,4	7,1±3,4	7,3±4,1
XL ₀₁	63,2±5,8	29,6±6,2	36,0±6,8	36,2±5,8	32,2±6,2	29,3±7,1
XL ₁₁	20,6±4,9	22,2±5,7	42,0±7,0	55,1±6,0	60,7±6,5	63,4±7,5
Оба пола, n	106	100	97	101	97	83
XL ₀	46,5±3,8	59,7±4,0	37,4±4,0	28,2±3,5	40,5±4,0	24,2±3,8
XL ₁	53,5±3,8	40,3±4,0	62,6±4,0	71,8±3,5	59,5±4,0	75,8±3,8
2R ₀₀	100	100	99,0±1,0	99,0±1,0	81,4±3,9	77,1±4,6
2R ₀₁	0	0	1,0±1,0	1,0±1,0	17,5±3,9	22,9±4,6
2R ₁₁	0	0	0	0	1,0±1,0	0
3R ₀₀	82,1±3,7	57,0±5,0	35,0±4,8	29,7±4,5	52,6±5,1	81,9±4,2
3R ₀₁	17,9±3,7	29,0±4,5	49,5±5,1	36,6±4,8	41,2±5,0	14,5±3,9
3R ₁₁	0	14,0±3,5	15,5±3,7	33,7±4,7	6,2±2,4	3,6±2,0
3L ₀₀	85,9±3,4	65,0±4,8	51,6±5,1	38,6±4,8	88,7±3,2	97,6±1,7
3L ₀₁	14,1±3,4	27,0±4,4	36,1±4,9	49,5±5,0	10,3±3,1	2,4±1,7
3L ₁₁	0	8,0±2,7	11,3±3,2	11,9±3,2	1,0±1,0	0
3L ₀₄	0	0	1,0±1,0	0	0	0
3L ₀₅	0	0	0	0	0	0

Примечание: n – число особей; популяции П1–П6 те же, что и в таблице 1.

Источник: составлено авторами

Таблица 3 / Table 3

Частоты хромосомных вариантов в популяциях *An. messeae* s. l. в подтаёжной и таёжной ландшафтных зонах / Frequencies of chromosomal variants in populations of *An. messeae* s. l. in subtaiga and taiga landscape zones

Инверсионные геми- и гомозиготы	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_6$, %					
	Подтаёж- ная зона	Таёжная зона				
		П 7	П 8	П 9	П 10	П 11
Самцы, n	36	56	25	11	19	47
XL ₀	50,0±8,3	19,6±5,3	4,0±3,9	9,1±8,7	0	12,8±4,9
XL ₁	50,0±8,3	80,4±5,3	96,0±3,9	90,9±8,7	100	87,2±4,9
Самки, n	26	54	25	19	24	70
XL ₀₀	23,1±8,3	18,5±5,3	0	5,3±5,1	0	14,3±4,2
XL ₀₁	19,2±7,7	1,9±1,9	8,0±5,4	0	0	0
XL ₁₁	57,7±9,7	79,6±5,5	92,0±5,4	94,7±5,1	100	85,7±4,2
Оба пола, n	62	110	50	30	43	117
XL ₀	39,8±5,2	19,5±3,1	4,0±2,3	6,1±3,4	0	13,9±2,5
XL ₁	60,2±5,2	80,5±3,1	96,0±2,3	93,9±3,4	100	86,1±2,5
2R ₀₀	74,2±5,6	39,1±4,7	10,0±4,2	16,7±6,8	18,6±5,9	35,9±4,4
2R ₀₁	17,7±4,9	38,2±4,6	50,0±7,1	23,3±7,7	51,2±7,6	44,4±4,6
2R ₁₁	8,1±3,5	22,7±4,0	40,0±6,9	60,0±8,9	30,2±7,0	19,7±3,7
3R ₀₀	75,8±5,4	56,4±4,7	32,0±6,6	26,7±8,1	25,6±6,7	35,9±4,4
3R ₀₁	19,4±5,0	36,4±4,6	48,0±7,1	46,6±9,1	58,1±7,5	35,0±4,4
3R ₁₁	4,8±2,7	7,2±2,5	20,0±5,7	26,7±8,1	16,3±5,6	29,1±4,2
3L ₀₀	95,2±2,7	91,8±2,6	96,0±2,8	76,7±7,7	52,2±7,6	75,2±4,0
3L ₀₁	4,8±2,7	8,2±2,6	4,0±2,8	23,3±7,7	44,2±7,6	22,2±3,8
3L ₁₁	0	0	0	0	4,6±3,2	0
3L ₀₄	0	0	0	0	0	0
3L ₀₅	0	0	0	0	0	2,6±1,5

Примечание: популяции П7–П12 те же, что и в таблице 1.

Источник: составлено авторами

Инверсия $2R_1$ встречается, за редкими исключениями, только у *An. messeae* s. s. [9]. В степных популяциях комаров суммарная доля гомо- и гетерозигот $2R_{11}$ и $2R_{01}$ составляет 0–1%, тогда как в таёжных – достигает 60,9–90%. Поскольку инверсия $2R_0$ имеется у обоих видов, можно предполагать наличие широтного градиента по этой инверсии у *An. messeae* s. s.

Высокий уровень хромосомной изменчивости наблюдается также по инверсиям аутосомных плеч $3R$ и $3L$ у комаров, обитающих в различных ландшафтных зонах (табл. 2–3). Известно, что инверсии $3R_1$ и $3L_1$ найдены в популяциях у обоих видов-двойников. Кроме двух перечисленных широко распространённых инверсий, в плече $3L$ были найдены 2 эндемичные инверсии: $3L_4$ – в популяции среднестепной западносибирской подзоны, и $3L_5$ – в популяции северотаёжной подзоны. Обе эндемичные инверсии найдены в гетерозиготах у отдельных особей.

Вероятно, соотношение гомо- и гетерозигот по инверсиям аутосомы 3 , как и доли инверсионных вариантов двух других хромосом у комаров *An. messeae* s. l., определяются экологическими особенностями конкретных ландшафтных зон (подзон). В этом случае каждой зоне (подзоне) должен соответствовать определённый уровень хромосомной изменчивости, и комары из разных зон должны отличаться по набору инверсионных генотипов.

Уровень межпопуляционных генетических различий между комарами – обитателями различных ландшафтных зон (подзон) оценивает индекс фиксации F_{ST} . Он отражает совместное влияние факторов популяционной ди-

намики (дрейфа, миграции, мутации и отбора) на распределение инверсионных вариантов между популяциями [16].

Данный показатель был рассчитан отдельно для инверсионных генотипов половой хромосомы XL у самцов и самок (табл. 4–5). В результате попарного сравнения популяций у самцов (табл. 4) было выявлено, что наибольшие различия по инверсиям половой хромосомы наблюдаются между популяциями переходных ландшафтов (лесостепной и подтаёжной зоны – П5, П7) и популяциями таёжных подзон (П8–П10). Значимые значения F_{ST} (выделены жирным шрифтом; уровень значимости $p < 0,05$) обусловлены резким снижением частоты гемизиготных самцов XL_0 в таёжной зоне.

Попарное сравнение популяций по частотам инверсионных генотипов половой хромосомы XL у самок (табл. 5) показало, что значимые величины F_{ST} отмечены между подтаёжной и южно-таёжной популяциями (П7–П8) и рядом популяций степной зоны (П1–П6). Это объясняется тем, что в переходном подтаёжном ландшафте и на южных границах таёжной зоны у самок изменяется соотношение инверсионных гомо- и гетерозигот по половой хромосоме. Значимые величины F_{ST} показаны при сравнении популяции подтаёжной зоны П7 с популяциями П8–П11 по причине резкого снижения доли гетерозиготных самок XL_{01} в таёжных подзонах. Особенно выделяется северотаёжная популяция П12. Значимые величины F_{ST} отмечены при сравнении с рядом популяций из разных ландшафтных зон (П1–П2, П6, П8–П11). Причина межпопуляционных различий связана с тем, что в этой

Таблица 4 / Table 4

Межпопуляционные различия по частотам инверсий хромосомы XL (значения Fst) у самцов *An. messeae* s. l. в различных ландшафтных зонах / Interpopulation differences in the frequencies of XL chromosome inversions (Fst values) in male of *An. messeae* s. l. in different landscape zones

	П 2	П 3	П 4	П 5	П 6	П 7	П 8	П 9	П 10	П 11	П 12
П 1	0.0011	-0.0204	-0.0203	0.0685	0.0563	0.0882	0.1953	0.0736	0.1482	0.0428	0.0148
П 2		0.0199	0.0325	0.1733	-0.0012	0.1940	0.1104	0.0086	0.0652	-0.0176	0.0959
П 3			-0.0256	0.0425	0.0840	0.0607	0.2201	0.1022	0.1759	0.0698	-0.0017
П 4				0.0198	0.1092	0.0365	0.2642	0.1307	0.2154	0.0910	-0.0167
П 5					0.2723	-0.0244	0.4103	0.2952	0.3722	0.2428	-0.0150
П 6						0.2883	0.0564	-0.0246	0.0079	-0.0561	0.1849
П 7							0.4152	0.3095	0.3800	0.2624	-0.0040
П 8								0.0437	-0.0114	0.0526	0.3274
П 9									-0.0046	-0.0610	0.2070
П 10										-0.0437	0.2857
П 11											0.1619

Источник: составлено авторами

Таблица 5 / Table 5

Межпопуляционные различия по частотам инверсионных вариантов хромосомы XL (значения Fst) у самок *An. messeae* s. l. в различных ландшафтных зонах / Interpopulation differences in the frequencies of XL chromosome inversion variants (Fst values) in females of *An. messeae* s. l. in different landscape zones

	П 2	П 3	П 4	П 5	П 6	П 7	П 8	П 9	П 10	П 11	П 12
П 1	-0.0154	0.0595	-0.0046	0.0085	-0.0116	0.2794	0.1665	0.0085	0.1012	0.0726	0.1244
П 2		0.0834	0.0033	0.0223	-0.0095	0.3168	0.1234	-0.0050	0.0660	0.0397	0.1536
П 3			0.0292	-0.0087	0.0529	0.0888	0.3176	0.1557	0.2594	0.2257	0.0040
П 4				-0.0079	-0.0055	0.2275	0.1861	0.0416	0.1320	0.1071	0.0840
П 5					0.0051	0.1497	0.2961	0.0872	0.2162	0.1717	0.0330
П 6						0.2696	0.1642	0.0182	0.1063	0.0808	0.1157
П 7							0.5424	0.4057	0.4940	0.4608	0.0373
П 8								0.0727	0.0196	0.0126	0.3765
П 9									0.0205	-0.0015	0.2309
П 10										-0.0339	0.3257
П 11											0.2965

Источник: составлено авторами

популяции П12 выявлены относительно высокая для таёжной зоны частота гомозиготных самок XL₀₀ (14%) при полном отсутствии гетерозигот XL₀₁ (табл. 3).

В результате попарных сравнений популяций из разных ландшафтных зон нами были определены интегральные показатели F_{ST} для инверсионных вариантов всех аутосомных плеч у особей обоих полов (табл. 6). Выявлен высокий уровень межпопуляционной изменчивости: за небольшими исключениями подавляющее большинство величин F_{ST} являются значимыми. Фактически каждая популяция, обитающая в конкретной ландшафтной зоне (подзоне), имеет свой набор инверсионных генотипов.

По нашему мнению, частоты инверсионных вариантов и аутосом, и половой хромосомы определяются

локальными факторами отбора. Ранее в ряде экспериментальных исследований было показано адаптивное значение инверсионного полиморфизма у *An. messeae* s. l. [5]. В результате анализа сезонной динамики инверсионных частот была высказана гипотеза, что инверсионный полиморфизм в популяциях *An. messeae* s. l. поддерживается за счёт дифференциальной приспособленности альтернативных гомозигот на разных этапах сезонного цикла. Одни гомозиготы имеют преимущество в летний период репродукции, другие – зимой во время диапаузы [3; 5].

Наши исследования свидетельствуют о том, что популяции разных ландшафтных зон (подзон) отличаются равновесными частотами инверсионных генотипов половой хромосомы и аутосом (рис. 1). Закономерная широтная смена различных типов ланд-

Таблица 6 / Table 6

Межпопуляционные различия по частотам инверсионных вариантов аутосом (значения Fst) у особей обоих полов *An. messeae* s. l. в различных ландшафтных зонах / Interpopulation differences in the frequencies of autosome inversion variants (Fst values) in individuals of both sexes of *An. messeae* s. l. in different landscape zones

	П 2	П 3	П 4	П 5	П 6	П 7	П 8	П 9	П 10	П 11	П 12
П 1	0.1172	0.1762	0.2626	-0.0020	0.0217	0.0978	0.3040	0.1835	0.3504	0.4264	0.0460
П 2		0.2139	0.2619	0.0769	0.1067	0.1907	0.0862	0.0354	0.0775	0.1265	0.2412
П 3			0.0138	0.1715	0.0892	0.0189	0.2206	0.1659	0.3410	0.3575	0.1987
П 4				0.2514	0.1607	0.0779	0.2198	0.1819	0.3518	0.3546	0.2997
П 5					0.0255	0.1033	0.2444	0.1452	0.2879	0.3568	0.0719
П 6						0.0390	0.2371	0.1300	0.2939	0.3520	0.0750
П 7							0.2615	0.1823	0.3646	0.3999	0.0980
П 8								0.0229	0.0467	0.0241	0.4387
П 9									0.0415	0.0565	0.3019
П 10										0.0025	0.5115
П 11											0.5864

Источник: составлено авторами

шафтов предполагает направленные сдвиги равновесных частот инверсий в популяциях *An. messeae* s. l. Для выяснения характера зональных различий кариотипического состава комаров мы объединили данные по составу инверсионных генотипов в популяциях степной зоны (П1–П4), переходной лесостепной и подтаёжной зоны (П5–П7) и таёжной зоны (П8–П12). Такое объединение позволяет оценить роль климатических градиентов в формировании популяционно-генетической системы у *An. messeae* s. l. При переходе от степной к подтаёжной и таёжной зонам в популяциях происходит значительное снижение частоты инверсии XL_0 у особей обоих полов (рис. 1; $\chi^2=139,4$; число степеней свободы $df=2$; уровень значимости $p<0,001$). Как было отмечено выше, эта инверсия

встречается исключительно у комаров *An. daciae*.

Одновременно с изменением состава половых хромосом в популяциях подтаёжной и таёжной зон происходит последовательное увеличение частоты гомо- и гетерозигот по аутосомной инверсии $2R_1$ (рис. 2; $\chi^2=446,6$; $df=2$; $p<0,001$). Появление этой инверсии означает изменение кариотипической структуры у другого вида-двойника – *An. messeae* s. s.

Сравнение комаров из разных ландшафтных зон по соотношению инверсионных вариантов хромосомы $3R$ показало, что наиболее низкая частота гомо- и гетерозигот по инверсии $3R_1$ наблюдается в подтаёжных популяциях (рис. 3; $\chi^2=53,5$; $df=4$; $p<0,001$). Очевидно, именно в переходной зоне осуществляется перестройка по-

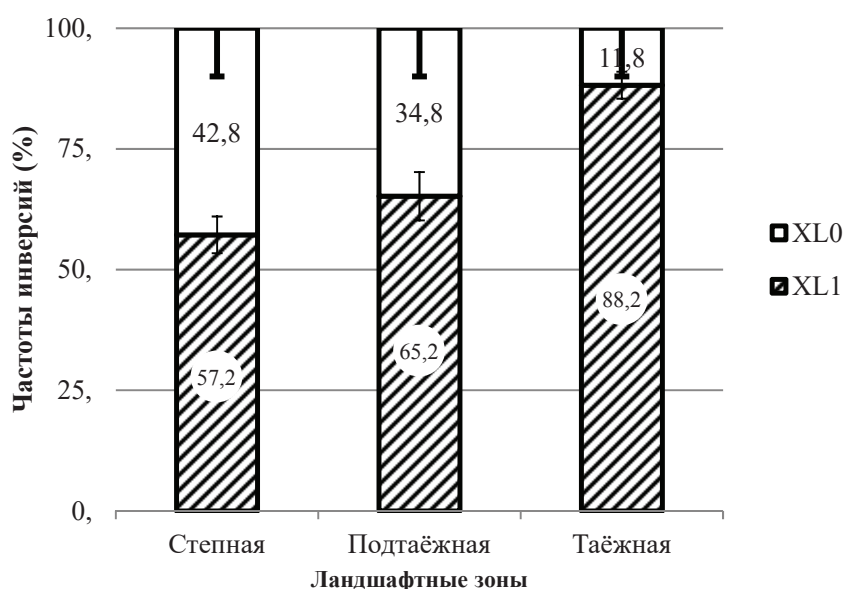


Рис. 1. / Fig. 1. Частоты инверсий половой хромосомы XL у комаров обоих полов в степных (П1–П4), подтаёжных (П5–П7) и таёжных (П8–П12) популяциях *An. messeae* s. l., в % / Frequencies of XL sex chromosome inversions in mosquitoes of both sexes in steppe (P1–P4), subtaiga (P5–P7) and taiga (P8–P12) populations of *An. messeae* s. l., in %

Источник: составлено авторами

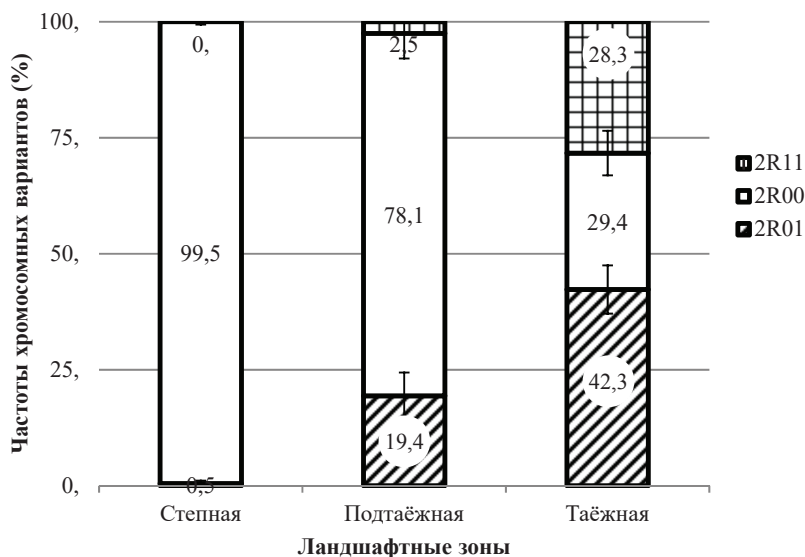


Рис. 2. / Fig. 2. Частоты инверсионных вариантов хромосомы 2R у комаров обоих полов в степных (П1–П4), подтаёжных (П5–П7) и таёжных (П8–П12) популяциях *An. messeae* s. l., в % / Frequencies of inversion variants of chromosome 2R in mosquitoes of both sexes in steppe (P1–P4), subtaiga (P5–P7) and taiga (P8–P12) populations of *An. messeae* s. l., in %

Источник: составлено авторами

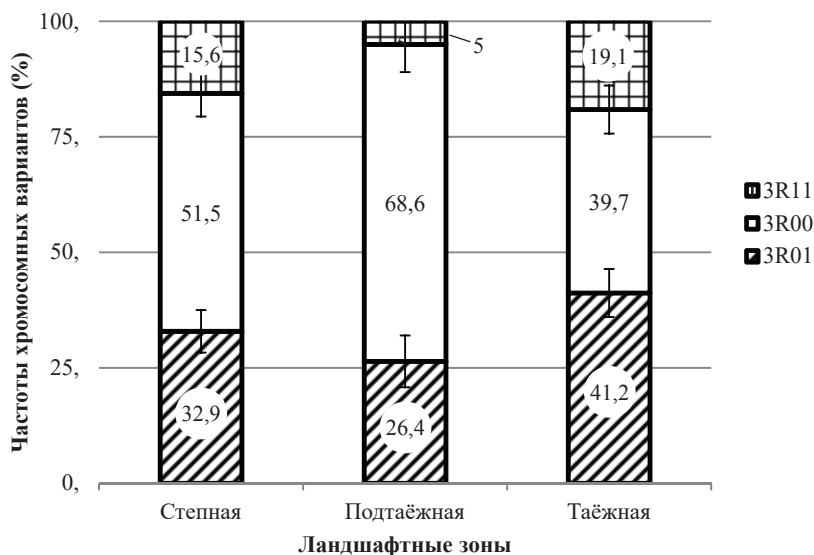


Рис. 3. / Fig. 3. Частоты инверсионных вариантов хромосомы 3R у комаров обоих полов в степных (П1–П4), подтаёжных (П5–П7) и таёжных (П8–П12) популяциях *An. messeae* s. l., в % / Frequencies of inversion variants of chromosome 2R in mosquitoes of both sexes in steppe (P1–P4), subtaiga (P5–P7) and taiga (P8–P12) populations of *An. messeae* s. l., in %

Источник: составлено авторами

пуляционно-генетической системы *An. messeae* s. l., включающей 2 вида-двойника. Инверсия $3R_1$ распространена у обоих видов, причём в степной зоне увеличивается частота этой инверсии у *An. daciae*, а в таёжной зоне – у *An. messeae* s. s.

Аналогичное изменение доли инверсионных гетерозигот $3L_{01}$ и гомозигот $3L_{11}$ выявлено при сравнении популя-

ций комаров по инверсионным вариантам хромосомы 3L (рис. 4; $\chi^2=95,2$; $df=2$; $p<0,001$). Инверсия $3L_1$ также имеется у обоих видов-двойников. Доля гомо- и гетерозигот по этой инверсии резко снижается в популяциях при переходе от степной зоны к переходной подтаёжной, а затем вновь значительно увеличивается у комаров в таёжной зоне.

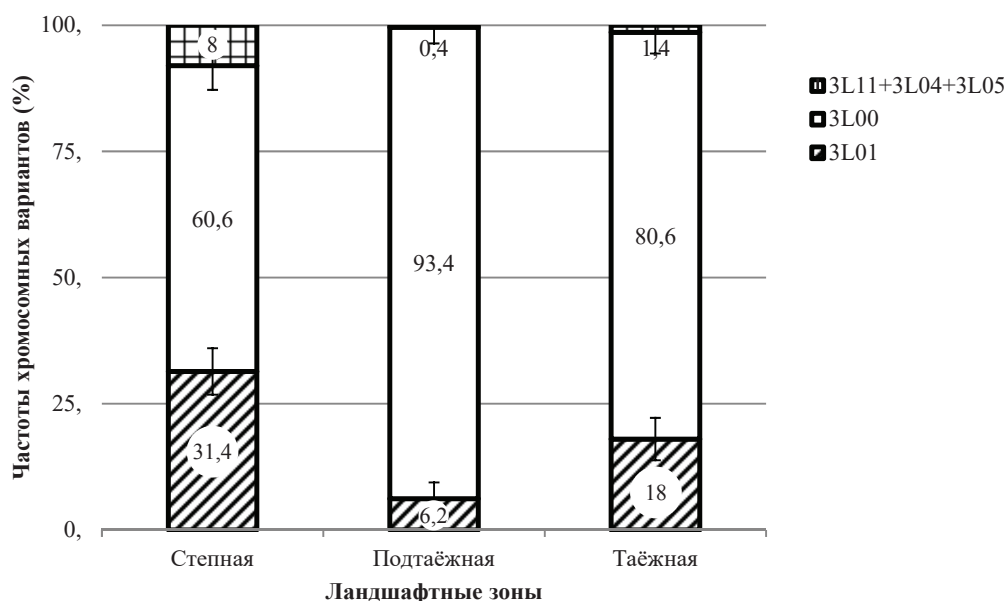


Рис. 4. / Fig. 4. Частоты инверсионных вариантов хромосомы 3L у комаров обоих полов в степных (П1–П4), подтаёжных (П5–П7) и таёжных (П8–П12) популяциях *An. messeae* s. l., в % / Frequencies of inversion variants of chromosome 2R in mosquitoes of both sexes in steppe (P1–P4), subtaiga (P5–P7) and taiga (P8–P12) populations of *An. messeae* s. l., in %

Источник: составлено авторами

Полученные данные показывают, что частоты общих для двух видов и видоспецифичных инверсий по-разному изменяются в различных ландшафтных зонах. Для видоспецифичных инверсий характерна клинальная изменчивость в зависимости от климатических градиентов. Общие инверсии, напротив, распространены в тех зонах, где доминирует один кон-

кретный вид: в степной зоне – *An. daciae*, а в таёжной зоне – *An. messeae* s. s.

Заключение

По нашему мнению, высокий уровень межпопуляционной хромосомной изменчивости у комаров *An. messeae* s. l. в различных ландшафтных зонах (подзонах) обусловлен двумя основными причинами.

Во-первых, экологической и генетической подразделённостью двух близкородственных видов-двойников *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Несмотря на наличие общих инверсий, в условиях симпатрии популяции этих видов отличаются составом и частотами инверсионных генотипов половой хромосомы и аутосом. Одним из результатов подразделённости комаров *An. daciae* и *An. messeae* s. s. в общих местообитаниях является эффект Валунда, который проявляется в форме нехватки гетерозигот в смешанной выборке [2]. Например, в ряде популяций таёжной зоны (П8, П10, П12) у самок полностью отсутствуют гетерозиготы XL_{01} при наличии значительной численности альтернативных гомозигот XL_{00} и XL_{11} (табл. 3). Репродуктивная изоляция между двумя видами-двойниками является неполной. В зонах симпатрии встречаются отдельные межвидовые гибриды. Результаты полногеномного секвенирования комаров *An. daciae* и *An. messeae* s. s. из одного местообитания подтаёжной зоны показали, что интрогрессия генов имеет место, но генетические системы двух видов

остаются изолированными благодаря глубоким различиям по половым хромосомам [9].

Во-вторых, основным фактором популяционной динамики служит естественный отбор. Климатические градиенты формируют клинальную изменчивость частот инверсий хромосом XL и $2R$ в результате естественного отбора. Именно естественный отбор под воздействием совокупности абиотических и биотических факторов определяет равновесные частоты инверсионных вариантов у комаров в каждой ландшафтной зоне (подзоне). Комары, обитающие в данной ландшафтной зоне, характеризуются своей исторически сложившейся кариотипической структурой популяций. Сезонные и межгодовые отклонения равновесных частот являются обратимыми, пока сохраняется ландшафтная зона со своими биогеоценозами. Направленные изменения кариотипической структуры популяций могут происходить в результате глобальных изменений климата в процессе смены экосистем.

Статья поступила в редакцию 04.10.2022

ЛИТЕРАТУРА

1. Ваулин О. В., Новиков Ю. М. Филогенетические связи между палеоарктическими видами *Anopheles* комплекса *maculipennis*. (Diptera: Culicidae), установленные при использовании разных методов. Проблема консенсуса // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 5. С. 695–703.
2. Горностаева Р. М., Данилов А. В. Об ареалах малярийных комаров (Diptera, Culicidae: *Anopheles*) комплекса *maculipennis* на территории России // Паразитология. 2002. Т. 36. № 1. С. 33–42.
3. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. III. Временная динамика концентрации инверсий в популяции центра ареала / Г. Н. Плешкова, В. Н. Стегний, Ю. М. Новиков, В. М. Кабанова // Генетика. 1978. Т. 14. № 12. С. 2169–2176.
4. Исаченко А. Г. Ландшафтная структура Земли, расселение, природопользование. СПб.: СПбГУ, 2008. 320 с.
5. Пространственно-временные изменения частот хромосомных инверсий по ареалу малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. (Culicidae) за 40-летний период монито-

- ринга / В. Н. Стегний, А. О. Пищелко, А. К. Сибатаев, Г. Абылкасымова // Генетика. 2016. Т. 52. № 6. С. 664–671.
6. Стегний В. Н., Кабанова В. М. Хромосомный анализ малярийных комаров *Anopheles atroparvus* и *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae) // Зоологический журнал. 1978. Т. 57. № 4. С. 613–619.
 7. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes and inversion polymorphism in *Anopheles beklemishevi* / G. N. Artemov, M. I. Gordeev, A. A. Kokhanenko, A. V. Moskaev, A. I. Velichevskaya, V. N. Stegny, I. V. Sharakhov, et al. // Parasites and Vectors. 2018 Vol. 11 (211). P. 1–9.
 8. Bertola M., Mazzucato M., Pombi M., et al. Updated occurrence and bionomics of potential malaria vectors in Europe: a systematic review (2000–2021) // Parasites and Vectors. 2022. Vol. 15 (88). P. 1–10.
 9. Chromosome and genome divergence between the cryptic Eurasian malaria vector-species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* / A. N. Naumenko, D. A. Karagodin, A. A. Yurchenko, A. V. Moskaev, O. I. Martin, E. M. Baricheva, I. V. Sharakhov, et al. // Genes. 2020. Vol. 11. P. 1–22.
 10. Corder G. W., Foreman D. I. Nonparametric Statistics: A Step-by-Step Approach. Hoboken, New Jersey, USA: John Wiley & Sons, Inc., 2014. 288 p.
 11. Culverwell C. L., Vapalahti O. P., Harbach R. E. *Anopheles daciae*, a new country record for Finland // Medical and Veterinary Entomology. 2020 Vol. 34. P. 145–150.
 12. Distribution of *Anopheles daciae* and other *Anopheles maculipennis* complex species in Serbia / M. Kavran, M. Zgomba, T. Weitzel, D. Petric, C. Manz, N. Becker // Parasitology Research. 2018. Vol. 117. P. 3277–3287.
 13. DNA identification of species of the *Anopheles maculipennis* complex and first record of *An. daciae* in Belgium / N. Smits, K. De Wolf, A. Gheysen, I. Deblauwe, A. Vanslembrouck, K. Meganck, J. De Witte, et al. // Medical and Veterinary Entomology. 2021. Vol. 35 (3). P. 442–450.
 14. Gordeev M. I., Moskaev A. V. Chromosomal polymorphism in the populations of malaria mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) in the Volga region // Russian Journal of Genetics. 2016. Vol. 52 (6). P. 592–597.
 15. Goudet J. FSTAT (Version 1.2): A Computer Program to Calculate F-Statistics // Journal of Heredity. 1995. Vol. 86 (6). P. 485–486.
 16. Holsinger K., Weir B. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST // Nature Reviews Genetics. 2009. Vol. 10. P. 639–650.
 17. Morphological and molecular characterization of *Anopheles (Anopheles) maculipennis* Meigen, type species of the genus and nominotypical member of the Maculipennis Complex / Y.-M. Linton, L. Smith, G. Koliopoulos, A. Samanidou-Voyadjoglou, A. K. Zounos, R. E. Harbach. // Systematic Entomology. 2003. Vol. 28. P. 39–55.
 18. Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence / G. Nicolescu, Y.-M. Linton, A. Vladimirescu, T. M. Howard, R. E. Harbach // Bulletin of Entomological Research. 2004. Vol. 94. P. 525–535.
 19. New cytogenetic photomap and molecular diagnostics for the cryptic species of the malaria mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia / G. N. Artemov, V. S. Fedorova, D. A. Karagodin, I. I. Brusentsov, E. M. Baricheva, I. V. Sharakhov, M. I. Gordeev, et al. // Insects. 2021. Vol. 12. P. 1–16.
 20. Obtaining polytene, meiotic, and mitotic chromosomes from mosquitoes for cytogenetic analysis / J. Liang, S. M. Bondarenko, I. V. Sharakhov, M. V. Sharakhova // Cold Spring Harbor protocols. 2022. DOI: 10.1101/pdb.prot107872

21. Single nucleotide polymorphism analysis of the ITS2 region of two sympatric malaria mosquito species in Sweden: *Anopheles daciae* and *Anopheles messeae* / T. Lilja, D. Ekluf, T. G. T. Jaenson, A. Lindström, O. Terenius // *Medical and Veterinary Entomology*. 2020. Vol. 34. P. 364–368.

REFERENCES

1. Vaulin O. V., Novikov Yu. M. [Phylogenetic Relationships between Palaearctic Species of the *Anopheles maculipennis* complex. (Diptera: Culicidae) revealed by different approaches and markers. The problem of consensus]. In: *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding], 2016, vol. 20, no. 5, pp. 695–703.
2. Gornostayeva R. M., Danilov A. V. [On ranges of the malaria mosquitoes (Diptera: Culicidae: *Anopheles*) of the *maculipennis* complex on the territory of Russia]. In: *Parazitologiya* [Parasitology], 2002, vol. 36, no. 1, pp. 33–42.
3. Pleshkova G. N., Stegny V. N., Novikov Yu. M., Kabanova V. M. [Inversion polymorphism of the malarial mosquito *Anopheles messeae*. III. Temporal dynamics of the inversion concentration in the population of the center of the range]. In: *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 1978, vol. 14, no. 12, pp. 2169–2176.
4. Isachenko A. G. *Landshaftnaya struktura Zemli, rasseleniye, prirodopolzovaniye* [Landscape structure of the Earth, resettlement, nature management]. St. Petersburg, SPbGU Publ., 2008. 320 p.
5. Stegny V. N., Pishchelko A. O., Sibataev A. K., Abylkassymova G. [Spatial and temporal variations of the chromosomal inversion frequencies across the range of malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Culicidae) during the 40-year monitoring period]. In: *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2016, vol. 52, no. 6, pp. 664–671.
6. Stegny V. N., Kabanova V. M. [Chromosomal analysis of malarial mosquitoes *Anopheles atroparvus* and *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae)]. In: *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal], 1978, vol. 57, no. 4, pp. 613–619.
7. Artemov G. N., Gordeev M. I., Kokhanenko A. A., Moskaev A. V., Velichevskaya A. I., Stegny V. N., Sharakhov I. V., et al. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes and inversion polymorphism in *Anopheles beklemishevi*. In: *Parasites and Vectors*, 2018, vol. 11, pp. 1–9.
8. Bertola M., Mazzucato M., Pombi M., et al. Updated occurrence and bionomics of potential malaria vectors in Europe: a systematic review (2000–2021). In: *Parasites and Vectors*, 2022, vol. 15, pp. 1–10.
9. Naumenko A. N., Karagodin D. A., Yurchenko A. A., Moskaev A. V., Martin O. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., et al. Chromosome and genome divergence between the cryptic Eurasian malaria vector-species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae*. In: *Genes*, 2020, vol. 11, pp. 1–22.
10. Corder G. W., Foreman D. I. *Nonparametric Statistics: A Step-by-Step Approach*. Hoboken, New Jersey, USA: John Wiley & Sons, Inc., 2014. 288 p.
11. Culverwell C. L., Vapalahti O. P., Harbach R. E. *Anopheles daciae*, a new country record for Finland. In: *Medical and Veterinary Entomology*, 2020, vol. 34, pp. 145–150.
12. Kavran M., Zgomba M., Weitzel T., Petric D., Manz C., Becker N. Distribution of *Anopheles daciae* and other *Anopheles maculipennis* complex species in Serbia. In: *Parasitology Research*, 2018, vol. 117, pp. 3277–3287.
13. Smits N., De Wolf K., Gheysen A., Deblauwe I., Vanslembrouck A., Meganck K., De Witte J., et al. DNA identification of species of the *Anopheles maculipennis* complex and first record of *An. daciae* in Belgium. In: *Medical and Veterinary Entomology*, 2021, vol. 35 (3), pp. 442–450.

14. Gordeev M. I., Moskaev A. V. Chromosomal polymorphism in the populations of malaria mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) in the Volga region. In: *Russian Journal of Genetics*, 2016, vol. 52 (6), pp. 592–597.
15. Goudet J. FSTAT (Version 1.2): A Computer Program to Calculate F-Statistics. In: *Journal of Heredity*, 1995, vol. 86 (6), pp. 485–486.
16. Holsinger K., Weir B. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST. In: *Nature Reviews Genetics*, 2009, vol. 10, pp. 639–650.
17. Linton Y.-M., Smith L., Koliopoulos G., Samanidou-Voyadjoglou A., Zounos A. K., Harbach R. E. Morphological and molecular characterization of *Anopheles (Anopheles) maculipennis* Meigen, type species of the genus and nominotypical member of the Maculipennis Complex. In: *Systematic Entomology*, 2003, vol. 28, pp. 39–55.
18. Nicolescu G., Linton Y.-M., Vladimirescu A., Howard T. M., Harbach R. E. Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence. In: *Bulletin of Entomological Research*, 2004, vol. 94, pp. 525–535.
19. Artemov G. N., Fedorova V. S., Karagodin D. A., Brusentsov I. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., et al. New cytogenetic photomap and molecular diagnostics for the cryptic species of the malaria mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia. In: *Insects*, 2021, vol. 12, pp. 1–16.
20. Liang J., Bondarenko S. M., Sharakhov I. V., Sharakhova M. V. Obtaining polytene, meiotic, and mitotic chromosomes from mosquitoes for cytogenetic analysis. In: *Cold Spring Harbor protocols*, 2022. DOI: 10.1101/pdb.prot107872
21. Lilja T., Ekluf D., Jaenson T. G. T., Lindström A., Terenius O. Single nucleotide polymorphism analysis of the ITS2 region of two sympatric malaria mosquito species in Sweden: *Anopheles daciae* and *Anopheles messeae*. In: *Medical and Veterinary Entomology*, 2020, vol. 34, pp. 364–368.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Гордеев Михаил Иванович – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей биологии и биоэкологии факультета естественных наук Московского государственного областного университета;
e-mail: gordeev_mikhail@mail.ru

Темников Андрей Андреевич – ассистент кафедры общей биологии и биоэкологии факультета естественных наук Московского государственного областного университета;
e-mail: temnik.a.a.h@yandex.ru

Панов Владимир Игоревич – младший научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории экспериментальной биологии и биотехнологии Научно-образовательного центра Московского государственного областного университета;
e-mail: sobol4ek95@yandex.ru

Климов Кирилл Сергеевич – энтомолог филиала ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в городе Москве» в ТиНАО города Москвы;
e-mail: ksklimov@ya.ru

Ли Елизавета Юрьевна – младший научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории экспериментальной биологии и биотехнологии Научно-образовательного центра Московского государственного областного университета;
e-mail: lilizavetau@mail.ru

Москаев Антон Вячеславович – кандидат биологических наук, заведующий научно-исследовательской лабораторией экспериментальной биологии и биотехнологии НОЦ МГОУ в г. Черноголовка, доцент кафедры общей биологии и биоэкологии факультета естественных наук Московского государственного областного университета;
e-mail: av.moskaev@mgou.ru

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Mikhail I. Gordeev – Dr. Sci. (Biology), Prof., Department Head, Department of General Biology and Ecology, Faculty of Natural Sciences, Moscow Region State University;
e-mail: gordeev_mikhail@mail.ru

Andrey A. Temnikov – Assistant, Department of General Biology and Ecology, Faculty of Natural Sciences, Moscow Region State University;
e-mail: temnik.a.a.h@yandex.ru

Vladimir I. Panov – Junior Researcher, Research Laboratory of Experimental Biology and Biotechnology, Scientific and Educational Center, Moscow Region State University;
e-mail: sobol4ek95@yandex.ru

Kirill S. Klimov – entomologist, Branch of the Federal Budget Health Care Institution "Center for hygiene and epidemiology in Moscow" in the Troitsk and Novomoskovsk administrative districts of Moscow;
e-mail: ksklimov@ya.ru

Elizaveta Yu. Lee – Junior Researcher, Research Laboratory of Experimental Biology and Biotechnology, Scientific and Educational Center, Moscow Region State University;
e-mail: lilizavetau@mail.ru

Anton V. Moskaev – Ph.D (Biology), Head of the laboratory, Research Laboratory of Experimental Biology and Biotechnology, SEC of MRSU in Chernogolovka, Assoc. Prof., Department of General Biology and Ecology, Faculty of Natural Sciences, Moscow Region State University;
e-mail: av.moskaev@mgou.ru

ПРАВИЛЬНАЯ ССЫЛКА НА СТАТЬЮ

Гордеев М. И., Темников А. А., Панов В. И., Климов К. С., Ли Е. Ю., Москаев А. В. 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.
DOI: 10.18384/2712-7621-2022-4-48-66

FOR CITATION

Gordeev M. I., Temnikov A. A., Panov V. I., Klimov K. S., Lee E. Yu., Moskaev A. V. Chromosomal variability in populations of malaria mosquitoes in different landscape zones of Eastern Europe and the Southern Urals. In: *Geographical Environment and Living Systems*, 2022, no. 4, pp. 48–66.
DOI: 10.18384/2712-7621-2022-4-48-66