



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 4 (50). Декабрь, 2023

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





УДК УДК 576.895.77

ВИДОВОЙ СОСТАВ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК КОМАРОВ РОДА *ANOPHELES* (DIPTERA: CULICIDAE) ВЕРХНЕВОЛЖСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

КЛИМОВ
Кирилл Сергеевич

Филиал ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в городе Москве» в ТуНАО города Москвы, 119571, г. Москва, ул. 26-ти Бакинских Комиссаров, д. 11, ksklimov@ya.ru

МОСКАЕВ
Антон Вячеславович

кандидат биологических наук, ФГАОУ ВО «Государственный университет просвещения», 141014, Московская область, г. Мытищи, ул. Веры Волошиной, д. 24, anton-moskaev@yandex.ru

ГОРДЕЕВ
Михаил Иванович

доктор биологических наук, профессор, ФГАОУ ВО «Государственный университет просвещения», 141014, Московская область, г. Мытищи, ул. Веры Волошиной, д. 24, gordeev_mikhail@mail.ru

Ключевые слова:
кровососущие комары
биотопическое
распределение
личинки
Верхневолжская
низменность
Culicidae
Anopheles

Аннотация: Цель работы – изучение видового состава, относительной численности и биотопического распределения личинок малярийных комаров в местообитаниях Верхневолжской низменности и на сопредельных возвышенностях. Определение видов проводили по морфологическим признакам и структуре политенных хромосом. Установлено, что на изучаемой территории обитают пять видов комаров рода *Anopheles*: *An. beklemishevi*, *An. claviger*, *An. daciae*, *An. messeae* s. s., *An. maculipennis* s. s. Комары *An. claviger* были найдены только в водоеме родникового типа. Виды *An. beklemishevi* и *An. maculipennis* являются редкими в местообитаниях Верхневолжской низменности. Личинки *An. beklemishevi* предпочитают затененные водоемы, их доля среди других личинок малярийных комаров составляла 0.7–2.6 %. Комары *An. maculipennis* найдены с повышенной частотой на грядах, окружающих Верхневолжскую низменность. Комары *An. messeae* s. l. преобладали во всех биотопах и были представлены двумя криптическими видами – *An. daciae* и *An. messeae*. Доля личинок *An. messeae* повсеместно превышала долю *An. daciae*. Установлено, что Верхневолжская низменность является зоной межвидовой гибридизации *An. daciae* и *An. messeae*. Межвидовые гибриды были найдены в большинстве изученных мест выплода малярийных комаров с частотой 0.4–7.8 %.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Халин

Получена: 18 ноября 2023 года

Подписана к печати: 10 января 2023 года

Введение

Изучение видового состава и биотопического распределения малярийных комаров Верхневолжской низменности представляет большой теоретический и практический интерес, учитывая эпидемиологическое значение комаров рода *Anopheles* как переносчиков трансмиссивных заболеваний человека и животных. Исследования прошлых лет в обширном регионе Верхневолжья проводили в период борьбы с малярией в 30–50-е гг. XX в. (Егоров, 2011). Полученные в эти годы сведения по фауне и экологии малярийных комаров нуждаются в пересмотре в связи с описанием ряда новых видов-двойников комплекса *Maculipennis*. Современный список видов фауны комаров Верхневолжья включает только два вида *Anopheles*: *Anopheles messeae* Fal, 1926; *Anopheles claviger* Meig., 1804 (Смирнов и др., 2006; Егоров, 2011). Отсутствуют данные о других видах-двойниках комплекса *Maculipennis*, помимо *An. messeae*. Это обусловлено необходимостью применения современных цитогенетических или молекулярно-генетических методов диагностики видов. Наше исследование малярийных комаров Верхневолжской низменности призвано восполнить этот пробел.

Верхневолжская зандрово-аллювиальная низменность находится в подтаежной природной зоне. В этой зоне перекрываются ареалы ряда интерзональных видов малярийных комаров. Верхневолжская низменность простирается в центральной части Восточно-Европейской равнины и расположена на территории Московской, Тверской и Ярославской областей. Рельеф низменности сформирован московским оледенением, плоский, с отдельными холмами и заболоченными впадинами. Территорию Верхневолжской низменности окаймляет группа холмов и гряд высотой более 200 м: Клинско-Дмитровская гряда, Лихославльская гряда, Бежецкий верх, Тверская гряда (Вагнер, Манучарянц, 2003; Национальный атлас..., 2004). Низинно-болотный гидроландшафт обуславливает большое разнообразие мест выплода комаров. Особый интерес представляет биотопическое распределение близкородственных видов *Anopheles*, обитающих в условиях симпатрии и имеющих перекрывающиеся экологические ниши. В первую очередь это относится к видам-двойникам малярийных комаров комплекса *Maculipennis*. Виды этой группы способны

развиваться в одних личиночных биотопах, а изменение относительной численности комаров в пространстве и во времени может служить показателем экологической специализации этих близкородственных видов. Целью данной работы было определение видового состава, относительной численности и биотопического распределения личинок малярийных комаров в местообитаниях Верхневолжской низменности и на сопредельных возвышенностях.

Материалы

Личинки 4-го возраста *Anopheles* были собраны в 2013–2021 гг. в 13 местообитаниях на территории Верхневолжской низменности и в 6 местообитаниях на сопредельных возвышенностях и грядах. На территории Московской области сбор материала проводили в Сергиево-Посадском городском округе: в п. Скоропусковский (56.371336, 38.142528); в Талдомском городском округе, в биотопах заказника «Журавлиная Родина» – д. Костенево (56.725472, 37.770389), д. Кунилово (56.730528, 37.757917), д. Айбутово (56.732556, 37.801722), д. Дмитровка (56.750167, 37.753944), д. Костолыгино (56.722417, 37.866972), а также в двух биотопах пгт. Вербилки (56.540160, 37.585839; 56.540042, 37.588119). На территории Тверской области выборки малярийных комаров взяты в Ржевском муниципальном округе, в д. Горки сельского поселения Итомля (56.455049, 33.891225); в г. Твери (56.797623, 36.043067); в Калининском муниципальном округе – в п. Чуприяновка (56.751500, 36.041028), в д. Старое Брянцево (56.898383, 35.796668); в Конаковском муниципальном округе – в пгт. Редкино (56.638194, 36.294667); в Лихославльском муниципальном округе – в д. Барановка (57.202067, 35.340563), в п. Приозерный (57.130333, 35.495694); в Спировском муниципальном округе – в д. Спиново (57.433425, 34.983388); в г. Кашине (57.358139, 37.595000); в Калязинском муниципальном округе – в д. Чигирёво (57.262528, 37.911056); в г. Бежецке (57.753194, 36.697861); в Сонковском муниципальном округе – в д. Новые Горлицы (57.770806, 37.200167). Личинок собирали медицинской кюветой с поверхности воды в постоянных водоемах с обильной прибрежной водной растительностью.

Методы

Отловленных личинок фиксировали в спирт-уксусной смеси, приготовленной в

соотношении 3:1. Видовую принадлежность малярийных комаров устанавливали по морфологическим признакам (Гуцевич и др., 1970; Званцов и др., 2003) и по рисунку дисков политенных хромосом. Парные слюнные железы извлекали под стереоскопическим микроскопом МБС-10. Из выделенных слюнных желез комаров получали временные препараты политенных хромосом. Хромосомы окрашивали 2%-ным лактоацеторсеином по стандартной методике (Перевозкин, 2007). Видовой состав малярийных комаров определяли с помощью сравнения политенных хромосом личинок с фотокартами кариотипов палеарктических видов *Anopheles* (Стегний, Кабанова, 1978; Artemov et al., 2018, 2021). Малярийные комары *An. messeae* s. l. включают два криптических вида: *An. daciae* Linton, Nicolescu & Harbach, 2004 и *An. messeae* Fall., 1926. В кариотипах личинок *An. messeae* s. l. регистрировали гомо- и гетерозиготные хромосомные перестройки, специфичные для этих видов (Naumenko et al., 2020; Brusentsov et al., 2023). Гомо-гетерозиготы с инверсией половой хромосомы XL_0 встречаются исключительно у *An. daciae*, альтернативная инверсия XL_1 имеется у обоих видов. Гомо-гетерозиготы с аутосомной инверсией $2R_1$ присутствуют в популяциях *An. messeae* s. s. Гомозиготы $2R_{00}$ представлены у обоих видов. Межвидовых гибридов *An. daciae* × *An. messeae* выявляли по одновременному наличию в кариотипах гетерозигот по обеим инверсиям XL_0 и $2R_1$. Ранее было показано, что частоты гомо- и гетерозигот по инверсиям в популяциях *An. daciae* и *An. messeae*, за отдельными исключениями, значимо не отклоняются от ожидаемых согласно уравнению Харди – Вайнберга (Brusentsov et al., 2023). Для разделения видов число особей *An. messeae* с гомозиготами $2R_{00}$ оценивали на основании уравнения Харди – Вайнберга по формуле:

$$c = \frac{b^2}{4a}$$

где c – число гомозигот $2R_{00}$ (соответствует частоте $p^2 \cdot N$); b – число гетерозигот $2R_{01}$ (соответствует частоте $2pq \cdot N$); a – число гомозигот $2R_{11}$ (соответствует частоте $q^2 \cdot N$); p и q – частоты инверсий $2R_0$ и $2R_1$; N – общее число особей в выборке.

Оценочную частоту комаров *An. messeae* s. s. определяли как отношение суммы особей с этими генотипами ($a + b + c$) к общему числу всех особей *An. messeae* s. l. в выборке. В отдельных выборках в случае

избытка гетерозигот в локальных популяциях оценочная величина (c) может быть завышена. Учитывали, что расчетное количество всех особей *An. messeae* s. s. вместе с *An. daciae* и межвидовыми гибридами в таких популяциях не может превышать число всех особей в выборке. Кариотипы были определены у 3211 личинок.

Результаты

Результаты цитогенетического анализа выборок малярийных комаров показали, что на территории Верхневолжской низменности обитают все известные виды фауны *Anopheles* северной части Русской равнины: *An. messeae* Fall., 1926; *An. maculipennis* Meig., 1818; *An. beklemishevi* Stegn. et Kabanova, 1976; *An. claviger* Meig., 1804 (табл. 1). Во всех изученных местах выплода доминировали личинки *An. messeae* s. l., за исключением одного биотопа, где выявлен только *An. claviger* (выборка №22). Данный биотоп отличается от типичных мест выплода комаров комплекса *Maculipennis*. Личинки были отловлены в двух канавках (шириной 20–30 см, глубиной 5–12 см, длиной до 20 м) с проточной родниковой водой.

An. beklemishevi был встречен в южной части Верхневолжской низменности – в двух биотопах заказника «Журавлиная родина»; в биотопе, расположенном в пгт. Вербилки, а также в двух местообитаниях на сопредельных территориях Валдайской возвышенности и Лихославльской гряды (рис. 1). Доля *An. beklemishevi* среди других личинок в этих биотопах составляла 0.7–2.6 %.

Комары *An. maculipennis* были обнаружены в 12 местообитаниях как на территории Верхневолжской низменности, так и, в особенности, на сопредельных возвышенностях и грядах (рис. 1). Личинки данного вида развивались вместе с комарами *An. messeae* s. l. Доля особей *An. maculipennis* в постоянных личиночных биотопах варьировала от 1 до 37 %. Максимальные индексы доминирования этого вида отмечены в биотопах Клиско-Дмитровской гряды (37.0 ± 5.4 %; выборка № 1), а также в районе Лихославльской гряды (28.7 ± 5.3 % и 24.2 ± 5.4 %; выборки № 27 и 29 соответственно).

В изученных нами местах выплода малярийных комаров на территории Верхневолжской низменности и окружающих возвышенностей доминировали личинки *An. messeae* s. l. Доля *An. messeae* s. l. варьировала от 63 до 100 %.

Наличие преимагинальных стадий ко-

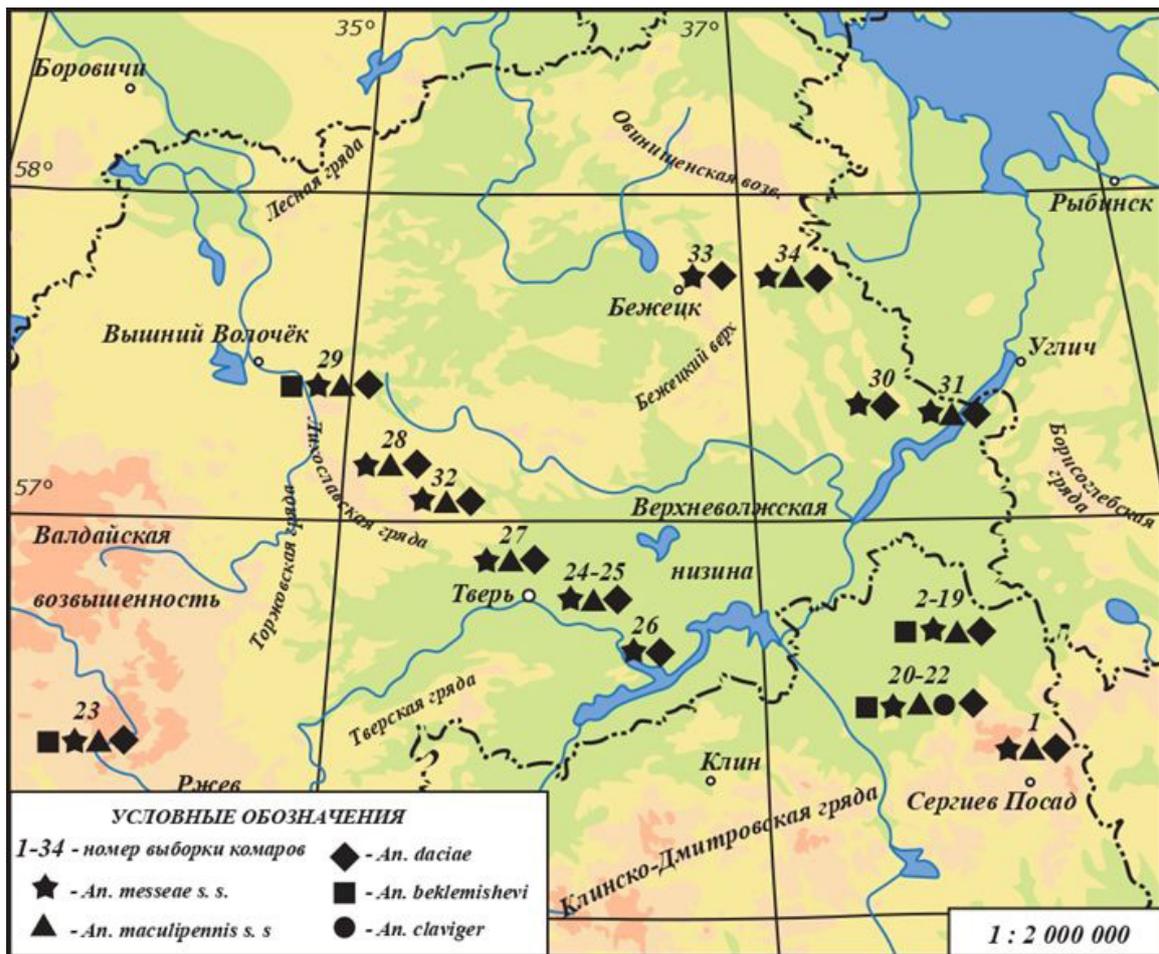


Рис. 1. Видовой состав малярийных комаров в местах сбора личинок на территории Верхневолжской низменности и на сопредельных возвышенностях

Fig. 1. Species composition of malaria mosquitoes in larval collection sites on the territory of the Upper Volga lowland and adjacent uplands

маров *An. messeae* s. l. обусловлено определенными экологическими параметрами мест выплода. Для постоянных водоемов, в которых найдены комары *An. messeae* s. l., характерен следующий диапазон экологических характеристик. Водородный показатель колеблется в диапазоне от нейтрального до слабощелочного – 7.22–8.85. Показатели электропроводимости микросименс на сантиметр (μS) и общей доли минералов и солей в воде (ppm) варьировали в диапазоне 156–550 и 78–275 соответственно. Все водоемы, в которых были найдены личинки *An. messeae* s. l., характеризуются сходным составом водной растительности. В этих водоемах произрастали: роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum* L.), уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum* L.), рогоз широколистный (*Typha latifolia* L.), рдест плавающий (*Potamogeton natans* L.), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.), элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), хвощ топяной (*Equisetum fluviatile* L.), сит-

няг болотный (*Eleocharis palustris* L.), водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), ряска (*Lemna* sp. L.), омежник водный (*Oenanthe aquatica* L.), камыш озерный (*Schoenoplectus lacustris* L.), подмаренник болотный (*Galium palustre* L.). Высокая плотность личинок выявлена в скоплениях нитчатых водорослей рода Спирогира (*Spirogyra*). В течение сезона размножения стабильность экологических характеристик водоемов может нарушаться под влиянием как эндогенных причин, так и антропогенных факторов. Наиболее весомую роль в изменении пригодности водоемов для проживания личинок оказывает трансформация водной и околородной растительности. Снижение плотности личинок *Anopheles* неоднократно наблюдалось при активном повышении в водоемах численности свободноплавающих растений (*Lemna* ssp., *Cladophora* ssp. и др.) и резком уменьшении свободной от растений водной поверхности. В одном из контрольных водоемов заказника «Журавлиная

Таблица 1. Видовой состав малярийных комаров в изученных биотопах Верхневолжской низменности и сопредельных территориях

Биотоп	Дата сбора	Видовой состав (число особей)			
		<i>An. messeae</i> s. l.	<i>An. maculipennis</i> s. s.	<i>An. beklemishevi</i>	<i>An. claviger</i>
Московская обл.					
п. Скоропусков-ский, пруд	21.07.2016	51	30	0	0
д. Костенево, пруд	11.06.2019 -04.07.2020	275	0	0	0
д. Кунилово, пруд	12.06.2019 -30.07.2019	265	0	0	0
д. Айбутово, пруд	13.06.2019 -31.07.2020	452	0	0	0
д. Дмитровка, пруд	26.06.2019	128	0	1	0
д. Костолыгино, пруд	31.07.2019 -23.05.2021	487	2	5	0
пгт. Вербилки, карьер	05.08.2020 -03.08.2021	251	1	1	0
пгт. Вербилки, родник	03.08.2021	0	0	0	130
Тверская обл.					
д. Горки, заводь р. Волги	05.08.2013	119	2	1	0
г. Тверь, пруд	21.08.2016	120	1	0	0
п. Чуприяновка, пруд	21.06.2020	98	2	0	0
пгт. Редкино, пруд	22.06.2020	51	0	0	0
д. Старое Брянцево, пруд	22.06.2020	77	31	0	0
д. Барановка, пруд	02.07.2021	80	15	0	0
д. Спирово, пруд	03.07.2021	46	15	1	0
г. Кашин, пруд	31.07.2021	101	0	0	0
д. Чигирёво, пруд	30.07.2021	97	7	0	0
п. Приозерный, озеро	04.07.2021	101	4	0	0
г. Бежецк, пруд	13.08.2021	65	0	0	0
д. Новые Горлицы, пруд	14.08.2021	94	4	0	0

родина» мы наблюдали исчезновение личинок *An. messeae* s. l. после того, как берега подверглись выкашиванию, в результате чего исчезли практически все представители свободноплавающих и укореняющихся растений.

На основании цитогенетического анализа нами было установлено, что в изученных местообитаниях комары *An. messeae* s. l. представлены двумя видами-двойниками: *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Расчетная доля личинок *An. messeae* s. s. во всех биотопах

варьирует в диапазоне 57.5–96.9 %, что свидетельствует о доминировании комаров этого вида.

Изучение хромосомного состава личинок позволило определить уровень межвидовой гибридизации между *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Межвидовые гибриды *An. daciae* × *An. messeae* были найдены в 16 из 19 изученных личиночных биотопов. Доля межвидовых гибридов в биотопах варьировала от 0.4 до 7.8 % (табл. 2).

Таблица 2. Доля комаров *An. daciae*, *An. messeae* s. s. и их гибридов среди личинок *An. messeae* s. l. в местообитаниях Верхневолжской низменности и сопредельных возвышенностей

Местообитание (номера выбо- рок)	Число особей	Расчетные частоты видов и их гибридов, $f \pm S_f$ (%)		
		<i>An. daciae</i>	<i>An. messeae</i> s. s.	Гибриды
Скоропуско- вский (№ 1)	51	13.7 ± 4.8	82.3 ± 5.3	4.0 ± 2.7
Костенево (№ 2–4)	275	16.4 ± 2.2	83.6 ± 2.2	0
Кунилово (№ 5–7)	265	16.6 ± 2.3	82.6 ± 2.3	0.8 ± 0.5
Айбутово (№ 8–13)	452	19.2 ± 1.9	78.8 ± 1.9	2.0 ± 0.7
Дмитровка (№ 14)	128	18.7 ± 3.5	80.5 ± 3.5	0.8 ± 0.8
Костолыгино (№ 15–19)	487	15.4 ± 2.7	82.5 ± 1.7	2.1 ± 0.6
Вербилки (№ 20–21)	251	31.9 ± 2.9	66.9 ± 3.0	1.2 ± 0.7
Горки (№ 23)	119	17.6 ± 3.5	79.0 ± 3.7	3.4 ± 1.7
Тверь (№ 24)	120	25.0 ± 4.0	70.8 ± 4.2	4.2 ± 1.8
Чуприяновка (№ 25)	98	3.1 ± 1.8	96.9 ± 1.8	0
Редкино (№ 26)	51	21.5 ± 5.8	70.7 ± 6.4	7.8 ± 3.8
Старое Брян- цево (№ 27)	77	26.0 ± 5.0	72.7 ± 5.1	1.3 ± 1.3
Барановка (№ 28)	80	33.8 ± 5.3	59.9 ± 5.5	6.3 ± 2.7
Спирово (№ 29)	46	13.0 ± 5.0	87.0 ± 5.0	0
Кашин (№ 30)	101	14.8 ± 3.5	81.2 ± 3.9	4.0 ± 1.9
Чигирево (№ 31)	97	10.3 ± 3.1	85.6 ± 3.6	4.1 ± 2.0
Приозерный (№ 32)	101	28.7 ± 4.5	68.3 ± 4.6	3.0 ± 1.7
Бежецк (№ 33)	65	12.3 ± 4.1	86.2 ± 4.3	1.5 ± 1.5
Новые Го-рицы (№ 34)	94	18.0 ± 4.0	80.9 ± 4.1	1.1 ± 1.1

Обсуждение

Полученные нами данные позволяют уточнить видовой состав малярийных комаров, обитающих на территории Верхневолжской низменности. Виды *An. beklemishevi*, *An. daciae* и *An. maculipennis* не входили в имеющийся список видов Верхневолжья (Егоров, 2011). Впервые установлены места выплода комаров этих видов. Показано, что развитие личинок видов-двойников комплекса *Maculipennis* на изучаемой территории происходит в одних и тех же водоемах. Вместе с тем выявлены особенности биотопического распределения различных видов малярийных комаров.

An. claviger был найден в месте выхода грунтовых вод в окрестностях пгт. Вербилки

(Талдомский городской округ Московской области). Поскольку данный вид предпочитает холодные пресные водоемы с проточной водой, совместное обитание *An. claviger* с видами комплекса *Maculipennis* наблюдается крайне редко.

An. beklemishevi является самым северным видом среди малярийных комаров. Этот вид обитает на заболоченных территориях в зоне хвойных и смешанных лесов (Novikov, 2016; Соболева и др., 2020). Самые южные местообитания данного вида были найдены на территории Мещерской низменности (Лопатин и др., 2020). *An. beklemishevi* приурочен к специфическим местообитаниям, его ареал не является сплошным. Биотопы, в которых был обнаружен *An. beklemishevi*,

характеризуются повышенной затененностью и относительно низкой плотностью личинок малярийных комаров. Например, водоем в д. Дмитровка (выборка № 14) окружен сплошным кольцом из древесно-кустарниковой растительности. Берег водоема в д. Костолыгино (выборки № 17–18), в котором проводился сбор личинок, также затенен ивовыми кустарниками *Salix* spp. и рогозом широколистным *Typha latifolia* L., 1753, произрастающим в большом количестве вдоль береговой линии. Ранее экологические предпочтения совместно обитающих комаров *An. beklemishevi* и *An. messeae* s. l. исследовали в различных личиночных биотопах в пойме р. Чулым на юге Западной Сибири (Перевозкин и др., 2009). Личинки *An. beklemishevi* были обнаружены с повышенной частотой в мелководном затененном водоеме. В открытых прогреваемых водоемах доминировали комары *An. messeae* s. l. Имеющиеся данные о географическом распространении *An. beklemishevi* свидетельствуют о том, что южная часть ареала этого вида в подтаежной зоне Русской равнины имеет фрагментарный характер, краевые популяции малочисленны и частично изолированы друг от друга.

Малярийный комар *An. maculipennis* с высокой частотой встречается в местообитаниях в центре и на юге Русской равнины (Стегний, 1991). По-видимому, распространению этого вида на север таежной зоны препятствуют низкие температуры зимовки в сочетании с коротким репродуктивным сезоном. В настоящее время в условиях потепления климата происходит расширение ареала этого вида на север и на восток, на Средний и Южный Урал (Novikov, Vaulin, 2014). Согласно нашим данным, в Карелии вид продвинулся до 64 параллели. Самая северная популяция этого вида найдена в окрестностях г. Кемь (Перевозкин и др., 2012). Кроме совокупности абиотических факторов, продвижение *An. maculipennis* на север и восток Палеарктики может сдерживать конкуренция с комарами *An. messeae* s. l. Комары *An. messeae* s. l. относятся к полизональным видам и широко распространены в различных ландшафтно-климатических зонах Евразии. Не случайно у комаров *An. messeae* s. l. выявлен самый высокий уровень хромосомного полиморфизма по сравнению с другими представителями группы *Maculipennis* (Стегний и др., 2016).

Результаты выполненного нами цитогенетического анализа показали, что комары

An. messeae s. l. представлены двумя видами-двойниками с неполной репродуктивной изоляцией – *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Ареалы этих видов-двойников перекрываются в центре Русской равнины (Naumenko et al., 2020). Нами установлено, что оба вида встречаются во всех биотопах Верхневолжской низменности и сопредельных территорий, где происходит массовый выплод малярийных комаров (см. табл. 2). Точные данные о соотношении двух видов в совместно заселенных биотопах дает только молекулярно-генетический анализ. Главным таксономическим признаком служит нуклеотидный состав второго внутреннего транскрибируемого спейсера ITS2 кластера рибосомной ДНК: найдено 5 позиций, по которым имеются отличия у двух видов (Nicolescu et al., 2004; Naumenko et al., 2020). Молекулярно-генетическую диагностику усложняет полиморфизм по 3 из этих позиций, обнаруженный у *An. daciae* (Brusentsov et al., 2023). По нашему мнению, для определения географического распространения видов-двойников *An. daciae* и *An. messeae* s. s. можно использовать результаты анализа хромосомной изменчивости. Сопоставление данных молекулярно-генетического и цитогенетического анализа показало, что оба вида являются хромосомно полиморфными (Brusentsov et al., 2023). В популяциях обоих видов имеются общие и видоспецифические инверсии. Инверсия XL_0 встречается с высокой частотой у *An. daciae*, но практически отсутствует у *An. messeae* s. s. С другой стороны, аутосомная инверсия $2R_1$ широко представлена в популяциях *An. messeae* s. s. на севере и в центре видового ареала, но крайне редко встречается в популяциях *An. daciae* (по-видимому, только в гетерозиготах у межвидовых гибридов). Наличие гомо- и гетерозигот по инверсиям XL_0 и $2R_1$ доказывает, что оба вида присутствуют во всех водоемах, где есть личинки *An. messeae* s. l. Высокая частота гомо- и гетерозигот $2R_{11}$ и $2R_{01}$ (выше 50 % во всех биотопах, кроме Барановки и отдельных выборок в Вербилках и Костенево) свидетельствует о доминировании *An. messeae* s. s. над *An. daciae*. Среди гомозигот с инверсиями XL_1 и $2R_0$ часть комаров относится к *An. messeae* s. s., а часть – к *An. daciae*. Определить видовой статус этих личинок возможно только молекулярно-генетическими методами. Но можно рассчитать долю гомозигот $2R_{00}$ *An. messeae* s. s., используя уравнение Харди – Вайнберга, которое является

отправной точкой для анализа генетической структуры популяций (Животовский, 2021). Ранее было показано, что в большинстве популяций *An. messeae* s. s., обитающих в условиях симпатрии с *An. daciae*, отсутствуют значимые отклонения частот инверсионных генотипов от соотношения Харди – Вайнберга (Brusentsov et al., 2023). Зная число гетерозигот $2R_{01}$ и гомозигот $2R_{11}$, можно дать вероятностную оценку числа гомозигот $2R_{00}$ у *An. messeae* s. s. по приведенной выше формуле. Рассчитанные нами частоты гомозигот $2R_{00}$ позволили определить соотношение *An. messeae* s. s. и *An. daciae* в личиночных биотопах (см. табл. 2). Следует заметить, что в некоторых выборках оценочное число гомозигот $2R_{00}$ оказалось завышенным, поскольку сумма особей обоих видов превышает объем выборки. В этих случаях количество гомозигот $2R_{00}$ ограничили так, чтобы суммарная частота особей *An. messeae* s. s., *An. daciae* и их гибридов не превышала 100 %. Некоторое превышение оценочного числа гомозигот $2R_{00}$ у *An. messeae* s. s. может быть обусловлено ошибкой выборки либо эксцессом гетерозигот под воздействием факторов популяционной динамики (например, эффектом сверхдоминирования в локальных популяциях).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в большинстве местообитаний Верхневолжской низменности происходит межвидовая гибридизация, что подтверждает вывод об их неполной репродуктивной изоляции *An. daciae* и *An. messeae* и наличии генетической интрогрессии у этих видов-двойников (Brusentsov et al., 2023). Результаты полногеномного секвенирования *An. daciae* и *An. messeae* s. s. показали, что до 20 % особей обоих видов в зонах симпатрии имеют гибридное происхождение. В то же время сравнение геномов свидетельствует о глубо-

ких различиях нуклеотидного состава половых хромосом *An. daciae* и *An. messeae* s. s., что обеспечивает обособленность их генофондов (Naumenko et al., 2020).

Заключение

В результате проведенных исследований нами установлен видовой состав малярийных комаров в биотопах Верхневолжской низменности и окружающих ее гряд и возвышенностей. Фауна малярийных комаров представлена пятью видами: *An. beklemishevi*, *An. claviger*, *An. daciae*, *An. maculipennis* s. s., *An. messeae* s. s. Комар *An. claviger* является узкоспециализированным видом, обитает в водоемах родникового типа и экологически изолирован от других малярийных комаров. Четыре криптических вида комплекса *Maculipennis* развиваются совместно в личиночных биотопах. Популяции *An. beklemishevi* имеют очаговое пространственное распределение. Комары этого вида характеризуются низкой относительной численностью в личиночных биотопах и предпочитают затененные места выплода. *An. maculipennis* s. s. является субдоминантным видом и с наибольшей частотой встречается на возвышенностях. Виды-двойники *An. messeae* s. s. и *An. daciae* распространены повсеместно. Во всех совместно эксплуатируемых биотопах доминирует *An. messeae* s. s. Отсутствие биотопической подразделенности свидетельствует о значительном перекрывании экологических ниш у *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Очевидно, что эти недавно разделившиеся виды находятся на раннем этапе экологической диверсификации. Об этом же свидетельствует неполная репродуктивная изоляция этих видов. Фактически вся территория Верхневолжской низменности является зоной межвидовой гибридизации между *An. daciae* и *An. messeae* s. s.

Библиография

- Артемьев М. М., Баранова А. М., Ганушкина Л. А., Горностаева Р. М., Дарченкова Н. Н., Дремова В. Г., Ермишев Ю. В., Маркович Н. Я., Сергиев В. П. Малярийные комары и борьба с ними на территории Российской Федерации: Методические указания. М.: Федеральный центр госэпиднадзора Минздрава России, 2000. 56 с.
- Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара. М.: Медгиз, 1944. 299 с.
- Гуцевич А. М., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары. Семейство Culicidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука, 1970. Т. 3. Вып. 4. 384 с.
- Вагнер Б. Б., Манучарянц Б. О. Геология, рельеф и полезные ископаемые Московского региона. М.: МГПУ, 2003. 81 с.
- Животовский Л. А. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Вертикаль, 2021. 600 с.
- Званцов А. Б., Ежов М. Н., Артемьев М. М. Переносчики малярии (Diptera, Culicidae, *Anopheles*) Содружества Независимых Государств (СНГ). Копенгаген: ВОЗ, 2003. 312 с.
- Егоров С. В. Видовой состав и структура фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в Верхневолжье и факторы, определяющие ее динамику // Российский паразитологический журнал. 2011. № 1. С. 15–17.
- Лопатин А. А., Панов В. И., Москаев А. В., Гордеев М. И. Изучение видового и хромосомного состава популяций малярийных комаров Рязанской Мещеры // Материалы Международной научной онлайн-конференции молодых ученых «Наука на благо человечества – 2020» (Москва, 20–24 апреля 2020 г.). М.: МГОУ, 2020. С. 251–256.
- Национальный атлас России: В 4 т. Т. 1. Общая характеристика территории / Отв. ред.: Г. В. Поздняк, Н. Н. Полункина, Н. В. Смурова; Редкол. В. Ф. Хабаров и др. М.: Роскартография, 2004. 496 с.
- Обзор погодных условий в Европейском регионе за 8–11 мая 2021 г. // Росгидромет. URL: https://www.meteorf.gov.ru/press/news/24534/?sphrase_id=791819 (дата обращения: 14.11.2023).
- Перевозкин В. П. Адаптивный полиморфизм малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* // Научно-практическое руководство по малярии (эпидемиология, систематика, генетика). Томск: Изд-во Томского ун-та, 2007. С. 105–145.
- Перевозкин В. П., Гордеев М. И., Бондарчук С. С. Хромосомный полиморфизм и закономерности формирования субпопуляционной организации малярийных комаров *Anopheles* (Diptera, Culicidae) в местообитаниях Томской области // Генетика. 2009. Т. 45, № 4. С. 478–487. DOI: 10.1134/S102279540904005X
- Перевозкин В. П., Гордеев М. И., Москаев А. В., Ахметова Н. М., Бондарчук С. С. Распространение и инверсионный полиморфизм малярийных комаров Карелии // Генетика. 2012. Т. 48, № 7. С. 806–806.
- Смирнов А. Л., Егоров С. В., Абарыкова О. Л., Петров Ю. Ф. Фауна комаров (Diptera, Culicidae) Восточного Верхневолжья Российской Федерации // Аграрный вестник Урала. Серия «Биология». 2006. № 2 (32). С. 54–56.
- Соболева Е. С., Фёдорова В. С., Бурлак В. А., Шарахова М. В., Артемов Г. Н. Инверсионный полиморфизм природных популяций *Anopheles beklemishevi* Stegnii et Kabanova в Западной Сибири // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: Сборник статей V Международной конференции, 26–28 октября 2020 г., г. Томск, Россия. Томск, 2020. С. 140–144.
- Стегний В. Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1991. 136 с.
- 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.
- Стегний В. Н., Пищелко А. О., Сибатаев А. К., Абылкасымова Г. М. Пространственно-временные изменения частот хромосомных инверсий по ареалу малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. (Culicidae) за 40-летний период мониторинга // Генетика. 2016. Т. 52, № 6. С. 664–664. DOI: 10.7868/S0016675816060138
- Artemov G. N., Fedorova V. S., Karagodin D. A., Brusentsov I. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. New Cytogenetic Photomap and Molecular Diagnostics for the Cryptic Species of the Malaria Mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia // Insects. 2021. № 12(9):835. P. 1–16. DOI: 10.3390/insects12090835
- Artemov G. N., Gordeev M. I., Kokhanenko A. A., Moskaev A. V., Velichevskaya A. I., Stegny V. N., Sharakhov I. V., Sharakhova M. V. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes and inversion polymorphism in *Anopheles beklemishevi* // Parasites and Vectors. 2018. № 11(1):211. P. 1–9. DOI: 10.1186/s13071-018-2657-3
- Brusentsov I. I., Gordeev M. I., Yurchenko A. A., Karagodin D. A., Moskaev A. V., Hodge J. M., Burlak V. A., Artemov G. N., Sibataev A. K., Becker N., Sharakhov I. V., Baricheva E. M., Sharakhova M. V. Patterns of genetic differentiation imply distinct phylogeographic history of the mosquito species

Anopheles messeae and *Anopheles daciae* in Eurasia // Mol Ecology. 2023. Sep 13. DOI: 10.1111/mec.17127

Naumenko A. N., Karagodin D. A., Yurchenko A. A., Moskaev A. V., Martin O. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. Chromosome and Genome Divergence between the Cryptic Eurasian Malaria Vector-Species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* // Genes. 2020. № 11(2):165. P. 1–22. DOI: 10.3390/genes11020165

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 // Bull. Entomol. Res. 2004. № 94. P. 525–535. DOI: 10.1079/ber2004330

Novikov Y. M. On the ecology and range of *Anopheles beklemishevi* (Diptera: Culicidae) with reference to the taxonomy of *An. lewisi* // Journal of Vector Ecology. 2016. T. 41, № 2. P. 204–214. DOI: 10.1111/jvec.12215

Novikov Y., Vaulin O. Expansion of *Anopheles maculipennis* s. s. (Diptera: Culicidae) to northeastern Europe and northwestern Asia: Causes and Consequences // Parasites & vectors. 2014. Vol. 7 (389). P. 1–10. DOI: 10.1186/1756-3305-7-389

Благодарности

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

SPECIES COMPOSITION AND BIOTOPIC DISTRIBUTION OF MOSQUITO LARVAE OF THE GENUS *ANOPHELES* (DIPTERA: CULICIDAE) IN THE UPPER VOLGA LOWLAND

KLIMOV
Kirill Sergeevich

Branch of the Federal Budget Health Care Institution “Center for hygiene and epidemiology in Moscow” in the Troitsk and Novomoskovsk administrative districts of Moscow (26 Bakinskikh Komissarov Street, 11, Moscow, 119571), ksklimov@ya.ru

MOSKAEV
Anton Vyacheslavovich

PhD, State University of Education (24, Vera Voloshina St., Mytishchi, Moscow region, 141014.), antonmoskaev@yandex.ru

GORDEEV
Mikhail Ivanovich

doctor of biological sciences, Ph.D., State University of Education (24, Vera Voloshina St., Mytishchi, Moscow region, 141014.), gordeev_mikhail@mail.ru

Keywords:

blood-sucking
mosquitoes
biotopic distribution
larvae
Upper Volga lowland
Culicidae
Anopheles

Summary: The aim of the work was to study the species composition, relative abundance and biotopic distribution of malaria mosquito larvae in the habitats of the Upper Volga lowland and adjacent elevations. The species were determined by morphological features and the structure of polytene chromosomes. It was found that five species of mosquitoes of the genus *Anopheles* live in the studied territory. They are *An. beklemishevi*, *An. claviger*, *An. daciae*, *An. messeae* s. s., *An. maculipennis* s. s. *An. claviger* mosquitoes were found only in a spring-type water body. The species *An. beklemishevi* and *An. maculipennis* are rare in habitats of the Upper Volga lowland. *An. beklemishevi* larvae prefer shaded water bodies, and their proportion among other malaria mosquito larvae was 0.7-2.6%. *An. maculipennis* mosquitoes were found with increased frequency on ridges surrounding the Upper Volga lowland. *An. messeae* s. l. mosquitoes prevailed in all habitats and were represented by two cryptic species: *An. daciae* and *An. messeae*. The proportion of *An. messeae* larvae everywhere exceeded that of *An. daciae*. It was established that the Upper Volga lowland was a zone of interspecific hybridisation of *An. daciae* and *An. messeae*. Interspecific hybrids were found in most of the studied malaria mosquito breeding sites with a frequency of 0.4-7.8%.

Reviewer: A. V. Halin

Received on: 18 November 2023

Published on: 10 January 2024

References

- Abarykova O.L. Petrov Yu.F. Mosquito fauna (Diptera, Culicidae) Eastern Upper Volga Region of the Russian Federation, Agrarnyy vestnik Urala. Seriya «Biologiya», 2006. No.2 (32). C.54-56.
- Artem'ev M. M. Baranova A. M. Ganushkina L. A. Gornostaeva R. M. Darchenkova N. N. Dremova V. G. Ermishev Yu. V. Markovich N. Ya. Sergiev V. P. Malaria mosquitoes and their control on the territory of the Russian Federation: Methodological guidelines. M.: Federal'nyy centr gossanepidnadzora Minzdrava Rossii, 2000. 56 p.
- Artemov G. N., Fedorova V. S., Karagodin D. A., Brusentsov I. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. New Cytogenetic Photomap and Molecular Diagnostics for the Cryptic Species of the Malaria Mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia, *Insects*, 2021. 12(9):835. P. 1–16. DOI: 10.3390/insects12090835
- Artemov G. N., Gordeev M. I., Kokhanenko A. A., Moskaev A. V., Velichevskaya A. I., Stegnyy V. N., Sharakhov I. V., Sharakhova M.V. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes and inversion polymorphism in *Anopheles beklemishevi*, *Parasites and Vectors*, 2018 V. 11(1):211. P. 1–9. DOI:

10.1186/s13071-018-2657-3

- Beklemishev V. N. Ecology of the malaria mosquito. M.: Medgiz, 1944. 299 p.
- Brusentsov I. I., Gordeev M. I., Yurchenko A. A., Karagodin D. A., Moskaev A. V., Hodge J. M., Burlak V. A., Artemov G. N., Sibataev A. K., Becker N., Sharakhov I. V., Baricheva E. M., Sharakhova M. V. Patterns of genetic differentiation imply distinct phylogeographic history of the mosquito species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* in Eurasia, *Mol Ecology*, 2023. Sep 13. DOI: 10.1111/mec.17127
- Egorov S. V. Species composition and structure of the fauna of blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) in the Upper Volga region and factors determining its dynamics, *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal*. 2011 No. 1 P. 15-17.
- Gucevich A. M. Monchadskiy A. S. Shtakel'berg A. A. SR. Mosquitoes. The family Culicidae. Fauna of the USSR. Diptera insects.. L.: Nauka, 1970. T. 3. Vyp. 4. 384 p.
- Lopatin A. A. Panov V. I. Moskaev A. V. Gordeev M. I. Study of the species and chromosomal composition of populations of malaria mosquitoes of the Ryazan Meschera, *Materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy onlayn-konferencii molodyh uchenyh «Nauka na blago chelovechestva – 2020»* (Moskva, 20–24 aprelya 2020 g.). M.: MGOU, 2020. P. 251–256.
- Naumenko A. N., Karagodin D. A., Yurchenko A. A., Moskaev A. V., Martin O. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. Chromosome and Genome Divergence between the Cryptic Eurasian Malaria Vector-Species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae*, *Genes*, 2020. 11(2): 165. P. 1–22. DOI: 10.3390/genes11020165
- 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. *Bull. Entomol. Res.*, 2004. 94: P. 525–535. DOI: 10.1079/ber2004330
- Novikov Y. M. On the ecology and range of *Anopheles beklemishevi* (Diptera: Culicidae) with reference to the taxonomy of *An. lewisi*, *Journal of Vector Ecology*, 2016. T. 41. No.. 2 P. 204–214. DOI: 10.1111/jvec.12215
- Novikov Y., Vaulin O. Expansion of *Anopheles maculipennis* s. s. (Diptera: Culicidae) to northeastern Europe and northwestern Asia: Causes and Consequences. *Parasites & vectors*, 2014. V.7 (389). P. 1–10. DOI: 10.1186/1756-3305-7-389.
- Overview of weather conditions in the European region for May 8-11, 2021, Rosgidromet. URL: https://www.meteorf.gov.ru/press/news/24534/?sphrase_id=791819 (data obrascheniya: 14.11.2023).
- Perevozkin V. P. Gordeev M. I. Bondarchuk S. S. Chromosomal polymorphism and patterns of formation of the subpopulation organization of malaria mosquitoes *Anopheles* (Diptera, Culicidae) in the habitats of the Tomsk region, *Genetika*, 2009. T. 45. No.. 4. P. 478–487. DOI: 10.1134/S102279540904005X
- Perevozkin V. P. Gordeev M. I. Moskaev A. V. Ahmetova N. M. Bondarchuk S. S. Distribution and inversion polymorphism of malaria mosquitoes of Karelia// *Genetika*, 2012. T. 48. No..7.S 806-806.
- Perevozkin V. P. Adaptive polymorphism of malaria mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* complex, *Nauchno-prakticheskoe rukovodstvo po malyarii (epidemiologiya, sistematika, genetika)*. Tomsk: Izd-vo Tom. un-ta. 2007. P. 105–145.
- Soboleva E. S. Burlak V. A. Sharahova M. V. Artemov G. N. Inversion polymorphism of natural populations of *Anopheles beklemishevi* Stegnii et Kabanova in Western Siberia, *Konceptual'nye i prikladnye aspekty nauchnyh issledovaniy i obrazovaniya v oblasti zoologii bespozvonochnyh: sbornik statey V Mezhdunarodnoy konferencii, 26-28 oktyabrya 2020 g., g. Tomsk, Rossiya*. Tomsk, 2020. P. 140–144.
- Stegniy V. N. Kabanova V. M. Chromosomal analysis of malaria mosquitoes *Anopheles atroparvus* and *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae), *Zoologicheskii zhurnal*, 1978. T. 57. No.. 4. P. 613–619.
- Stegniy V. N. Pischelko A. O. Sibataev A. K. Abylkasymova G. M. Spatiotemporal changes in the frequency of chromosomal inversions over the range of the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Culicidae) over a 40-year monitoring period, *Genetika*, 2016. T. 52. No.. 6. P. 664–664. DOI: 10.7868/S0016675816060138
- Stegniy V. N. Population genetics and evolution of malaria mosquitoes. Tomsk: Izd-vo Tomskogo un-ta, 1991. 136 p.
- The National Atlas of Russia: in 4 volumes. Vol. 1. General characteristics of the territory, Otv. red.: G.V. Pozdnyak, N.N. Polunkina, N.V. Smurova; redkol. V.F. Habarov i dr. M.: Roskartografiya, 2004. 496 p.
- Vagner B. B. Manucharyanc B. O. Geology, relief and minerals of the Moscow region. M.: MGPU, 2003. 81 p.
- Zhivotovskiy L. A. Genetics of natural populations. Yoshkar-Ola: «Vertikal'», 2021. 600 p.
- Zvancov A. B. Ezhov M. N. Artem'ev M. M. Malaria vectors (Diptera, Culicidae, *Anopheles*) The Commonwealth of Independent States (CIS). Kopengagen: VOZ, 2003. 312 p.