

УДК 595.771(477.72)

МОНИТОРИНГ ИНВЕРСИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА *ANOPHELES MESSEAE* (DIPTERA, CULICIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

В. Б. Шуваликов

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: iz@izan.kiev.ua

Получено 4 декабря 2009

Принято 30 марта 2011

Мониторинг инверсионного полиморфизма в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) из Нижнего Приднeпровья. Шуваликов В. Б. — На протяжении 30 лет исследовали инверсионный полиморфизм в двух популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* Falleroni из Нижнего Приднeпровья. Обсуждается возможная взаимосвязь между изменениями популяционной структуры и глобальным потеплением.

Ключевые слова: *Anopheles messeae*, инверсионный полиморфизм, популяционный гомеостаз, глобальное потепление.

Inversion Polymorphism Monitoring in Malarial Mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) Populations of Lower Dnieper. Shuvalikov V. B. — Inversion polymorphism of malarial mosquito *Anopheles messeae* Falleroni was investigated in the two populations of Lower Dnieper during 30 years. Possible interconnection between the population structure changes and global warming is discussed.

Key words: *Anopheles messeae*, chromosome inversion polymorphism, populational homeostasis, global warming.

Введение

Комар *Anopheles messeae* Falleroni является активным переносчиком малярии. Наличие политенных хромосом и развитого инверсионного полиморфизма делают его привлекательным объектом популяционно-цитогенетического анализа. Эти особенности *A. messeae* наиболее полно проявились при анализе популяций центра ареала — Западной Сибири (Стегний и др., 1976). Бореальный палеарктический вид *A. messeae* имеет обширный ареал, но именно центральные популяции вида насыщены всеми типами хромосомных перестроек, формирующих кариофонд. При перемещении к периферии ареала наблюдается обеднение генетического разнообразия в местных популяциях.

Высокая степень интегрированности кариофонда отразилась в существовании адаптивной ассоциации инверсий (Новиков, Кабанова, 1979). В периферических популяциях роль этого механизма ослабевает, но сохраняется характерная для вида направленность.

Нижнее Приднeпровье является крупнейшим анофелогенным ландшафтом юга Украины. Из видового кариофонда здесь представлены инверсии только трех типов (Шуваликов, 1983, 1985; Шуваликов, Бондарь, 1991).

Первый этап изучения полиморфизма в Нижнем Приднeпровье показал консерватизм популяционной структуры. Высокая гомеостатичность полиморфизма у *A. messeae* доказана на материале разных популяций с разным составом кариофонда (Стегний, 1983).

Однако в последнее десятилетие в ряде популяций *A. messeae* из Западной Сибири отмечены радикальные изменения кариофонда, вызванные, по мнению ряда авторов (Гордеев, Ежов, 2004; Первозкин, 2007), действием глобального потепления.

В 2001 г. мы возобновили исследования, прерванные в 90-х годах XX ст., с целью проследить возможные изменения в структуре популяций в изменившихся климатических условиях.

Материал и методы

Материалом послужили выборки личинок четвертого возраста, добытые в Нижнем Приднпровье, (Херсонская обл.: г. Голая Пристань и пос. Бехтеры, расположенный в 35 км на юго-запад). В первом случае места обитания комаров были сконцентрированы в днепровских плавнях, а во втором — в каналах Краснознаменной оросительной системы. Обработаны 2861 личинка из Голы Пристани и 957 — из Бехтер.

Личинок фиксировали в жидкости Карнуа (смесь этанола и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 : 1), выделенные слюнные железы окрашивали ацетолактоорсеином и раздавливали в 45%-ной уксусной кислоте. Анализ хромосомных вариантов проводили с помощью карт, любезно предоставленных в 1973 г. автором-составителем В. Н. Стегнием. Необходимо отметить, что во всех случаях сборы проводили параллельно в Голы Пристани и Бехтерах. Частоты инверсионных вариантов представлены на рисунках 1 и 2. На этих диаграммах подана информация по вариантам хромосомы 3, частоты которых значительно изменились. Часть ранее опубликованных данных включена в рисунки для демонстрации отмеченных изменений.

Результаты и обсуждение

Приведенные на рисунках 1 и 2 данные отражают резкое понижение частот инвертированных вариантов 3-й хромосомы — 3R1 и 3L1, произошедшее в период между началом 90-х и 2001 гг. Синхронные изменения произошли в обеих популяциях (Голы Пристани и Бехтерах), затем наступила стабилизация, изредка прерываемая флуктуациями, не выходящими за пределы нового диапазона частот. Сходство изменений в различных частях системы популяций указывает на действие неизвестных пока факторов регионального масштаба.

Сходные изменения в составе сибирских популяций трактуются как адаптивная перестройка кариофонда, вызванная глобальным потеплением (Гордеев, Ежов, 2004; Перевозкин, 2007). Однако некоторые моменты не позволяют нам безоговорочно присоединиться к такой позиции при обсуждении природы изменений, наблюдаемых в Нижнем Приднпровье.

В связи с чередой мягких зим в регионе, западносибирские популяции утратили инверсионный вариант 2R1, который имеет стойкую репутацию «северно-

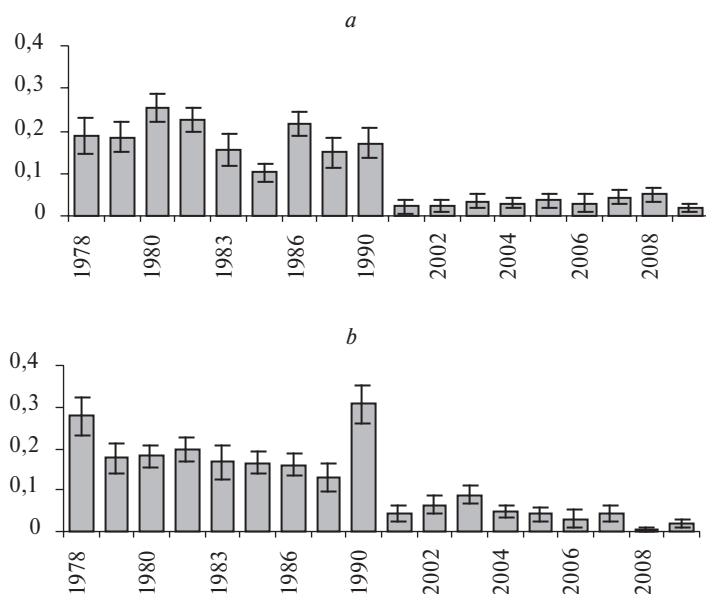


Рис. 1. Динамика частот гетерозигот по инверсиям третьей хромосомы в популяции *Anopheles messeae* Голы Пристани: а — частоты варианта 3R01; б — частоты варианта 3L01.

Fig. 1. Dynamics of third chromosome inversion heterozygosity in Gola Prystan population of *Anopheles messeae*: а — frequencies of 3R01 variants; б — frequencies of 3L01 variants.

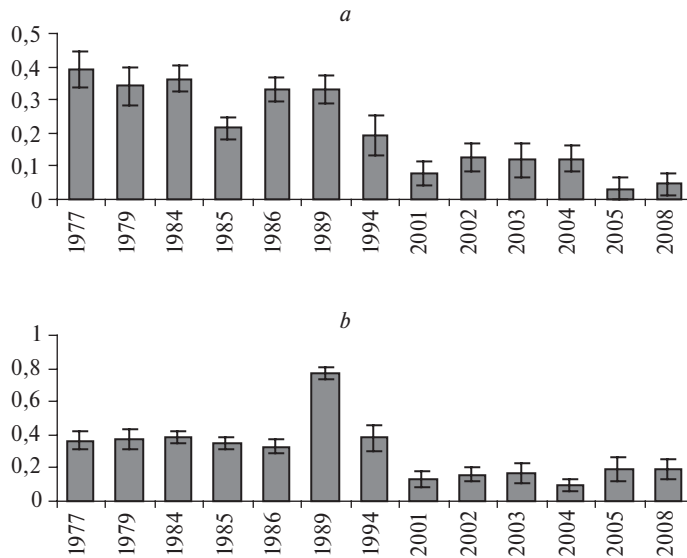


Рис. 2. Динамика частот гетерозигот по инверсиям третьей хромосомы в популяции *Anopheles messeae* Бехтер: а — частоты варианта 3R01; б — частоты варианта 3L01.

Fig. 2. Dynamics of third chromosome inversion heterozygosity in Bechteri population of *Anopheles messeae*: а — frequencies of 3R01 variants; б — frequencies of 3L01 variants.

го». Это отражает и характер распространения инверсии 2R1, и ее роль при формировании ассоциативных комплексов, и совокупность адаптивных особенностей, дающих преимущества в условиях короткого северного лета и суровой зимы. Поэтому утрата варианта 2R1 из кариофонда после смягчения климата выглядит полностью логичной.

Варианты 3R1 и 3L1 в Нижнем Приднепровье труднее определить в отношении их адаптивности к конкретному климатическому фактору. Например, в 80-е гг. вариант 3R1 был широко распространен по всей Украине, демонстрируя легкое снижение концентрации в направлении с востока на запад. Эта картина во многом определяется историческими факторами — центр максимального разнообразия и наивысшей гетерозиготности по этому варианту приходится на Западную Сибирь (Стегний и др., 1976). Вариант 3L1 проходил узкой полосой по югу Украины, его концентрация в среднем течении Днепра минимальна, а севернее — он и вовсе исчезает из кариофонда. Таким образом, сходство в размещении в ареале двух вариантов третьей хромосомы неполное и не дающее прямых указаний на зависимость от факторов климата. Западнее Нижнего Приднепровья популяции низовий Днестра и Дуная содержали минимальное количество инверсии 3L1 (3–5%), точно так же как и 3R1, проявляя согласованность в тенденциях изменения кариофонда. Однако тенденции изменений частотного содержания этих инверсий параллельно температурному градиенту не наблюдалось.

Важное отличие условий существования популяций комаров в Нижнем Приднепровье от таковых Западной Сибири состоит в том, что критические периоды их жизни во многом не совпадают. Так, сезонная динамика численности малярийного комара в Нижнем Приднепровье имеет характерную особенность «южного» типа — двувершинную кривую с провалом в середине сезона, отражающим влияние засушливого, избыточно жаркого лета. Необходимо отметить, что первые реальные проявления изменения климата, которые фигурируют под названием «глобального потепления», в Нижнем Приднепровье были сопряжены с мощными засухами, рекордными по своим параметрам для региона за последние 50 лет (Черняков, Котенко, 2000). Следует отметить, что в 1997 г. на Бехтерской

агрометеостанции был зафиксирован и противоположный по смыслу абсолютный рекорд за весь период учетов — максимальное количество выпавших осадков. Принципиально, что в этот же период произошла реорганизация ветровой картины в регионе, что должно было отразиться на интенсивности межпопуляционных миграций. Из изложенного ясно, насколько сложные и многоплановые изменения произошли в условиях обитания популяций комаров.

Чрезвычайно важным моментом, на наш взгляд, является ярко проявившаяся особенность протекания зимних периодов в последние годы: отсутствие четких сезонных границ и избыток колебаний температуры в периоды, когда механизмы диапаузы не в состоянии предохранить популяцию от «провокаций развития». Можно предположить, что все эти моменты в совокупности истощают популяцию и не позволяют ей раскрыть свой репродуктивный потенциал в полной мере. Косвенным образом эти соображения подтверждались наблюдениями в личиночных и имагинальных биотопах, которые способствовали формированию убежденности в том, что популяции хронически пребывают на невысоком уровне численности.

Так что если и можно рассматривать глобальное потепление в качестве рабочей гипотезы для объяснения произошедших в кариофонде изменений, то с рядом оговорок. Если для популяций Западной Сибири смягчение зимнего периода было благоприятным для популяций в целом, то влияние комплекса изменений, вызванных климатическими сдвигами в Нижнем Приднепровье, мы должны считать неоднозначным.

Кроме того, возвращаясь к вопросу о географическом размещении вариантов третьей хромосомы на юге Украины, мы должны учитывать специфическое пограничное положение Нижнего Приднепровья. Западнее популяции *A. messeae* характеризовались низким уровнем содержания вариантов третьей хромосомы. С учетом этого мы можем рассматривать произошедшие изменения в кариофонде популяций Нижнего Приднепровья как перемещение некоей условной границы с запада на восток.

Принципиальным моментом во взаимоотношениях двух соседних популяций (Бехтер и Голой Пристань) являлось то, что в течение долгого периода, невзирая на некоторую динамику, они были отчетливо дифференцированы по одному параметру — содержанию варианта 3L1. В последнее десятилетие после произошедших утрат значительной части инверсионного кариофонда характер этой дифференциации сохранился.

Таким образом, мониторинг кариотипической структуры двух популяций, проводимый нами в течение трех десятилетий, позволил нам наблюдать преодоление механизмов популяционного гомеостаза и при этом сохранение некоторых принципиальных особенностей организации популяционной системы.

Выводы

1. Тридцатилетний мониторинг генетической структуры двух полиморфных популяций малярийного комара *A. messeae* в Нижнем Приднепровье выявил одновременное резкое снижение частот инверсий третьей хромосомы 3L1 и 3R1.

2. Период дестабилизации генетической структуры совпал с периодом развития климатической перестройки, которую можно рассматривать как региональное проявление глобального потепления.

3. Динамичные процессы в генофонде не изменили характера межпопуляционной дифференцированности — популяция Бехтер сохранила относительно более высокий уровень содержания инверсии в левом плече третьей хромосомы 3L1.

4. После перестройки кариофонда наступила стабилизация, и в течение последних 9 лет популяционная система удерживается в новых границах.

- Гордеев М. И., Ежов М. Н. Глобальное потепление и изменение хромосомного состава сибирских популяций малярийный комаров // Докл. АН. — 2004. — **395**, № 4. — С. 554–557.
- Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Адаптивная ассоциация инверсий в природной популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. // Генетика. — 1979. — **15**, № 6. — С. 1033–1045.
- Перевозкин В. П. Адаптивный хромосомный полиморфизм малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* // Научно-практическое руководство по малярии «эпидемиология, систематика, генетика». — Томск : Изд-воТомск. гос. ун-та, 2007. — 240 с.
- Стегний В. Н. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. Сообщ. IV. Стационарность частотного распределения инверсий по ареалу вида // Генетика. — 1983. — **19**, № 3. — С. 466–473.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М. Кариотипическое исследование малярийного комара // Цитология. — 1976. — **18**, вып. 6. — С. 760–766.
- Черняков Д. А., Котенко Т. И. Климат региона // Биоразнообразии острова Джарылгач: современное состояние и пути сохранения. — Киев : Вестник зоологии, 2000. — 240 с.
- Шуваликов В. Б. Динамика инверсионного полиморфизма в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* Нижнего Приднепровья // Вестн. зоологии. — 1983. — № 5. — С. 75–77.
- Шуваликов В. Б. Устойчивость инверсионного полиморфизма в популяциях *Anopheles messeae* в юго-западной части его ареала // Вестн. зоологии. — 1985. — № 4. — С. 45–51.
- Шуваликов В. Б., Бондарь Н. В. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae* в Нижнем Приднепровье // Вестн. зоологии. — 1991. — № 1. — С. 46–49.