

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНВЕРСИОННОГО  
ПОЛИМОРФИЗМА МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА *Anopheles messeae* Fall.  
(Diptera: Culicidae) В ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. А. К. Сибатаев<sup>1</sup>, И. Э. Вассерлауф<sup>1</sup>, К. Е. Усов<sup>1</sup>, С. С. Алексеева<sup>1</sup>,  
Г. М. Абылкасымова<sup>2</sup>, В. Н. Стегний<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия

<sup>2</sup>Институт генетики и физиологии, Алматы, 050060 Казахстан

\*e-mail: stegniy@res.tsu.ru

Поступила в редакцию 25.11.2021 г.

После доработки 11.01.2022 г.

Принята к публикации 03.02.2022 г.

Исследовали хромосомную изменчивость комаров *Anopheles messeae* Fall. в шести населенных пунктах Томской обл. (Западная Сибирь). Определены частоты хромосомных инверсий в локальных выборках *An. messeae*. Установлено преобладание инверсионных вариантов аутосом: 2R<sub>0</sub>, 3R<sub>0</sub>, 3L<sub>0</sub> в гомозиготном состоянии. В исследованных нами выборках по половой хромосоме XL отмечен избыток гетерозигот по инверсии XL<sub>01</sub>. По-видимому, направление отбора в сторону хромосомных вариантов XL<sub>01</sub>, 2R<sub>00</sub>, 3R<sub>00</sub> и 3L<sub>00</sub> в выборках Томской области *An. messeae* можно объяснить климатическими изменениями последних десятилетий, создающих оптимальные условия для роста и развития комаров.

**Ключевые слова:** *Anopheles messeae*, хромосомный полиморфизм, инверсии, малярийные комары, популяционная генетика.

**DOI:** 10.31857/S0016675822060091

Важным механизмом видообразования в отряде Diptera являются хромосомные перестройки, инверсии. Именно поэтому виды отличаются по фиксированным инверсиям [1, 2]. В то же время большинство видов, адаптируясь к определенным климатическим условиям, имеют флуктуирующие инверсии, приводящие к инверсионному полиморфизму хромосом [3–7]. Роль хромосомных инверсий в адаптации и эволюции различных видов двукрылых изучается в течение нескольких десятилетий [8–10]. Многолетний мониторинг сезонной цикличности и клинального распределения частот инверсий по ареалам полиморфных видов двукрылых дают полную картину динамики инверсионного полиморфизма в популяциях определенных групп Diptera в ответ на климатические изменения в природе [10–13]. За последнее время произошли климатические изменения во многих областях земного шара. В связи с этим расширились ареалы многих видов насекомых, особенно эпидемически опасных, среди которых переносчики малярии — комары рода *Anopheles* [14, 15]. Согласно последним оценкам экспертов, потенциальный ареал малярии в XXI в. при потеплении климата расширяется в основном к северу. На территориях, где малярия человека эндемична,

увеличивается длительность сезона передачи. Значительно возрастает число людей, проживающих в зонах с большим риском заражения малярией. В последние 15–20 лет существенно изменилась структура завоза малярии в Россию. Изменения климата, произошедшие в XX в. на территории стран СНГ и Балтии, сказались на ареалах распространения переносчиков и условиях развития возбудителей в организме переносчиков. Северные границы ареалов малярийных комаров имеют тенденцию к продвижению на север, предполагают возможность замещения северных популяций южными. Для отдельных территорий страны влияние потепления климата может сказаться на частоте заболеваний малярией [16–18]. В связи с этим мониторинг популяций малярийных комаров является актуальным в настоящее время. Малярийные комары рода *Anopheles* представляют собой удобные модельные объекты для популяционно-генетического анализа. В клетках некоторых тканей комаров содержатся политенные хромосомы, на которых хорошо идентифицируются фиксированные и флуктуирующие перестройки [4, 10–12].

В Западной Сибири обитает два вида малярийных комаров из комплекса “maculipennis” — *Anoph-*

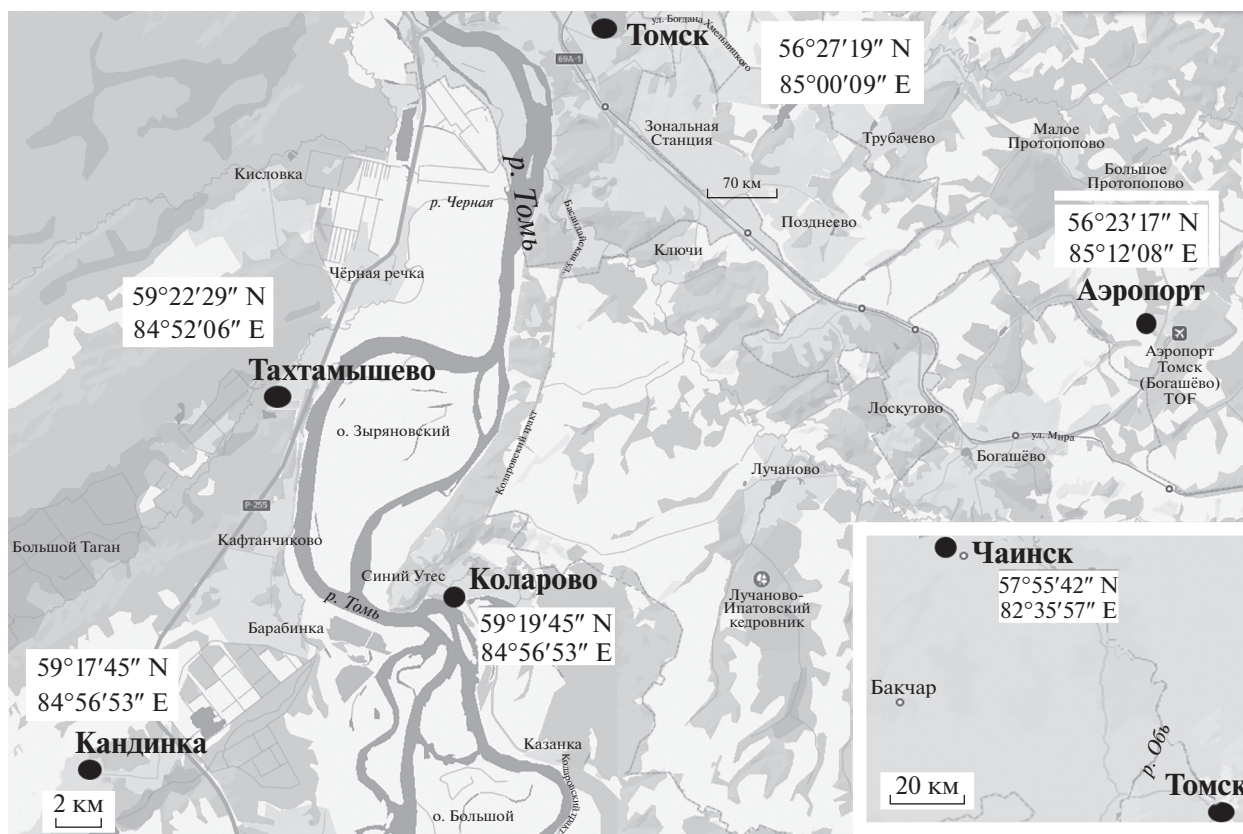


Рис. 1. Места сбора личинок малярийных комаров в Томской обл.

*eles messeae* Fall. и *An. beklemishevi* Stegny and Kabanova, для которых установлен внутривидовой полиморфизм по хромосомным инверсиям [10–13]. *An. messeae* является самым распространенным видом в Голарктическом комплексе видов “*maculipennis*” и населяет всю бореальную область Палеоарктики. Этот вид детально изучается в плане анализа инверсионного полиморфизма на всем протяжении своего огромного ареала в течение 50 лет [4, 5, 10–12, 19]. Выявлены пространственно-временные закономерности распределения инверсионного полиморфизма и его адаптивное значение. Помимо географического анализа генетической структуры *An. messeae* изучена и локальная изменчивость инверсионного полиморфизма в системах смежных или близких популяций [10, 13, 19]. Обнаружение межпопуляционных отличий по инверсионным генотипам *An. messeae* в локальных областях ставит вопрос о механизмах генотипической дифференциации. Продолжение наблюдений за географической динамикой инверсионного полиморфизма малярийного комара *An. messeae* интересно с точки зрения оценки его адаптивного характера в связи с потеплением климата.

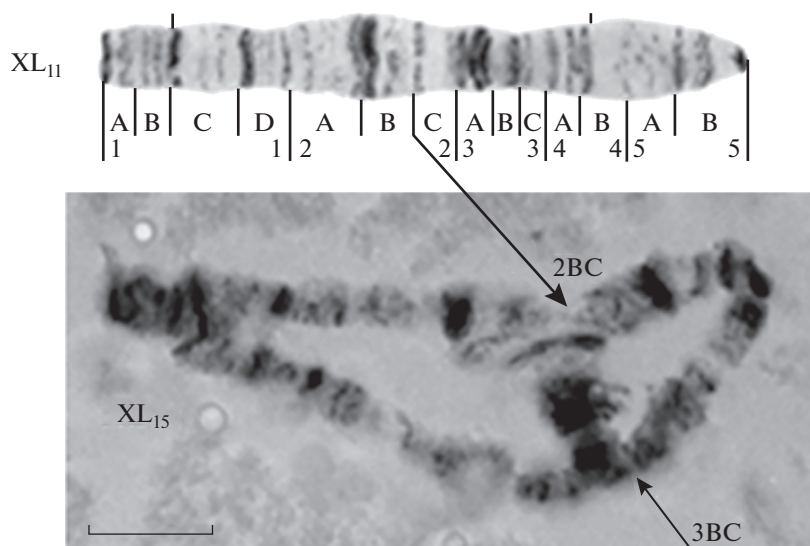
Настоящая работа содержит описание географической изменчивости инверсионного поли-

морфизма малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. в Томской обл. (Западная Сибирь).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2020 г. было собрано 470 личинок малярийных комаров в шести населенных пунктах Томской обл. (Россия): Ботанический сад г. Томск (17.05.2020), п. Коларово (29.05.2020; 21.06.2020; 29.07.2020; 8.08.2020), п. Тахтамышево (15.05.2020), п. Кандинка (21.05.2020; 20.06.2020), п. Аэропорт (12.06.2020), п. Чайнск (26.05.2020; 15.06.2020). Расположение мест выплода малярийных комаров показано на карте (рис. 1). Отлавливали личинок четвертого возраста и фиксировали этанол-уксусной смесью Карнуа в соотношении 3 : 1.

Из личинок выделяли слюнные железы, содержащие политенные хромосомы. Хромосомные препараты готовили стандартным лактоацетоорсеиновым методом [11]. Политенные хромосомы визуализировали с помощью светового микроскопа Zeiss Primo Star и получали микрофотографии политенных хромосом с помощью микроскопа Zeiss Imager A1. Анализ хромосомных инверсий проводили с помощью цитогенетической карты политенных хромосом слюнных желез *An. messeae* [12, 20]. Частоты хромосомных инверсий подсчитывали



**Рис. 2.** Гетерозигота по инверсии  $XL_{15}$  половой хромосомы *An. messeae*. Стрелками отмечен район инверсии 2BC–3BC согласно карте [12].

вали в процентном соотношении с помощью формулы закона Харди–Вайнберга, сравнивали частоты инверсий в выборках методом  $\chi^2$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Со второй половины 80-х до начала 90-х гг. XX в. было отмечено направленное изменение концентрации хромосомных вариантов на всем изученном ареале в пользу тех, которые доминировали на юге и юго-западе ареала *An. messeae* [13, 15, 21]. Известно, что для комаров одним из основных абиотических лимитирующих факторов на всех стадиях развития является температурный режим. Это экспериментально показано в 1981 г. на личиночных популяциях п. Коларово, где была определена адаптивная ценность гетерозигот  $XL_{01}$  и  $3R_{01}$  в результате повышения их частот при экстремально низких и высоких температурах развития личинок. При оптимальных же температурах отбор шел в пользу гомозиготного варианта  $3R_{00}$  [12]. Поэтому направление отбора в сторону хромосом  $XL_{01}$ ,  $2R_{00}$ ,  $3R_{00}$  и  $3L_{00}$  в Коларовской популяции можно объяснить климатическими изменениями последних десятилетий, создающими оптимальные условия для роста и развития комаров.

Проведенный в настоящей работе цитогенетический анализ личинок комаров *An. messeae* выявил инверсионный полиморфизм по половой хромосоме XL и аутосомам (обозначения инверсий согласно карте хромосом *An. messeae*) [4].

Во всех изученных выборках Томской обл. в кариотипах преобладали хромосомные варианты  $2R_0$ ,  $3R_0$ ,  $3L_0$  аутосом в гомозиготном состоянии (табл. 1). В исследованных нами выборках инвер-

сионный полиморфизм проявлялся по половой хромосоме XL. Были выявлены следующие хромосомные варианты:  $XL_{00}$ ,  $XL_{11}$ ,  $XL_{01}$ ,  $XL_{12}$ . Также хотелось бы отметить, что в выборке п. Коларово была обнаружена у одной особи новая инверсия  $XL_{15}$  в гетерозиготном состоянии, захватывающая район 2BC–3BC (рис. 2).

По аутосомам *An. messeae* во всех шести изученных выборках Томской обл. частотно преобладали “юго-западные” варианты  $2R_{00}$ ,  $3R_{00}$ ,  $3L_{00}$ . Можно отметить пониженную гетерозиготность по хромосомам  $3R_{01}$  и  $3L_{01}$  в выборке п. Аэропорт. В большинстве выборок (п. Коларово, п. Тахтамышево, Ботанический сад г. Томск, п. Кандинка, п. Чаинск) наблюдали низкий процент частот гомозигот  $XL_{00}$  за счет доминирования инверсий  $XL_{11}$  или гетерозигот по инверсии  $XL_{01}$ . В выборках Ботанический сад г. Томск и п. Кандинка доминируют хромосомные варианты гомозигот  $XL_{11}$  над гетерозиготами  $XL_{01}$ . В выборке п. Чаинск выявлен довольно низкий процент частот гомозигот  $XL_{00}$ . Гетерозиготность по XL хромосоме высокая в местах сбора п. Аэропорт и особенно в п. Коларово, где  $XL_{01}$  показывает эффект сверхдоминирования. В то же время в выборке п. Кандинка частота хромосомного варианта  $XL_{01}$  значительно меньше ожидаемой за счет увеличения адаптивной ценности гомозигот  $XL_{11}$  (табл. 1).

Оценивая возможную адаптивность инверсионных вариантов по хромосомам XL, 2R, 3R и 3L, следует отметить, что расстояние между всеми выборками (кроме п. Чаинск) составляет около 15–20 км, что предполагает активную миграцию между ними и сходство в частотах инверсионных

**Таблица 1.** Инверсионный полиморфизм в изученных выборках *An. messeae* Томской обл.

Вариант хромосом	Частоты хромосомных вариантов в выборках ( $f \pm s_f$ ), %					
	Коларово	Тахтамышево	Томск	Кандинка	Чаинск	Аэропорт
Самцы (гоносомы)						
XL <sub>0</sub>	22.7 ± 4.8	50.0 ± 17.7	35.7 ± 12.8	21.4 ± 6.3	30.4 ± 9.6	6.9 ± 4.6
XL <sub>1</sub>	77.3 ± 4.8	50.0 ± 17.7	64.3 ± 12.8	78.6 ± 6.3	69.6 ± 9.6	93.1 ± 4.6
<i>n</i>	75	8	14	28	23	29
Самки (гоносомы)						
XL <sub>00</sub>	11.9 ± 2.4 (12)	15.8 ± 8.4 (16)	16.7 ± 8.8 (17)*	18.8 ± 4.7 (19)*	6.7 ± 3.2 (7)	14.8 ± 4.8 (14)
XL <sub>01</sub>	58.9 ± 3.6 (46)	42.1 ± 11.3 (48)	27.7 ± 10.6 (48)*	26.1 ± 5.3 (49)*	45.0 ± 6.4 (38)	51.9 ± 6.8 (48)
XL <sub>11</sub>	27.6 ± 3.3 (42)	42.1 ± 11.3 (36)	55.6 ± 11.7 (35)*	55.1 ± 6.0 (32)*	46.6 ± 6.4 (55)	33.3 ± 6.4 (38)
XL <sub>12</sub>	1.1 ± 0.8	0	0	0	1.7 ± 1.7	0
XL <sub>15</sub>	0.5 ± 0.5	0	0	0	0	0
<i>n</i>	185	19	18	69	60	54
Самцы и самки (аутосомы)						
2R <sub>00</sub>	99.2 ± 0.5 (98)	100.0	100.0	97.9 ± 1.4 (98)	95.2 ± 2.4 (94)	98.8 ± 1.2 (98)
2R <sub>01</sub>	0.8 ± 0.5 (2)	0	0	2.1 ± 1.4 (2)	3.6 ± 2.0 (6)	1.2 ± 1.2 (2)
2R <sub>11</sub>	0 (0.01)	0	0	0 (0.01)	1.2 ± 1.2 (0)	0 (0.01)
3R <sub>00</sub>	75.8 ± 2.7 (74)	74.1 ± 8.4 (74)*	62.5 ± 8.6 (61)*	76.3 ± 4.3 (76)	66.2 ± 5.2 (66)*	80.7 ± 4.3 (81)*
3R <sub>01</sub>	18.1 ± 2.4 (24)	18.5 ± 7.5 (24)*	15.6 ± 6.4 (34)*	19.6 ± 4.0 (23)	20.5 ± 4.4 (31)*	8.4 ± 3.1 (18)*
3R <sub>11</sub>	6.2 ± 1.5 (2)	7.4 ± 5.0 (2)*	21.9 ± 7.3 (5)*	4.1 ± 2.0 (1)	13.3 ± 3.7 (3)*	10.8 ± 3.4 (1)*
3L <sub>00</sub>	95.0 ± 1.4 (94)	92.6 ± 5.0 (92)	78.1 ± 7.3 (77)*	91.8 ± 2.8 (92)*	85.5 ± 3.9 (84)	96.4 ± 2.0 (96)
3L <sub>01</sub>	5.0 ± 1.4 (6)	3.7 ± 3.6 (7)	12.5 ± 5.8 (21)*	6.1 ± 2.4 (7)*	12.1 ± 3.6 (15)	3.6 ± 2.0 (4)
3L <sub>11</sub>	0 (0.09)	3.7 ± 3.6 (1)	9.4 ± 5.2 (2)*	2.1 ± 1.4 (2)*	2.4 ± 1.7 (1)	0 (0.04)
<i>n</i>	260	27	32	97	83	83

Примечание. В скобках приведено теоретическое значение, вычисленное по закону Харди–Вайнберга; \* – указаны достоверные различия между теоретическими и наблюдаемыми частотами, рассчитанные с помощью критерия  $\chi^2$  ( $p < 0.05$ ).

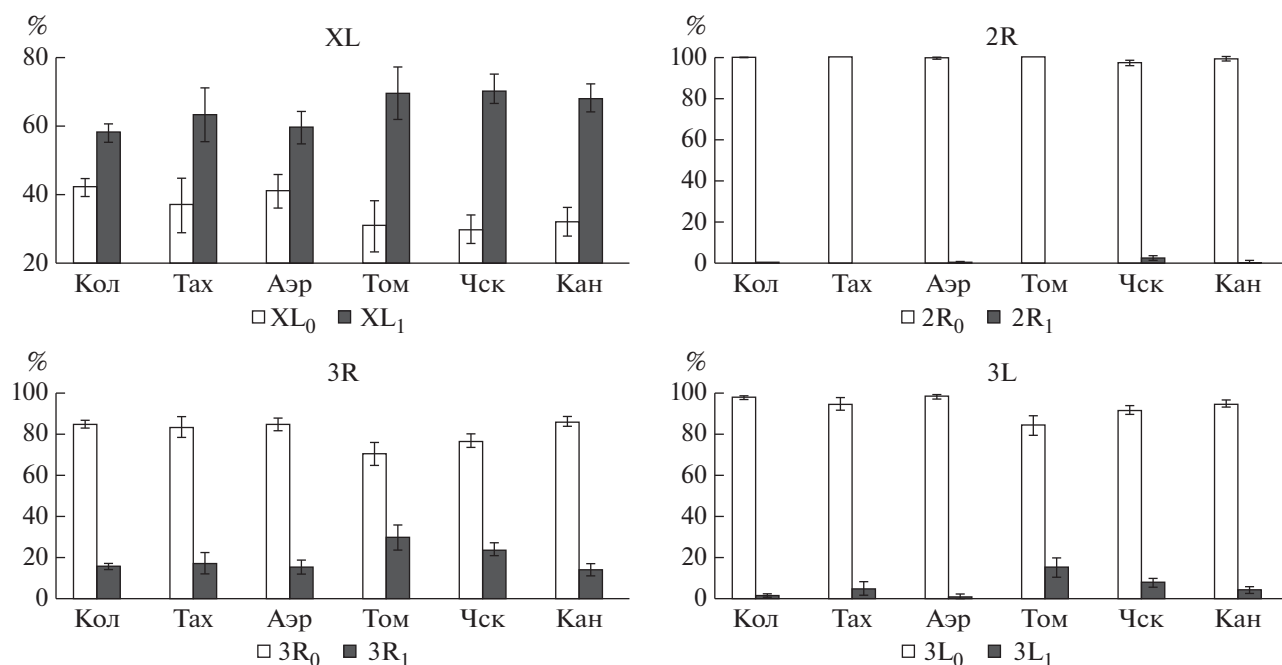
вариантов. Однако мы видим достаточно сильные различия между выборками, особенно по частотам генотипов хромосомы XL. Учитывая эти данные, можно сделать вывод, что миграция не является фактором, нивелирующим генетические различия как смежных, так и любых близких выборок. Различия определяются, очевидно, действием локальных экологических факторов естественного отбора. Проведенные нами ранее эксперименты по температурным режимам развития личинок комаров *An. messeae* подтверждают значение отбора в частотных колебаниях этих инверсионных вариантов [11]. Полное доминирование гомозигот 2R<sub>00</sub> во всех изученных выборках, видимо, обусловлено потеплением климата, что было показано в ранних работах [12].

Существенная изменчивость частот хромосомных генотипов между исследованными выборками в регионе Томской обл. не выявляется на диаграммах частот хромосомных вариантов, но проявляются различия между некоторыми выборками кома-

ров при сравнении отдельно по каждой хромосоме (рис. 3).

Для выявления различий по частотам хромосомных вариантов *An. messeae* был проведен анализ между всеми выборками с использованием критерия  $\chi^2$  для таблиц сопряженности, а также было проведено попарное сравнение между собой исследуемых выборок (табл. 2). В данном методе сравнивалось значение критерия  $\chi^2_{\text{эмп}}$  с критическими значениями  $\chi^2_{\text{кр}}$ . На основании применения критерия  $\chi^2$  Пирсона нулевая гипотеза может быть отвергнута, при условии  $\chi^2_{\text{эмп}} > \chi^2_{\text{кр}}$  [22].

*X-хромосома – XL.* По XL хромосоме выявлены различия распределения частот хромосомных вариантов XL<sub>0</sub> и XL<sub>1</sub> между выборками п. Коларово и п. Кандинка, а также между выборками п. Коларово и п. Чаинск. Наименьшая частота хромосомного варианта XL<sub>0</sub> отмечена в выборках п. Ча-



**Рис. 3.** Частоты хромосомных вариантов в выборках *An. messeae*. Вертикальными линиями указан 95% доверительный интервал. Кол — п. Коларово, Тах — п. Тахтамышево, Аэр — п. Аэропорт, Том — Ботанический сад г. Томск, Чск — п. Чаинск, Кан — п. Кандинка.

инск и п. Кандинка. По этим параметрам данные выборки отличаются от выборки п. Коларово (рис. 3, табл. 2).

**Хромосома 2 — 2R-плечо.** Между выборками п. Коларово и п. Чаинск по хромосоме 2R выявлены различия по распределению частот хромосомных вариантов 2R<sub>0</sub> и 2R<sub>1</sub> (табл. 2, рис. 3). Эти выборки находятся далеко друг от друга, на расстоянии 213 км, а также п. Чаинск находится намного севернее п. Коларово (табл. 2, рис. 3).

**Хромосома 3.** По 3R-хромосоме выявлены достоверные различия по распределению частот хромосомных вариантов 3R<sub>0</sub> и 3R<sub>1</sub> между выборками п. Коларово и п. Чаинск, п. Коларово и п. Кандинка, а также между выборками населенных пунктов п. Тахтамышево и п. Чаинск, п. Тахтамышево и п. Кандинка (табл. 2, рис. 3). По 3L-хромосоме выявлены достоверные различия по распределению частот хромосомных вариантов 3L<sub>0</sub> и 3L<sub>1</sub> между выборками п. Коларово и п. Чаинск, п. Коларово и п. Кандинка, а также между выборками п. Тахтамышево и п. Чаинск, п. Тахтамышево и п. Кандинка (табл. 2, рис. 3).

На примере популяции *An. messeae* п. Коларово изучена сезонная изменчивость инверсионной структуры в течение 2020 г. В данной популяции нами проводился мониторинг динамики инверсионной структуры популяции на протяжении более 40 лет. Для выявления изменения в течение сезона частот хромосомных вариантов *An. messeae*

был проведен внутривидовой анализ, используя критерий  $\chi^2$  для таблиц сопряженности (табл. 3). Расчет критерия  $\chi^2$  для таблиц сопряженности не выявил различий сезонной изменчивости инверсионной структуры популяций

**Таблица 2.** Значения  $\chi^2$  для таблиц сопряженности распределения частот хромосомных вариантов в выборках *An. messeae* Томской обл. ( $\alpha = 0.05$ ,  $df = 1$ )

Места сбора комаров		$\chi^2_{кр}$	$\chi^2_{эмп}$
XL <sub>0</sub> , XL <sub>1</sub>			
Коларово	Кандинка	3.84	4.32
Коларово	Чаинск	3.84	5.73
2R <sub>0</sub> , 2R <sub>1</sub>			
Коларово	Чаинск	3.84	8.6
3R <sub>0</sub> , 3R <sub>1</sub>			
Коларово	Кандинка	3.84	4.32
Коларово	Чаинск	3.84	5.73
Тахтамышево	Чаинск	0.69	3.84
Тахтамышево	Кандинка	0.33	3.84
3L <sub>0</sub> , 3L <sub>1</sub>			
Томск	Кандинка	3.84	25.94
Аэропорт	Томск	3.84	16.53
Аэропорт	Чаинск	3.84	7.50
Коларово	Чаинск	3.84	11.72

**Таблица 3.** Изменение частот хромосомных вариантов в популяции *An. messeae* п. Коларово в течение сезона

Хромосомный вариант	Частоты хромосомных вариантов, %			
	05/2020	06/2020	07/2020	08/2020
Самцы				
XL <sub>0</sub>	30.0 ± 14.5	33.3 ± 12.6	7.1 ± 6.8	20.0 ± 10.3
XL <sub>1</sub>	70.0 ± 14.5	66.7 ± 12.6	92.9 ± 6.8	80.0 ± 10.3
<i>n</i>	10	21	14	15
Самки				
XL <sub>00</sub>	10.3 ± 4.8	12.3 ± 4.7	6.5 ± 5.9	15.1 ± 6.2
XL <sub>01</sub>	56.4 ± 7.9	77.5 ± 5.9	38.7 ± 11.8	48.6 ± 8.7
XL <sub>11</sub>	33.3 ± 7.5	8.2 ± 3.9	54.8 ± 12.0	33.3 ± 8.2
XL <sub>12</sub>	0	0	0	3.0 ± 3.0
XL <sub>14</sub>	0	2.0 ± 2.0	0	0
<i>n</i>	39	49	31	33
Самцы и самки				
2R <sub>00</sub>	100.0	100.0	100.0	97.9 ± 2.0
2R <sub>01</sub>	0	0	0	2.1 ± 2.0
2R <sub>11</sub>		0	0	0
3R <sub>00</sub>	75.5 ± 6.1	74.3 ± 5.2	75.6 ± 6.4	77.1 ± 6.0
3R <sub>01</sub>	18.4 ± 5.5	17.1 ± 4.5	22.2 ± 6.2	16.7 ± 5.4
3R <sub>11</sub>	6.1 ± 3.4	8.6 ± 3.3	2.2 ± 2.2	6.2 ± 3.5
3L <sub>00</sub>	98.0 ± 2.0	100	91.1 ± 4.2	91.7 ± 4.0
3L <sub>01</sub>	2.0 ± 2.0	0	8.9 ± 4.2	8.3 ± 4.0
3L <sub>11</sub>	0	0		0
<i>n</i>	49	70	45	48

Примечание. В скобках приведено ожидаемое значение, вычисленное по закону Харди–Вайнберга; \* – указаны достоверные различия между ожидаемыми и наблюдаемыми частотами, рассчитанные с помощью критерия  $\chi^2$  ( $p < 0.05$ ).

хромосом комаров в течение 2020 г. Выявлено доминирование гетерозиготы хромосомного варианта XL<sub>01</sub> в течение сезона 2020 г. (табл. 3).

Таким образом, наши исследования выявили географическую изменчивость инверсионных генотипов, которая обусловлена действием локального отбора. Также следует отметить, что структура всех изученных выборок по инверсионному варианту аутосом 2R<sub>0</sub>, 3R<sub>0</sub>, 3L<sub>0</sub> стала сходной с европейскими популяциями, но отличается от них по изменению инверсионных частот по половой хромосоме в сторону увеличения гомозигот XL<sub>1</sub> и гетерозигот по инверсии XL<sub>01</sub>.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019), а также при поддержке Программы развития Томского государственного университета (Приоритет-2030).

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Стегний В.Н. Эволюционное значение хромосомных инверсий // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45. № 1. С. 3–15.
2. Баклушинская И.Ю. Хромосомные перестройки, реорганизация генома и видообразование // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 4. С. 376–393. <https://doi.org/10.7868/S0044513416040036>
3. Чубарева Л.А. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек и некоторых других двукрылых насекомых // Цитология. 1974. Т. 6. № 3. С. 267–280.
4. Стегний В.Н., Новиков Ю.М., Плешкова Г.Н., Кабанова В.М. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. Сообщение II.



- Межпопуляционная вариабельность инверсионных частот // Генетика. 1978. Т. 14. № 6. С. 1016–1023.
5. Русакова А.М., Артемов Г.Н., Стегний В.Н. Инверсионный полиморфизм природных популяций малярийного комара (*Anopheles messeae* Fall.) восточной части ареала // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2011. № 2(14). С. 117–121.
  6. Krimbas C., Powell J. *Drosophila* Inversion Polymorphism. Boca Raton: CRC Press, 1992. 576 p.
  7. Hoffmann A.A., Sgro C.M., Weeks A.R. Chromosomal inversion polymorphisms and adaptation // Trends in Ecol. & Evol. 2004. V. 19. P. 482–488.
  8. Dobzhansky Th. Genetics of Evolutionary Process. N.Y., London: Columbia Univ. Press, 1971. 520 p.
  9. Кикнадзе И.И. Роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяций и видов в роде *Chironomus* (Diptera) // Зоолог. журн. 2008. Т. 87. № 6. С. 686–701.
  10. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1991. 136 с.
  11. Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Стегний В.Н. Карриологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье I. Характеристика кариотипа *Anopheles maculipennis messeae* // Цитология. 1972. Т. 14. № 5. С. 613–636.
  12. Стегний В.Н., Кабанова В.М., Новиков Ю.М. Карриотипическое исследование малярийного комара // Цитология. 1976. Т. 18. № 6. С. 760–766.
  13. Артемов Г.Н., Русакова А.М., Стегний В.Н. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae* в природных популяциях // Вестник Томского гос. ун-та. Бюлл. оперативной научной информации. 2004. № 30. С. 3–7.
  14. Tolle M.A. Mosquito-borne Diseases // Current Problems in Pediatric and Adolescent Health Care. 2009. V. 39. I. 4. P. 97–140.  
<https://doi.org/10.1016/j.cppeds.2009.01.001>
  15. Новиков Ю.М. Эффекты глобального потепления: направленная динамика пропорции видов *Anopheles* и цитогенетической структуры таксона *Anopheles messeae* Fall. в Западной Сибири // Пробл. эвол. цитогенетики, селекции и интродукции. Матер. научных чтений, посвященных 100-летию профессора В.П. Чехова. 2–5 декабря 1997 г. Томск: 1997. С. 73–86.
  16. Всемирная Организация Здравоохранения. Европейское региональное бюро г. Копенгаген. Региональная стратегия: от борьбы к элиминации малярии в Европейском регионе. ВОЗ 2006–2015 гг. Копенгаген: ВОЗ, 2006. 44 с.
  17. Ревич Б.А. Изменение здоровья населения России в условиях меняющегося климата // Демография. 2008. С. 140–150.
  18. Юрченко Ю.А., Белевич О.Э. Малярия и малярийные комары (*Anopheles*, Culicidae) Новосибирской области // Сибирский экол. журн. 2010. Т. 17. № 5. С. 733–737.
  19. Стегний В.Н., Пищелко А.О., Сибатаев А.К., Абылкасымова Г. 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. 664–671.
  20. Стегний В.Н. Генетические механизмы адаптации и видообразования двукрылых насекомых (на примере малярийных комаров): Дис. ... докт. биол. наук. Томск: Томский гос. ун-т, 1983. 323 с.
  21. Гордеев М.И., Сибатаев А.К. Цитогенетическое и фенотипическое изменение в центральных и периферических популяциях малярийных комаров *Anopheles messeae* Fall. (Diptera, Culicidae) // Генетика. 1996. Т. 32. № 9. С. 1199–1205.
  22. Бондарчук С.С., Бондарчук И.С. Статобработка экспериментальных данных в MS Excel. Томск: Изд-во Томского гос. пед. ун-та, 2018. 433 с.

## Geographic Variability of Inversion Polymorphism of the Malaria Mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Diptera: Culicidae) in the Tomsk Region

A. K. Sibataev<sup>a</sup>, I. E. Wasserlauf<sup>a</sup>, K. E. Usov<sup>a</sup>, S. S. Alekseeva<sup>a</sup>,  
G. M. Abylkassymova<sup>b</sup>, and V. N. Stegny<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup>Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia

<sup>b</sup>Institute of Genetics and Physiology, Almaty, 050060 Kazakhstan

\*e-mail: stegny@res.tsu.ru

The chromosomal variability of *Anopheles messeae* Fall. mosquitoes were studied in six settlements of the Tomsk region (Western Siberia). The frequencies of chromosomal inversions in local samples of *An. messeae* were determined. The prevalence of inversion variants of autosomes was established: 2R<sub>0</sub>, 3R<sub>0</sub>, 3L<sub>0</sub> in a homozygous state. An excess of heterozygotes for XL<sub>01</sub> was noted in studied samples on the sex chromosomes XL. Apparently, selection towards chromosomal variants XL<sub>01</sub>, 2R<sub>00</sub>, 3R<sub>00</sub>, and 3L<sub>00</sub> in Tomsk region *An. messeae* can be explained by climatic changes in recent decades, creating optimal conditions for the growth and development of mosquitoes.

**Keywords:** *Anopheles messeae*, chromosomal polymorphism, inversions, malaria mosquitoes, population genetics.