

БИОГЕОГРАФИЯ И БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЛАНДШАФТОВ

Научная статья

УДК 575.174; 574.3

DOI: 10.18384/2712-7621-2024-2-45-66

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ КОМАРОВ РОДА ANOPHELES (DIPTERA, CULICIDAE) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

**Москаев А. В.¹, Темников А. А.², Ли Е. Ю.³, Логинов Д. Н.⁴, Бега А. Г.⁵, Панов В. И.⁶,
Гордеев М. И.⁷**

¹ Государственный университет просвещения

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

Российский государственный университет народного хозяйства имени В. И. Вернадского

143907, Московская обл., г. Балашиха, ул. Шоссе Энтузиастов, д. 50, Российская Федерация

e-mail: anton-moskaev@yandex.ru; ORCID: 0009-0004-7748-0767

² Государственный университет просвещения

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

e-mail: temnik.a.a.h@yandex.ru; ORCID: 0009-0006-7543-8607

³ Государственный университет просвещения

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

e-mail: lilizaveta@mail.ru; ORCID: 0009-0004-7748-0767

⁴ Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам

220072, г. Минск, ул. Академическая, д. 27, Республика Беларусь

e-mail: kavax@yandex.by; ORCID: 0009-0000-8148-0314

⁵ Государственный университет просвещения

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

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова Российской академии наук

119991, г. Москва, ул. Губкина, д. 3, Российская Федерация

e-mail: anni.miya@gmail.com; ORCID: 0000-0002-0011-7642

⁶ Государственный университет просвещения

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

e-mail: sobol4ek95@yandex.ru; ORCID: 0009-0003-9860-9307

⁷ Государственный университет просвещения

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

e-mail: gordееv_mikhail@mail.ru; ORCID: 0000-0001-9031-6655

Поступила в редакцию 29.02.2024

После доработки 18.04.2024

Принята к публикации 15.05.2024

Аннотация

Цель. Анализ распространения видов-двойников и сравнение хромосомной изменчивости популяций малярийных комаров на Европейской территории России как в местообитаниях внутри степной зоны, так и на контрасте с местообитаниями зоны смешанных и широколиственных лесов.

Процедура и методы. Исследовали 6 выборок личинок малярийных комаров в степной зоне и 3 выборки в зоне смешанных и широколиственных лесов. Видовой состав комаров определяли по структуре политенных хромосом, а также методом ПЦР-ПДРФ по составу второго внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS2) рДНК. Оценивали частоты хромосомных инверсий в популяциях у *An. daciae* и *An. messeae* s. s.

Результаты. В изученных местообитаниях при движении с запада на восток в пределах степной зоны и при переходе в зону смешанных и широколиственных лесов происходит закономерное изменение видового состава и кариотипической структуры популяций малярийных комаров. Дана оценка уровня хромосомного полиморфизма у степных популяций малярийного комара *An. daciae*.

Теоретическая и/или практическая значимость. Выявлено варьирование генетической структуры популяций полиморфных видов в зависимости от изменения природно-климатических условий на Европейской части России (рассмотрено на примере разных частей её степной зоны и на контрасте с западной частью зоны смешанных и широколиственных лесов).

Ключевые слова: видовой состав, малярийные комары, хромосомный полиморфизм, пространственные различия

Благодарности: исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и БРФФИ в рамках научного проекта № 20-54-04017 (БРФФИ-РФФИ М - 2021 № Б21РМ-123).

Original Research Article

SPECIES COMPOSITION AND CHROMOSOMAL VARIABILITY IN POPULATIONS OF THE MOSQUITO GENUS ANOPHELES (DIPTERA, CULICIDAE) IN THE STEPPE ZONE OF THE EUROPEAN TERRITORY OF RUSSIA

A. Moskaev¹, A. Temnikov², E. Lee³, D. Loginov⁴, A. Bega⁵, V. Panov⁶, M. Gordeev⁷

¹ Federal State University of Education

ul. Radio 10A, Moscow 105005, Russian Federation

Vernadsky Russian State University of National Economy

Shosse Enthusiastov 50, Balashikha 143907, Moscow Region, Russian Federation

e-mail: anton-moskaev@yandex.ru; ORCID: 0009-0004-7748-0767

² Federal State University of Education

ul. Radio 10A, Moscow 105005, Russian Federation

e-mail: temnik.a.a.h@yandex.ru; ORCID: 0009-0006-7543-8607

- ³ *Federal State University of Education*
ul. Radio 10A, Moscow 105005, Russian Federation
e-mail: lilizaveta@mail.ru; ORCID: 0009-0004-7748-0767
- ⁴ *Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources*
ul. Akademicheskaya 27, Minsk 220072, Republic of Belarus
e-mail: kavax@yandex.by; ORCID: 0009-0000-8148-0314
- ⁵ *Federal State University of Education*
ul. Radio 10A, Moscow 105005, Russian Federation
Institute of General Genetics named after N. I. Vavilov of the Russian Academy of Sciences
ul. Gubkina 3, Moscow 119991, Russian Federation
e-mail: anni.miya@gmail.com; ORCID: 0000-0002-0011-7642
- ⁶ *Federal State University of Education*
ul. Radio 10A, Moscow 105005, Russian Federation
e-mail: sobol4ek95@yandex.ru; ORCID: 0009-0003-9860-9307
- ⁷ *Federal State University of Education*
ul. Radio 10A, Moscow 105005, Russian Federation
e-mail: gordeev_mikhail@mail.ru; ORCID: 0000-0001-9031-6655

Received 29.02.2024

Revised 18.04.2024

Accepted 15.05.2024

Abstract

Aim. Analysis of the distribution of twin species and comparison of chromosomal variability of malaria mosquito populations in the European part of Russia both in habitats within the steppe zone and in contrast to habitats of the zone of mixed and deciduous forests.

Methodology. 6 samples of malaria mosquito larvae in the steppe zone and 3 samples in the zone of mixed and deciduous forests were examined. The species composition of mosquitoes was determined by the structure of polytene chromosomes, as well as by the PCR-PRPD method by the composition of the second internal transcribed spacer (ITS2) rDNA. Frequencies of chromosomal inversions in populations in were evaluated *An. daciae* and *An. messeae* s. s.

Results. In the studied habitats, when moving from west to east within the steppe zone and when moving to the zone of mixed and deciduous forests, a natural change in the species composition and karyotypic structure of malaria mosquito populations occurs. The level of chromosomal polymorphism in the steppe populations of the malaria mosquito is estimated *An. daciae*.

Research implications. A variation in the genetic structure of populations of polymorphic species was revealed depending on changes in natural and climatic conditions in the European part of Russia (considered on the example of different parts of its steppe zone and in contrast to the western part of the zone of mixed and deciduous forests).

Keywords: species composition, malaria mosquitoes, chromosomal polymorphism, spatial differences

Acknowledgments: The study was financially supported by RFBR and BRFFR within the framework of scientific project No. 20-54-04017 (BRFFR- RFBR M - 2021 No. B21RM-123).

Введение

Одним из перспективных направлений современной биогеографии является изучение структуры биомов и организации пространственных отношений между их составными элементами – сообществами и популяциями отдельных видов. Биом степей нельзя рассматривать как полностью однородную дискретную единицу, поскольку степные сообщества переходят друг в друга, образуя своеобразные континуумы или экоклины [23]. На популяционно-видовом уровне особый интерес представляет пространственное распространение определённых видов в пределах конкретной природной зоны (с учётом динамики генетической структуры популяций этих видов). Изучение связи между природными условиями и кариотипической структурой популяций полиморфных видов малярийных комаров ранее была нами проведена в Поволжском регионе в 2013–2014 гг. [12].

Среди обитателей степной зоны выделяются малярийные комары рода *Anopheles* (Diptera, Culicidae). Эти комары не встречаются на безводных степных просторах. Их местообитания строго приурочены к поймам рек, постоянным и временным водоёмам, где происходит массовое развитие преимагинальных стадий. Дневным убежищем для малярийных комаров служит околородная растительность, которая защищает имаго от прямых солнечных лучей. В синантропных местообитаниях места днёвок могут быть амбары, сараи и строения для разведения скота. Кроме того, существует приуроченность разных видов малярийных комаров к водоёмам, различающихся по типу и экологическим характеристикам [3].

Хромосомно-полиморфные виды малярийных комаров служат удобным модельным объектом для популяционно-генетических исследований, как это показано на примере изучения юга Европейской территории России [13]. Популяции этих видов, обитающих в различных природно-климатических условиях, характеризуются определённым исторически сложившимся хромосомным составом [7]. Динамика частот хромосомных инверсий в пространстве и во времени отражает действие совокупности экологических факторов на популяции малярийных комаров.

Целью данной работы явилось определение пространственного распространения видов-двойников и сравнительный анализ хромосомной изменчивости у популяций малярийных комаров на Европейской территории России (ЕТР) как в местообитаниях внутри степной зоны, так и на контрасте с местообитаниями зоны смешанных и широколиственных лесов.

Для проведения данного исследования использовались выборки личинок IV возраста малярийных комаров (табл. 1). Личинок собирали медицинскими кюветами с поверхности водоёмов, фиксировали спирт-уксусной смесью (3 части 96% спирта, 1 часть 99,8% уксусной кислоты) и хранили при -20°C.

Выборки №№ 1–3 (табл. 1) были отобраны в восточной части степной зоны ЕТР (Саратовская и Волгоградская области), выборки №№ 4–6 – в западной части степной зоны ЕТР (Ростовская и Воронежская области, Донецкая Народная Республика). Для сравнительного анализа кариотипического состава комаров дополнительно

Таблица 1 / Table 1

**Видовой состав малярийных комаров в личиночных биотопах /
Species composition of malaria mosquitoes in larval biotopes**

№ выборки	Природные зоны	Местообитание	Дата сбора	Число особей	Индекс доминирования видов, $f \pm S_f$, (%)			
					<i>An. messeae</i> s. l.	<i>An. maculipennis</i>	<i>An. atroparvus</i>	<i>An. hyrcanus</i>
1	Восток степной зоны	Саратовская область, г. Балаково (52.007462, 47.823348) «канал»	14.08. 2018	103	100	0	0	0
2		Саратовская область, с. Красный Яр (51.947867, 47.655637) «р. Большой Иргиз»	13.08. 2018	121	100	0	0	0
3		Волгоградская область, Иловлинский район, ст. Новогригорьевская (49.448928, 43.613433) «оз. Мелкое»	26.07. 2014	83	100	0	0	0
4	Запад степной зоны	г. Ростов-на-Дону, ул. Зелёная (47.262210, 39.798504) «пруд»	19.06. 2014	81	93,8±2,7	5,0±2,4	0	1,2±1,2
5		Воронежская область, с. Осетровка (50.157842, 40.450037) «озеро»	10.08. 2015	102	100	0	0	0
6		ДНР, пгт. Шахтное (47.974670, 38.297071) «расширение ручья»	25.07. 2018	100	36,0±4,8	56,0±5,0	8,0±2,7	0
7	Зона смешанных и широколиственных лесов	Калужская область, Думнический р-н, окрестности д. Высокое (53.927849, 34.941020) «карьер»	24.07. 2021	106	100	0	0	0
8		г. Брянск, СО Факел (53.225135, 34.489356) «пожарный пруд»	25.07. 2021	105	100	0	0	0
9		Брянская область, Злынковский р-н, г.п. Вышковское, (52.484843, 31.682700) «заросший берег р. Ипуть»	27.07. 2021	119	98,3±1,2	1,7±1,2	0	0

Источник: составлено авторами

были использованы: выборки №№ 7–8, (Калужская область) и № 9 (Брянская область) – из местообитаний зоны смешанных и широколиственных лесов.

При выборе местообитаний для сбора биоматериала (личинок комаров рода *Anopheles*) учитывали «типизацию водоёмов» (общее описание экологических параметров водоёма с точки зрения их репрезентативности относительно параметров и генетического состава популяции комаров) и одновременно стремились максимально использовать их разнообразие. Таким образом, сначала на местности отбирали типичные «маляриогенные» водоёмы (стандартные для выплода малярийных комаров на данной территории), а затем подбирали биотопы, различные по типу и происхождению (так, чтобы в каждой природной зоне имелось не менее 3 выборки из различающихся мест выплода). Кроме того, в пределах каждой природной зоны искали места выплода, не только подходящие по составу водной растительности и происхождению, но и с наличием участков слабого течения/движения воды.

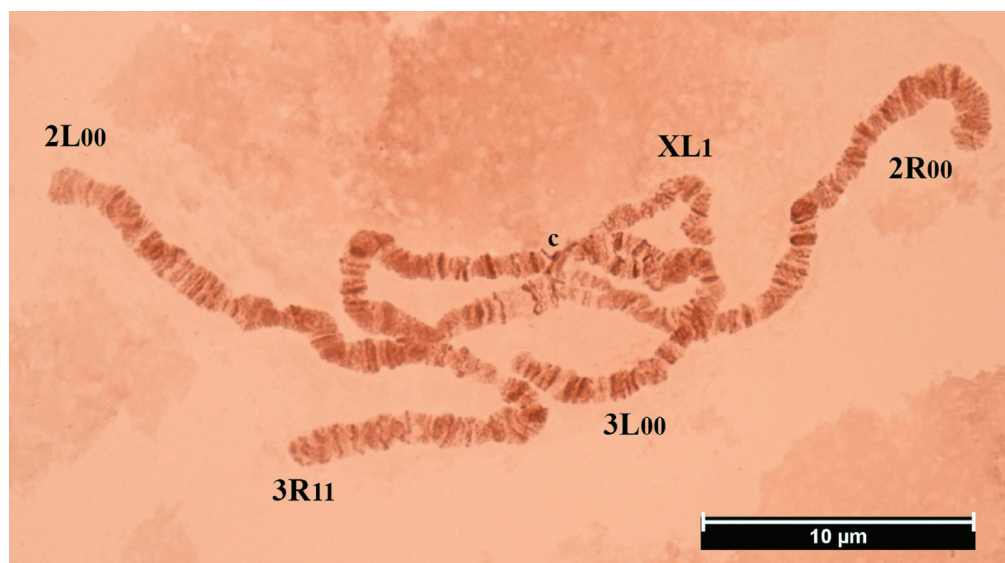
Так, на востоке степной зоны ЕТР биотопами для сбора стали: «канал», «р. Большой Иргиз» и «оз. Мелкое». На западе степной зоны выборки были собраны из биотопов: «пруд», «озеро» и «расширение ручья». А в пределах зоны смешанных и широколиственных лесов сборы были проведены в местообитаниях: «карьер», «пожарный пруд» и «заросший берег р. Ипутъ» (табл. 1).

В камеральных условиях определяли видовой и хромосомный состав комаров. Фиксированных личинок делили на 2 части: брюшные сегменты использовали для молекулярно-гене-

тического анализа, а голову и грудь – для получения препаратов поличенных хромосом. Предварительно разделяли комаров комплекса *Maculipennis* и комаров *An. hyrcanus* Pallas, 1771 по морфологическим признакам с использованием определительных таблиц для личинок рода *Anopheles* [1; 21; 22].

Препараты поличенных хромосом изготавливали по стандартной методике [3; 18], модифицированной авторами данной публикации для получения качественных препаратов поличенных хромосом. Из грудного отдела личинок извлекали препаровальной иглой парные слюнные железы, которые окрашивали 45 минут в 2% лактоацеторсеине [7]. После окрашивания железы промывали 50% уксусной кислотой и раздавливали под покровным стеклом. Диагностику видов-двойников малярийных комаров комплекса *Maculipennis* осуществляли по поличенным хромосомам. Для этого сравнивали рисунок дисков хромосом с фотокартами кариотипов палеарктических видов *An. atroparvus* Van Thiel, 1923 [5; 8]; *An. maculipennis* Meigen, 1818 [5]; *An. messeae* Falleroni, 1926 и *An. daciae* Linton, Nicolescu and Harbach, 2004 [17].

Кариотип малярийного комара состоит из 3 пар хромосом: половых хромосом (XX или XY) и 2 пар аутосом [14; 16]. Набор поличенных хромосом слюнных желез комара включает 5 плеч, объединённых общим хромоцентром (рис. 1). Каждое плечо аутосом включает 2 тесно сконъюгированных гомолога. Длинные плечи половых хромосом XR и YR состоят из гетерохроматина и не политенизируются. Плечо XL у самок включает 2 гомолога, а у самцов – только 1, по-



Условные обозначения:

X – половая хромосома,
2 и 3 – аутосомы; L – левое (короткое) плечо;

R – правое (длинное) плечо;
с – центромера.

Нижние индексы обозначают инверсионные последовательности половой хромосомы и аутосом

Рис. 1. / Fig. 1. Кариотип самца малярийного комара *An. messeae* s. l. / Male karyotype of the malaria mosquito *An. messeae* s. l.

Источник: фото авторов

этому это плечо у самцов в 2 раза тоньше, чем у самок. В отличие от XL, плечо YL у самцов, в основном, состоит из гетерохроматина. Слишком короткий эухроматиновый фрагмент этого плеча вблизи центромеры на политенных хромосомах не идентифицируется.

Рисунок дисков политенных хромосом позволяет не только разделять виды-двойники, но и регистрировать хромосомные перестройки – инверсии. У малярийных комаров группы *An. messeae* s. l. имеется 4 распространённых инверсий [17]. Гомо- и гетерозиготы по инверсиям соответствующих плеч обозначаются нижними индексами. В степных и лесных популяциях оценивали частоты гомо- и гетерозигот по следующим инверсиям: XL₀, 2R₁, 3R₁ и 3L₁. Межпопуляционные

различия по частотам инверсионных генотипов рассчитывали с помощью критерия Хи-квадрат (χ^2) [11].

Нами были определены кариотипы у 918 особей малярийных комаров.

Диагностику видов-двойников группы *An. messeae* s. l. (включает *An. messeae* s. s. и *An. daciae*) для особей с перекрывающимся инверсионным полиморфизмом в лесных местообитаниях выполняли методом ПЦР-ПДРФ. В качестве маркера использовали второй внутренний транскрибируемый спейсер (ITS2) кластера рибосомной ДНК. Тотальную ДНК выделяли из брюшных сегментов личинок фенол-хлороформным методом, индивидуально для каждой особи. С помощью спектрофотометра Implen NanoPhotometer NP80 определяли то-

тальную концентрацию ДНК и доводили её до 30–60 нг/мкл. ПЦР проводили в конечном объёме смеси 20 мкл с использованием наборов для амплификации «EncycloPlus PCR kit» (Евроген, Россия) в соответствии с инструкцией фирмы-производителя. Для получения ПЦР-фрагментов ITS2 использовали праймеры, подобранные нами с помощью программы Primer3 [20]: ITS638F (5'-TGAAGTGCAGGACACATGAAC-3') и ITS638R (5'-CCTACGTGCTGAGCTTCTCC-3'), длина ПЦР продукта 471 п.н. Для диагностики видов в группе *An. messeae* s. l. использовали полиморфные сайты в соответствии с референсной последовательностью в GenBank ID AY648982: 412 и 432 (G/A и G/C соответственно у *An. messeae* s. s. / *An. daciae*).

Полученные ПЦР-фрагменты ITS2 окрашивали бромистым этидием и анализировали методом электрофореза в 1,5% агарозном геле. Идентификацию криптических видов *An. messeae* / *An. daciae* осуществляли с использованием эндонуклеазы RsaI (SibEnzyme, Россия) [9]. У видов-двойников группы *An. messeae* s. l. имеется разное количество сайтов рестрикции для эндонуклеазы RsaI: 3 – у *An. daciae* и 4 – у *An. messeae* s. s. Длина рестриционных фрагментов составила: 10, 47, 50 и 364 п. н. – для *An. daciae*; 10, 47, 50, 72 и 292 п. н. – для *An. messeae* s. s. У межвидовых гибридов присутствуют рестриционные фрагменты, характерные для обоих видов (рис. 2). Гибриды ранее были обнаружены авторами в зоне смешанных и широко-

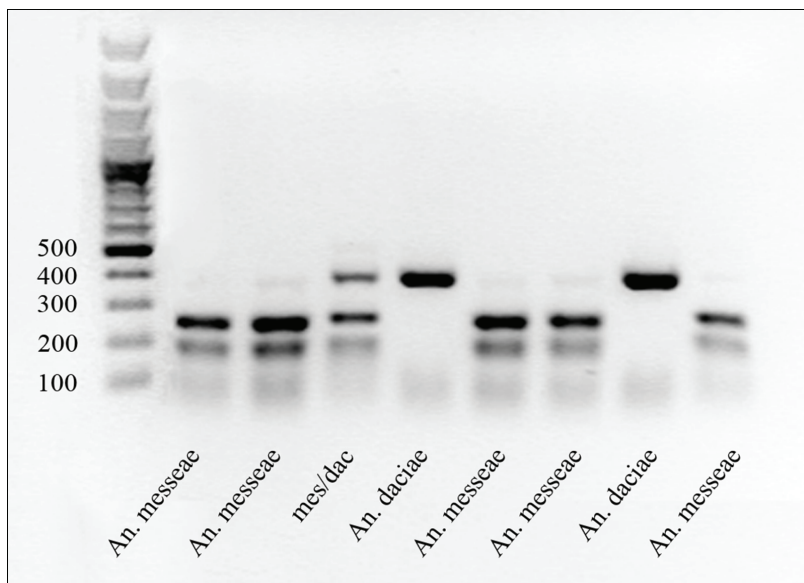


Рис. 2. / Fig. 2. ПДРФ анализ ITS2 фрагмента в агарозном геле с использованием RsaI эндонуклеазы для разделения видов *An. daciae* и *An. messeae*. Представлены паттерны обоих видов и особи с высокой степенью гибридизации (*mes/dac*) / RFLP analysis of an ITS2 fragment in an agarose gel using RsaI endonuclease to separate *An. daciae* and *An. messeae* species. Patterns of both species and individuals with a high degree of hybridization are presented (*mes/dac*).

Источник: составлено авторами

лиственных лесов в пределах как Подмосковья [9; 17; 19], так и Российского и Белорусского Полесья.

Видовой состав степной фауны малярийных комаров

В изученных районах степной зоны ЕТР нами были обнаружены следующие виды малярийных комаров: *An. atroparvus*, *An. hyrcanus*, *An. maculipennis*, *An. messeae* s. l. (табл. 1). Во всех местообитаниях, кроме биотопа «расширение ручья» в пределах пгт. Шахтное (выборка № 6, табл. 1), где доля личинок *An. maculipennis* составила $56,0 \pm 5,0\%$, доминировали комары *An. messeae* s. l. Низкие индексы доминирования *An. atroparvus* и *An. hyrcanus* обусловлены узкой экологической специализацией этих видов. Личинки *An. atroparvus* развиваются преимущественно в солоноватых водоёмах, где не могут обитать комары других перечисленных видов. Личинки камышового малярийного комара *An. hyrcanus* развиваются в заболоченностях и водоёмах, заросших тростником и другой прибрежно-водной растительностью, нередко в отсутствие других комаров рода *Anopheles*.

В данном районе потенциально обитает ещё 3 вида малярийных комаров, с видоспецифической приуроченностью к биотопам с различными экологическими характеристиками. Это *An. sacharovi* Favre, 1903, который в настоящее время продвинулся на север, на территорию Калмыкии [4]. Наблюдения за динамикой климата в Калмыкии показали, что с 2016 г. произошло увеличение зимнего безморозного периода и почти отсутствуют низкие зимние температуры [6]. Этот вид комара являлся активным переносчиком

малярии в Закавказье [2]. Среди узкоспециализированных видов следует отметить комара *An. plumbeus* Stefens, 1828, у которого местами выплода служат дупла деревьев и мелкие водоёмы с твёрдыми стенками. Особняком всегда расположены места выплода ещё одного узкоспециализированного вида – *An. claviger* Meigen, 1904. Личинки *An. claviger* развиваются в заболоченностях родникового происхождения, мелких ручьях при перепаде высот и местах выклинивания родниковых вод [2].

Видовой состав малярийных комаров, обитающих в степной зоне, меняется в широтном направлении. В пределах этой зоны проходят северные границы ареалов *An. atroparvus* и *An. sacharovi*. Вероятно, в переходной лесостепной зоне проходит южная граница ареала у таёжного вида *An. bekl-emishevi* Stegny et Kabanova, 1976.

Среди перечисленных видов полизональными являются только комары *An. claviger*, *An. maculipennis* и *An. messeae* s. l. Виды *An. claviger* и *An. maculipennis* считаются хромосомно-мономорфными. Наибольший интерес представляет изменение в широтном и меридиональном направлении карiotипического состава популяций у комаров группы *An. messeae* s. l., включающей криптические виды *An. daciae* и *An. messeae* s. s. с неполной репродуктивной изоляцией. Согласно полученным недавно данным молекулярно-генетического анализа в степной зоне обитают только комары *An. daciae* [19]. В одном из степных местообитаний малярийных комаров в окрестностях г. Воронежа наряду с *An. daciae* были обнаружены с низкой частотой межвидовые гибриды *An. daciae* × *An. messeae* s. s. Представляется, что

южная граница ареала *An. messeae* s. s. совпадает с южной границей зоны смешанных и широколиственных лесов, но является фрагментарной и неустойчивой вследствие межвидовой гибридизации. В более северных местообитаниях, в зоне смешанных и широколиственных лесов, как показали результаты ПЦР-ПДРФ анализа наших выборок, оба вида группы *An. messeae* s. l. встречаются вместе. Доля комаров *An. messeae* s. s. в выбор-

ке № 7 (табл. 1) составила 42,9% (число изученных особей $n = 14$); в выборке № 8 (табл. 1) – 47,1% ($n = 17$); в выборке № 9 (табл. 1) – 33,3% ($n = 21$).

У комаров *An. daciae* в степной зоне и у комаров *An. messeae* s. l. в местообитаниях зоны смешанных и широколиственных лесов определяли частоты инверсионных гомо- и гетерозигот (табл. 2–4). Популяции *An. daciae* на востоке степной зоны однородны по хромосомному составу (табл. 2). По-

Таблица 2 / Table 2

Хромосомный состав популяций *An. daciae* на востоке степной зоны Европейской территории России / Chromosomal composition of *An. daciae* populations in the Eastern steppe zone European Russia

Инверсионные геми- и гомозиготы	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s$, %			
	Выборка №1	Выборка №2	Выборка №3	Сумма
Самцы, n	58	51	43	152
XL ₀	63,8±6,3	58,8±6,9	39,5±7,5	55,3±4,0
XL ₁	36,2±6,3	41,2±6,9	60,5±7,5	44,7±4,0
Самки, n	45	70	40	155
XL ₀₀	33,3±7	42,9±5,9	25,0±6,8	35,5±3,8
XL ₀₁	44,5±7,4	51,4±6,0	52,5±7,9	49,7±4,0
XL ₁₁	22,2±6,2	5,7±2,8	22,5±6,6	14,8±2,9
XL ₁₄	0	0	0	0
Оба пола, n	103	121	83	307
XL ₀	58,8±4,0	66,0±3,4	47,2±4,5	58,7±2,3
XL ₁	41,2±4,0	34,0±3,4	52,8±4,5	41,3±2,3
XL ₄	0	0	0	0
2R ₀₀	100	100	100	100
2R ₀₁	0	0	0	0
2R ₁₁	0	0	0	0
2L ₀₀	100	100	100	100
3R ₀₀	80,6±3,9	65,3±4,3	74,7±4,8	73,0±2,5
3R ₀₁	18,4±3,8	32,2±4,2	24,1±4,7	25,4±2,5
3R ₁₁	1,0±1,0	2,5±1,4	1,2±1,2	1,6±0,7
3L ₀₀	80,6±3,9	76,9±3,8	80,7±4,3	79,2±2,3
3L ₀₁	16,5±3,7	19,8±3,6	19,3±4,3	18,6±2,2
3L ₁₁	2,9±1,7	3,3±1,6	0	2,2±0,9

Примечание: здесь и далее n – число особей.

Источник: составлено авторами

пуляции, обитающие в типичной степи (выборки № 1–2, табл. 1) и сухой степи (выборка № 3, табл. 1), значимо не отличались по соотношению генотипов половой хромосомы и аутосом. Во всех популяциях доминируют особи с видоспецифичной для *An. daciae* инверсией XL_0 , суммарная частота в 3 выборках составила $58,7 \pm 2,3\%$. Хромосомные варианты с инверсиями $3R_1$ и $3L_1$ встречаются с относительно высокой частотой ($27,0 \pm 2,5\%$ и $20,8 \pm 2,3\%$ соответственно).

Не выявлено значимых различий по хромосомному составу и между популяциями *An. daciae* на западе степной зоны (табл. 3). Исключением служит популяция вблизи г. Ростова-Дону (выборка № 4, табл. 1). В выборке из этой популяции отмечена, по сравнению с 2 другими выборками, повышенная частота гомо- и гетерозигот с инверсией $3L_1$ ($\chi^2=40,8$; число степеней свободы $df=2$; уровень значимости $p<0,001$). В целом, у комаров *An. daciae* на западе степной зоны ЕТР

Таблица 3 / Table 3

Хромосомный состав популяций *An. daciae* на западе степной зоны Европейской территории России / Chromosomal composition of *An. daciae* populations in the Western steppe zone of European Russia

Инверсионные геми- и гомозиготы	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p, \%$			
	Выборка №4	Выборка №5	Выборка №6	Сумма
Самцы, n	37	49	9	92
XL_0	$37,8 \pm 8,0$	$38,8 \pm 7,0$	$44,4 \pm 17,0$	$38,0 \pm 5,1$
XL_1	$62,2 \pm 8,0$	$61,2 \pm 7,0$	$55,6 \pm 17,0$	$62,0 \pm 5,1$
Самки, n	50	53	27	122
XL_{00}	$20,0 \pm 5,7$	$17,0 \pm 5,2$	$11,0 \pm 6,0$	$17,2 \pm 3,4$
XL_{01}	$54,0 \pm 7,0$	$52,8 \pm 6,9$	$44,5 \pm 9,6$	$50,8 \pm 4,5$
XL_{11}	$26,0 \pm 6,2$	$30,2 \pm 6,3$	$44,5 \pm 9,6$	$32,0 \pm 4,2$
XL_{14}	0	0	0	0
Оба пола, n	87	102	36	214
XL_0	$44,1 \pm 4,6$	$41,9 \pm 4,0$	$34,9 \pm 6,0$	$41,4 \pm 2,7$
XL_1	$55,9 \pm 4,6$	$58,1 \pm 4,0$	$65,1 \pm 6,0$	$58,6 \pm 2,7$
XL_4	0	0	0	0
$2R_{00}$	100	100	100	100
$2R_{01}$	0	0	0	0
$2R_{11}$	0	0	0	0
$2L_{00}$	100	100	100	100
$3R_{00}$	$77,0 \pm 4,5$	$83,3 \pm 3,7$	$94,4 \pm 3,8$	$83,6 \pm 2,5$
$3R_{01}$	$19,5 \pm 4,3$	$16,7 \pm 3,7$	$5,6 \pm 3,8$	$15,0 \pm 2,4$
$3R_{11}$	$3,5 \pm 2,0$	0	0	$1,4 \pm 0,8$
$3L_{00}$	$67,8 \pm 5,0$	$97,1 \pm 1,7$	100	$86,9 \pm 2,3$
$3L_{01}$	$26,4 \pm 4,7$	$2,9 \pm 1,7$	0	$10,8 \pm 2,1$
$3L_{11}$	$5,8 \pm 2,5$	0	0	$2,3 \pm 1,0$

Источник: составлено авторами

значительно ниже доля гемизиготных самцов с инверсией XL_0 ($\chi^2=6,12$; $df=1$; $p<0,05$), чем на востоке; ниже частота самок с половыми хромосомами XL_{00} и XL_{01} ($\chi^2=17,2$; $df=2$; $p<0,001$); ниже частота гомо- и гетерозигот по инверсиям $3R_1$ и $3L_1$ ($\chi^2=7,62$ и $4,70$ соответственно; $df=1$; $p<0,05$). Популяции на западе и востоке ЕТР полностью гомозиготны по плечу $2R$, отсутствуют характерные для *An. messeae* s. s. инверсии $2R_1$, что подтверждает наличие в степной зоне одного вида *An. daciae*.

На юге зоны смешанных и широколиственных лесов личинки *An. daciae* и *An. messeae* s. s. развиваются в одних и тех же биотопах. Популяции зоны смешанных (выборки № 7–8, табл. 1) и широколиственных лесов (выборка № 9, табл. 1) сходны по составу половой хромосомы и аутосом, за исключением частоты гетерозигот $3R_{01}$ (табл. 4). Доля этих гетерозигот значительно выше в 2 популяциях зоны смешанных и широколиственных лесов, хотя не превышает 14,3% ($\chi^2=11,37$; $df=1$;

Таблица 4 / Table 4

Хромосомный состав комаров *An. messeae* s. l. в опробованных местообитаниях зоны смешанных и широколиственных лесов Европейской территории России / Chromosomal composition of mosquitoes *An. messeae* s. l. in the tested habitats of the zone of mixed and deciduous forests of the European part of Russia

Инверсионные гем- и гомозиготы	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$, %			
	Выборка №7	Выборка №8	Выборка №9	Сумма
Самцы, n	49	54	68	171
XL_0	22,4±6,0	27,8±6,1	30,9±5,6	27,5±3,4
XL_1	77,6±6,0	72,2±6,1	69,1±5,6	72,5±3,4
Самки, n	57	102	49	157
XL_{00}	5,3±3,0	3,9±1,9	12,2±4,7	8,4±2,2
XL_{01}	38,6±6,4	18,6±3,9	47,0±7,1	41,0±3,9
XL_{11}	54,4±6,6	26,5±4,4	40,8±7,0	50,0±4,0
XL_{14}	1,7±1,7	0	0	0,6±0,6
Оба пола, n	106	105	117	328
XL_0	23,9±3,3	27,3±3,6	33,7±3,7	28,4±2,1
XL_1	75,5±3,4	72,7±3,6	66,3±3,7	71,4±2,1
XL_4	0,6±0,6	0	0	0,2±0,2
$2R_{00}$	84,9±3,5	92,4±2,6	94,0±2,2	90,6±1,6
$2R_{01}$	12,3±3,2	7,6±2,6	6,0±2,2	8,5±1,5
$2R_{11}$	2,8±1,6	0	0	0,9±0,5
$2L_{00}$	100	100	100	100
$3R_{00}$	86,8±3,3	85,7±3,4	98,3±1,2	90,6±1,6
$3R_{01}$	13,2±3,3	14,3± 3,4	1,7± 1,2	9,4±1,6
$3R_{11}$	0	0	0	0
$3L_{00}$	100	99,1±0,9	100	99,7±0,3
$3L_{01}$	0	0,9±0,9	0	0,3±0,3
$3L_{11}$	0	0	0	0

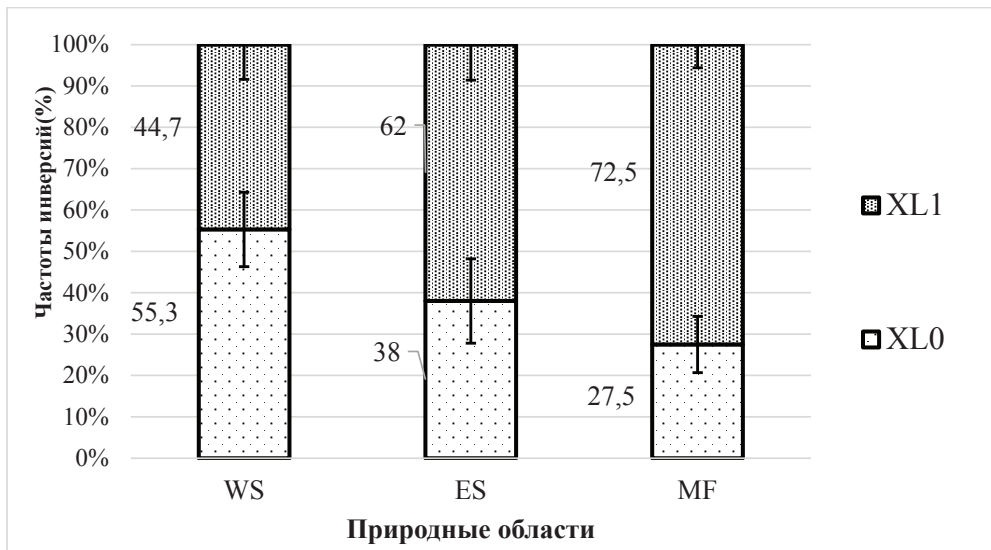
Источник: составлено авторами

$p < 0,001$). В популяциях лесных экосистем впервые появляются особи с инверсиями $2R_1$ и XL_4 , видоспецифичными для *An. messeae* s. s.

Высокое сходство хромосомного состава популяций внутри отдельно взятой зоны позволяет объединить выборки в пределах каждой зоны для анализа межзональных различий. Установлено, что кариотипическая структура популяций изменяется с востока на запад в степной зоне, и с юга на север при переходе от степных сообществ к лесным экосистемам. Самцы комаров восточной части степной зоны ЕТР отличаются от самцов зоны смешанных и широколиственных лесов по частотам инверсии XL_0 ,

имеющейся только у *An. daciae* (рис. 3; $\chi^2 = 6,12$; $df = 1$; $p < 0,05$).

На западе ЕТР при переходе из степных в лесные сообщества снижается доля гомо и гетерозиготных самок с этой инверсией (рис. 4; $\chi^2 = 11,4$; $df = 2$; $p < 0,01$). Соответственно, в популяциях зоны смешанных и широколиственных лесов возрастает частота самок с инверсией XL_1 , которая считается эволюционно исходной для обоих видов *An. daciae* и *An. messeae* s. s. [8]. На основе хромосомной последовательности XL_1 у *An. messeae* s. s. возникли и распространились в таёжных популяциях инверсии XL_2 и XL_4 . Следует отметить, что половые хромосомы обеспечивают обособленность генофондов



Условные обозначения:

WS – западная часть степной зоны;

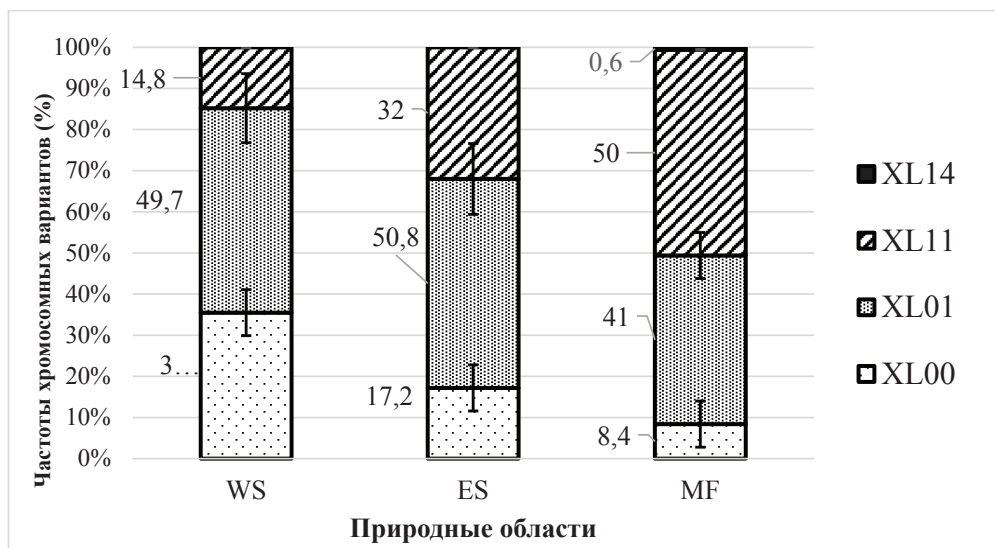
MF – западная часть зоны смешанных и широколиственных лесов

ES – восточная часть степной зоны;

Цифрами обозначены природные области ЕТР

Рис. 3. / Fig. 3. Частоты инверсионных гемизигот половой хромосомы XL у самцов в популяциях *An. messeae* s. l. в различных природных областях Европейской территории России / Frequencies of inversion hemizygotes of sex chromosome XL in males in populations *An. messeae* s. l. in various natural areas of the European part of Russia

Источник: составлено авторами



Условные обозначения:

WS – западная часть степной зоны;

MF – западная часть зоны смешанных и широколиственных лесов

ES – восточная часть степной зоны;

Цифрами обозначены природные области ЕТР

Рис. 4. / Fig. 4. Частоты инверсионных генотипов половой хромосомы XL у самок в популяциях *An. messeae* s. l. в различных природных областях Европейской территории России / Frequencies of XL sex chromosome inversion genotypes in females in populations *An. messeae* s. l. in various natural areas of the European part of Russia

Источник: составлено авторами

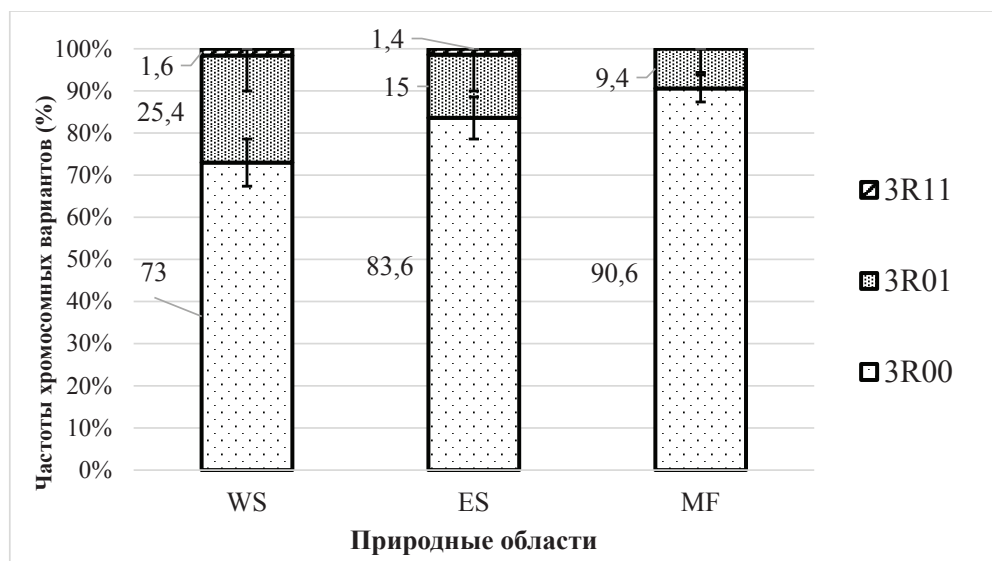
2 криптических видов *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Результаты полногеномного секвенирования показали наиболее высокий уровень различий геномов 2 видов именно по нуклеотидному составу половых хромосом [9].

Изучаемые популяции обоих близкородственных видов *An. daciae* и *An. messeae* s. s. полиморфны по правому плечу третьей пары хромосом (3R). Мы предполагаем, что инверсия 3R₁ встречалась у общего предка этих видов. При движении с запада на восток степной зоны, а также при переходе в зону смешанных и широколиственных лесов происходит снижение частоты гомо- и гетерозигот с аутосомной инверсией 3R₁ (рис. 5; $\chi^2=5,14$; $df=1$;

$p<0,05$). По нашему мнению, подобная закономерность обусловлена в первую очередь действием локальных факторов отбора.

Интересно, что снижение гетерозиготности по инверсии 3R₁ происходит в изученных местообитаниях зоны смешанных и широколиственных лесов (отмечено при переходе от степных к лесным экосистемам). В популяциях средней и северной тайги Северной Евразии, где доминирует *An. messeae* s. s., частота особей с инверсией 3R₁ вновь возрастает [5; 10], а в таёжных популяциях Восточной Сибири может достигать 100% [19].

Кроме полиморфизма по плечу 3R, в популяциях обоих видов, *An. daciae* и



Условные обозначения:

WS – западная часть степной зоны;

MF – западная часть зоны смешанных и широколиственных лесов

ES – восточная часть степной зоны;

Цифрами обозначены природные области ЕТР

Рис. 5. / Fig. 5. Частоты инверсионных генотипов аутосомы 3R в популяциях *An. messeae* s. l. в различных природных областях Европейской территории России / Frequencies of inversion 3R autosome genotypes in populations *An. messeae* s. l. in various natural areas of the European part of Russia

Источник: составлено авторами

An. messeae s. s., имеется полиморфизм по плечу 3L. Точно таким же образом от западной к восточной части степной зоны и при переходе в зону смешанных и широколиственных лесов снижается частота гомо- и гетерозигот с инверсией 3L₁ (рис. 6; $\chi^2=39,2$; $df=1$; $p<0,001$). Комары с этой инверсией встречаются с относительно высокой частотой на юге ЕТР, где проходит южная граница ареала *An. daciae*. В то же время доля особей с этой инверсией возрастает в популяциях *An. messeae* s. s. на севере таёжной зоны. Можно предположить, что инверсия 3L₁ играет разную адаптивную роль у 2 близкородственных видов.

В целом, малярийные комары, обитающие в изученных местообитаниях западной и восточной части степной зоны ЕТР, отличаются по частотам всех распространённых хромосомных инверсий. Важно подчеркнуть, что частоты инверсий одинаковым образом меняются при движении с запада на восток степной зоны, а также с юга на север при увеличении зонально-обусловленной лесистости территории. Такая динамика инверсионных частот согласуется с положениями биоклиматического закона А. Хопкинса: сроки периодических явлений в жизнедеятельности организмов сдвигаются на 4 дня на каждые 1° широты, 5° долготы и при подъёме на 100 м высоты [15].

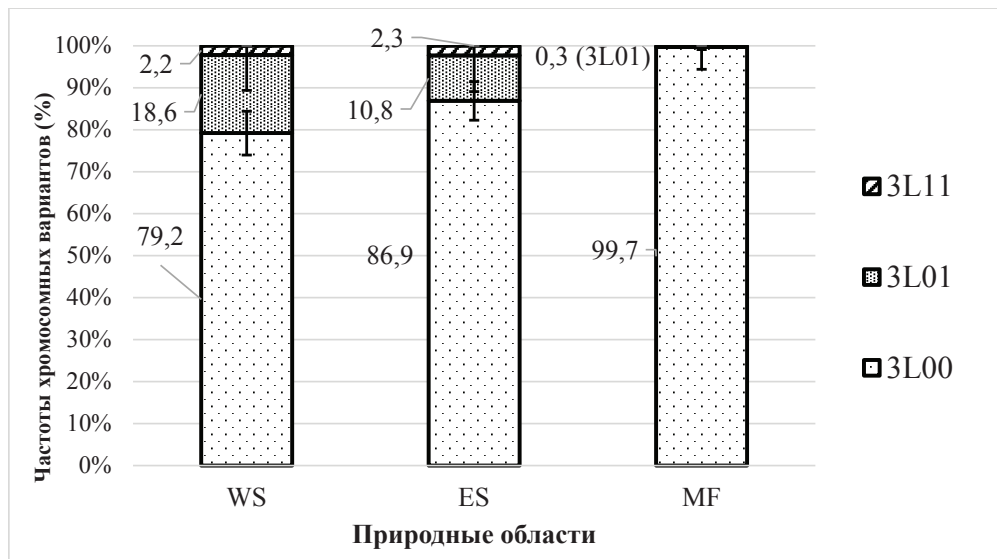
**Условные обозначения:****WS** – западная часть степной зоны;**MF** – западная часть зоны смешанных и широколиственных лесов**ES** – восточная часть степной зоны;**Цифрами** обозначены природные области ЕТР

Рис. 6. / Fig. 6. Частоты инверсионных генотипов аутосомы 3L в популяциях *An. messeae* s. l. в различных природных областях Европейской территории России / Frequencies of inversion 3L autosome genotypes in populations *An. messeae* s. l. in various natural areas of the European part of Russia

Источник: составлено авторами

Изменение кариотипической структуры популяций малярийных комаров в различных местообитаниях обусловлено значительной протяжённостью степной зоны ЕТР с запада на восток. Так, при движении с запада на восток температуры воздуха в степной зоне ЕТР меняются в следующих пределах: средняя годовая температура варьирует от +6,9 до +11,4°C, средняя температура января – от -4 до -9°C, средняя температура июля – от +22,7 до +23,4°C¹.

Заключение

Полученные данные позволяют говорить о существующих различиях в соотношении видов и различной кариотипической структуре популяций малярийных комаров, обитающих в изученных местообитаниях западной и восточной частях степной зоны ЕТР. По нашему мнению, изменение видового состава и частот хромосомных инверсий в популяциях полизональных видов *An. daciae* и *An. messeae* s. s. отражают трансформацию системы биоценотических связей в сообществах при изменении природно-климатических условий.

С одной стороны, хромосомный состав комаров в западной и восточной

¹ Научно-прикладной справочник «Климат России» [Электронный ресурс]. URL: http://aisori-m.meteo.ru/climsprn/faces/shabdocs/Part_0.xhtml (дата обращения 30.06.2024).

частях степной зоны ЕТР свидетельствует о постоянстве и сходстве экологических факторов, характерных для степной зоны в целом. С другой стороны, направленное изменение частот инверсий с запада на восток и с юга на север отражает наличие экоклин в степной зоне на всём её протяжении. Направленность этих изменений особенно ярко выражена при сравнении популяций степной зоны с выборками из местообитаний зоны смешанных и широколиственных лесов. При движении из степной зоны на север, в зону смешанных и широколиственных лесов, изменяется соотношение видов, появляется новый, типично таёжный вид *An. beklemishevi*. Переход от степных сообществ к лесным экосистемам сопровождается появлением в пере-

ходной лесостепной зоне межвидовых гибридов *An. daciae* и *An. messeae* s. s. [19]. Перестройка кариотипической структуры этих полиморфных видов начинается в степной зоне, сопровождается появлением инверсий XL_4 и $2R_1$ у *An. messeae* s. s. в зоне смешанных и широколиственных лесов, и, как было установлено ранее, в популяциях северной тайги происходит полное замещение гомо- и гетерозиготных комаров с инверсией $2R_0$ на гомозиготы с инверсией $2R_1$ [18].

Таким образом, результаты проведённого исследования свидетельствуют о неоднородности видового состава степной фауны малярийных комаров и о наличии пространственных градиентов инверсионных частот в популяциях полиморфных видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3. Вып. 4. Комары. Семейство Culicidae. Л.: Наука, 1970. 384 с.
2. Званцов А. Б., Ежов М. Н., Артемьев М. М. Переносчики малярии (Diptera, Culicidae, Anopheles) Содружества Независимых Государств (СНГ). Копенгаген: ВОЗ, 2003. 312 с.
3. Москаев А. В., Гордеев М. И. Влияние экологических характеристик биотопов на хромосомный состав личинок малярийного комара *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2012. № 3. С. 28–37.
4. Перевозкин В. П., Бондарчук С. С., Гордеев М. И. Популяционно-видовая структура малярийных комаров (Diptera, Culicidae) Прикаспийской низменности и Кумо-Манычской впадины // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2012. № 1. С. 12–17.
5. 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.
6. Ташнинова А. А. К характеристике климатических условий за период с 2008–2018 гг. по Республике Калмыкия // Вестник Института комплексных исследований аридных территорий. 2019. № 2. С. 23–26.
7. Хромосомная изменчивость в популяциях малярийных комаров в различных ландшафтных зонах Восточной Европы и Южного Урала / М. И. Гордеев, А. А. Темников, В. И. Панов, К. С. Климов, Е. Ю. Ли, А. В. Москаев // Географическая среда и живые системы. 2022. № 4. С. 48–66.
8. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes in the European malaria vector *Anopheles atroparvus* / G. N. Artemov, M. V. Sharakhova, A. N. Naumenko, D. A. Karagodin,

- E. M. Baricheva, V. N. Stegnyi, I. V. Sharakhov // Medical and Veterinary Entomology. 2015. Vol. 29. P. 230–237.
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. 165. DOI: 10.3390/genes11020165
 10. Chromosomal polymorphism of malaria mosquitoes of Karelia and expansion of northern boundaries of species ranges / A. V. Moskaev, A. G. Bega, V. I. Panov, V. P. Perevozkin, M. I. Gordeev // Russian Journal of Genetics. 2024. Vol. 60. № 6. P. 754–762. DOI: 10.1134/S1022795424700194
 11. Corder G. W., Foreman D. I. Nonparametric Statistics: A Step-by-Step Approach. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2014. 288 p.
 12. 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.
 13. Gordeev M. I., Moskaev A. V., Bezzhonova O. V. Chromosomal polymorphism in the populations of malaria vector mosquito *Anopheles messeae* at the south of Russian plain // Russian Journal of Genetics. 2012. Vol. 48. № 9. P. 962–965.
 14. Homologous bands of the long arms of the X and Y chromosomes of *Anopheles atroparvus* / L. Tiepolo, M. Fraccaro, U. Laudani, G. Diaz // Chromosoma (Berl.). 1975. Vol. 49. P. 371–374.
 15. Hopkins A. D. The bioclimatic law as applied to entomological research and farm practice // Scientific Monthly. 1919. № 8. P. 496–513.
 16. Karyotype, DNA replication and origin of sex chromosomes in *Anopheles atroparvus* / M. Fraccaro, U. Laudani, A. Marchi, L. Tiepolo // Chromosoma (Berl.). 1976. Vol. 55. P. 27–36.
 17. 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.
 18. 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. Vol. 12. P. 591–598.
 19. Patterns of genetic differentiation imply distinct phylogeographic history of the mosquito species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* in Eurasia / I. I. Brusentsov, M. I. Gordeev, A. A. Yurchenko, D. A. Karagodin, A. V. Moskaev, J. M. Hodge, V. A. Burlak et al. // Molecular Ecology. 2023. Vol. 32. P. 5609–5625.
 20. Primer3 – new capabilities and interfaces / A. Untergasser, I. Cutcutache, T. Koressaar, J. Ye, B. C. Faircloth, M. Remm, S. G. Rozen // Nucleic Acids Research. 2012. Vol. 40 [Электронный ресурс]. URL: <https://www.sci-hub.ru/10.1093/nar/gks596> (дата обращения: 30.08.2024).
 21. Ree H. Taxonomic review and revised keys of the Korean mosquitoes (Diptera: Culicidae) // Korean Journal of entomology. 2003. Vol. 33. P. 39–52.
 22. Tanaka K., Mizusawa K., Saugstad E. S. A revision of the adult and larval mosquitoes of Japan (including the Ryukyu Archipelago and the Ogasawara Islands) and Korea (Diptera: Culicidae). San Francisco, 1979. 987 p.
 23. Whittaker R. H. Communities and ecosystems. NY: Macmillan, 1970. 162 p.

REFERENCES

1. Gutsevich A. V., Monchadskii A. S., Shtakelberg A. A. *Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylyye. T. 3. Vyp. 4. Komary. Semeystvo Culicidae* [Fauna of the USSR. Insects diptera. Vol. 3. Iss. 4. Mosquitoes. Family Culicidae]. Leningrad, Nauka Publ., 1970. 384 p.
2. Zvantsov A. B., Yezhov M. N., Artemyev M. M. *Perenoschiki malyarii (Diptera, Culicidae, Anopheles) Sodruzhestva Nezavisimyykh Gosudarstv (SNG) [Malaria vectors (Diptera, Culicidae, Anopheles) of the Commonwealth of Independent States (CIS)]*. Copenhagen, WHO Publ., 2003. 312 p.
3. Moskaev A. V., Gordeev M. I. [Influence of ecological characteristics of biotopes on the chromosomal composition of the larvae of the malaria mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae)]. In: *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta. Seriya: Yestestvennyye nauki* [Bulletin of the Moscow State Regional University. Series: Natural Sciences], 2012, no. 3, pp. 28–37.
4. Perevozkin V. P., Bondarchuk S. S., Gordeev M. I. [Population and species structure of malaria mosquitoes (Diptera, Culicidae) of the Caspian Lowland and Kuma-Manych Depression]. In: *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnyye bolezni* [Medical Parasitology and Parasitic Diseases], 2012, no. 1, pp. 12–17.
5. Stegnyy V. N., Kabanova V. M. [Chromosomal analysis of malaria mosquitoes *Anopheles atroparvus* and *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae)]. In: *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal], 1978, vol. 57, no. 4, pp. 613–619.
6. Tashninova A. A. [On the characterization of climatic conditions for the period from 2008 to 2018 in the Republic of Kalmykia]. In: *Vestnik Instituta kompleksnykh issledovaniy aridnykh territoriy* [Bulletin of the Institute for Comprehensive Research of Arid Territories], 2019, no. 2, pp. 23–26.
7. Gordeev M. I., Temnikov A. A., Panov V. I., Klimov K. S., Li E. Yu., Moskaev A. V. [Chromosomal variability in populations of malaria mosquitoes in various landscape zones of Eastern Europe and the Southern Urals]. In: *Geograficheskaya sreda i zhivyye sistemy* [Geographical environment and living systems], 2022, no. 4, pp. 48–66.
8. Artemov G. N., Sharakhova M. V., Naumenko A. N., Karagodin D. A., Baricheva E. M., Stegnyy V. N., Sharakhov I. V. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes in the European malaria vector *Anopheles atroparvus*. In: *Medical and Veterinary Entomology*, 2015, vol. 29, pp. 230–237.
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. 165. DOI: 10.3390/genes11020165
10. Moskaev A. V., Bega A. G., Panov V. I., Perevozkin V. P., Gordeev M. I. Chromosomal polymorphism of malaria mosquitoes of Karelia and expansion of northern boundaries of species ranges. In: *Russian Journal of Genetics*, 2024, vol. 60, no. 6, pp. 754–762. DOI: 10.1134/S1022795424700194
11. Corder G. W., Foreman D. I. *Nonparametric Statistics: A Step-by-Step Approach*. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2014. 288 p.
12. 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, no. 6, pp. 592–597.
13. Gordeev M. I., Moskaev A. V., Bezzhonova O. V. Chromosomal polymorphism in the populations of malaria vector mosquito *Anopheles messeae* at the south of Russian plain. In: *Russian Journal of Genetics*, 2012, vol. 48, no. 9, pp. 962–965.

14. Tiepolo L., Fraccaro M., Laudani U., Diaz G. Homologous bands of the long arms of the X and Y chromosomes of *Anopheles atroparvus*. In: *Chromosoma (Berl.)*, 1975, vol. 49, pp. 371–374.
15. Hopkins A. D. The bioclimatic law as applied to entomological research and farm practice. In: *Scientific Monthly*, 1919, no. 8, pp. 496–513.
16. Fraccaro M., Laudani U., Marchi A., Tiepolo L. Karyotype, DNA replication and origin of sex chromosomes in *Anopheles atroparvus*. In: *Chromosoma (Berl.)*, 1976, vol. 55, pp. 27–36.
17. 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.
18. J. Liang, S. M. Bondarenko, I. V. Sharakhov, M. V. Sharakhova Obtaining polytene, meiotic, and mitotic chromosomes from mosquitoes for cytogenetic analysis. In: *Cold Spring Harbor protocols*, 2022, vol. 12, pp. 591–598.
19. Brusentsov I. I., Gordeev M. I., Yurchenko A. A., Karagodin D. A., Moskaev A. V., Hodge J. M., Burlak V. A. et al. Patterns of genetic differentiation imply distinct phylogeographic history of the mosquito species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* in Eurasia. In: *Molecular Ecology*, 2023, vol. 32, pp. 5609–5625.
20. Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B. C., Remm M., Rozen S. G. Primer3 – new capabilities and interfaces. In: *Nucleic Acids Research*, 2012, vol. 40. Abstract at: <https://www.sci-hub.ru/10.1093/nar/gks596> (accessed: 30.08.2024).
21. Ree H. Taxonomic review and revised keys of the Korean mosquitoes (Diptera: Culicidae). In: *Korean Journal of entomology*, 2003, vol. 33, pp. 39–52.
22. Tanaka K., Mizusawa K., Saugstad E. S. *A revision of the adult and larval mosquitoes of Japan (including the Ryukyu Archipelago and the Ogasawara Islands) and Korea (Diptera: Culicidae)*. San Francisco, 1979. 987 p.
23. Whittaker R. H. *Communities and ecosystems*. NY, Macmillan, 1970. 162 p.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Москаев Антон Вячеславович – кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экспериментальной биологии и биотехнологии научно-образовательного центра в г. Черноголовка, доцент кафедры общей биологии и биоэкологии факультета естественных наук Государственного университета просвещения; ведущий научный сотрудник лаборатории экологического мониторинга Российского государственного университета народного хозяйства имени В. И. Вернадского;
e-mail: anton-moskaev@yandex.ru

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

Ли Елизавета Юрьевна – младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной биологии и биотехнологии научно-образовательного центра в г. Черноголовка Государственного университета просвещения;
e-mail: lilizaveta@mail.ru

Логинов Денис Николаевич – научный сотрудник лаборатории паразитологии Государственного научно-производственного объединения «Научно-практический центр Национальной академии наук Белоруссии по биоресурсам»;
e-mail: kavax@yandex.by

Бега Анна Геннадьевна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной биологии и биотехнологии научно-образовательного центра в г. Черноголовка Государственного университета просвещения; младший научный сотрудник лаборатории генетики насекомых Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН;

e-mail: anni.miya@gmail.com

Панов Владимир Игоревич – младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной биологии и биотехнологии научно-образовательного центра в г. Черноголовка Государственного университета просвещения;

e-mail: sobol4ek95@yandex.ru

Гордеев Михаил Иванович – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей биологии и биоэкологии факультета естественных наук Государственного университета просвещения;

e-mail: gordeev_mikhail@mail.ru

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Anton V. Moskaev – PhD (Biology), Head of Laboratory, Laboratory of Experimental Biology and Biotechnology, Scientific and Educational Center in Chernogolovka, Assoc. Prof., Department of General Biology and Ecology, Faculty of Natural Sciences, Federal State University of Education; Leading Researcher, Environmental Monitoring Laboratory, Vernadsky Russian State University of National Economy;

e-mail: anton-moskaev@yandex.ru

Andrei A. Temnikov – Departmentally Assistant, Department of General Biology and Ecology Federal State University of Education;

e-mail: temnik.a.a.h@yandex.ru

Elizaveta Yu. Lee – Junior Researcher, Laboratory of Experimental Biology and Biotechnology, Scientific and Educational Center in Chernogolovka, Federal State University of Education;

e-mail: lilizavetau@mail.ru

Denis N. Loginov – Laboratory Researcher, Laboratory of Parasitology, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources;

e-mail: kavax@yandex.by

Anna G. Bega – PhD (Biology), Junior Researcher, Laboratory of Experimental Biology and Biotechnology, Scientific and Educational Center in Chernogolovka, Laboratory of Insect Genetics, Vavilov Institute of General Genetics Russian Academy of Sciences;

e-mail: anni.miya@gmail.com

Vladimir I. Panov – Junior Researcher, Laboratory of Experimental Biology and Biotechnology, Scientific and Educational Center in Chernogolovka, Federal State University of Education;

e-mail: sobol4ek95@yandex.ru

Mikhail I. Gordeev – Dr. Sci. (Biology), Prof., Departmentally Head, Department of General Biology and Ecology, Faculty of Natural Sciences, Federal State University of Education;

e-mail: gordeev_mikhail@mail.ru

ПРАВИЛЬНАЯ ССЫЛКА НА СТАТЬЮ

Москаев А. В., Темников А. А., Ли Е. Ю., Логинов Д. Н., Беге А. Г., Панов В. И., Гордеев М. И. Видовой состав и хромосомная изменчивость в популяциях комаров рода *Anopheles* (Diptera, Culicidae) в степной зоне Европейской территории России // Географическая среда и живые системы. 2024. № 2. С. 45–66.

DOI: 10.18384/2712-7621-2024-2-45-66

FOR CITATION

Moskaev A. V., Temnikov A. A., Lee E. Yu., Loginov D. N., Bega A. G., Panov V. I., Gordееv M. I. Species composition and chromosomal variability in populations of the mosquito genus *Anopheles* (Diptera, Culicidae) in the steppe zone of the European territory of Russia. In: *Geographical Environment and Living Systems*, 2024, no. 2, pp. 45–66.

DOI: 10.18384/2712-7621-2024-2-45-66