

DOI 10.54596/2958-0048-2026-3-122-135

УДК 575.17: 595.77

МРНТИ 34.33.19

**ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ *ANOPHELES MESSEAE*
В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. АСТАНЫ****Сибатаев А.К.^{1*,2,3}, Вассерлауф И.Э.³, Сибатаева А.М.², Мейрамхан Л.¹,
Абылкасымова Г.М.⁴**^{1*} *Казахский агротехнический исследовательский университет им. С. Сейфуллина,
Астана, Казахстан*² *Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Астана, Казахстан*³ *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*⁴ *Институт генетики и физиологии, Алматы, Казахстан***Автор для корреспонденции: a.sibataev@kazatu.edu***Аннотация**

Проведено цитогенетическое исследование природных популяций малярийного комара *Anopheles messeae* Fall., 1926 (Diptera: Culicidae) в двух локальных биотопах окрестностей г. Астаны (пос. Куйгенжар и пос. Интернациональный, Акмолинская область). Из слюнных желёз личинок IV стадии приготовлены препараты политенных хромосом по лактоацетоорсеиновой методике; проанализировано 111 кариотипов. Установлен выраженный инверсионный полиморфизм по хромосомам XL, 3R и 3L при практической мономорфности аутосом 2R. Доминирующий генотип половой хромосомы – XL₁₁; наибольшая изменчивость выявлена по 3L (гетерозиготы 3L₀₁: 47,4% и 66,6%). Межпопуляционные различия статистически значимы по 3R ($\chi^2=4,37$; $p<0,05$) и 3L ($\chi^2=6,21$; $p<0,05$); в популяции Интернациональный обнаружено отклонение от равновесия Харди–Вайнберга ($\chi^2=6,87$; $p<0,05$). Результаты подтверждают адаптивный характер хромосомного полиморфизма и свидетельствуют о биотопической дифференциации популяций в урбанизированном ландшафте.

Ключевые слова: *Anopheles messeae*, инверсионный полиморфизм, политенные хромосомы, цитогенетика, популяционная генетика, Астана.

**ХРОМОСОМАЛЫҚ ӨЗГЕРГІШТІК АСТАНА ҚАЛАСЫНЫҢ
МАҢАЙЫНДАҒЫ *ANOPHELES MESSEAE* ПОПУЛЯЦИЯЛАРЫНДА****Сибатаев А.К.^{1*,2,3}, Вассерлауф И.Э.³, Сибатаева А.М.², Мейрамхан Л.¹,
Абылкасымова Г.М.⁴**^{1*} *С. Сейфуллин атындағы Қазақ агротехникалық зерттеу университеті,
Астана, Қазақстан*² *Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Астана, Қазақстан*³ *Томск мемлекеттік ұлттық зерттеу университеті, Томск, Ресей*⁴ *Генетика және физиология институты, Алматы, Қазақстан***Хат-хабар үшін автор: a.sibataev@kazatu.edu***Аңдатпа**

Астана қаласының маңындағы екі биотопта (Куйгенжар және Интернациональный, Акмола облысы) *Anopheles messeae* Fall., 1926 табиғи популяцияларына цитогенетикалық зерттеу жүргізілді. Лактоацетоорсеин әдісімен 111 кариотип талданды. XL, 3R және 3L хромосомаларында айқын инверсиялық полиморфизм, 2R аутосомында мономорфтылық анықталды. XL₁₁ генотипі басым; 3L₀₁ гетерозиготалары – 47,4% және 66,6%. Популяциялар арасындағы айырмашылықтар 3R ($\chi^2=4,37$) және 3L

($\chi^2=6,21$) бойынша маңызды ($p<0,05$); Интернационалистер популяциясында Харди–Вайнберг тепе-теңдігінен ауытқу анықталды ($\chi^2=6,87$; $p<0,05$).

Кілт сөздер: *Anopheles messeae*, инверсиялық полиморфизм, политенді хромосомалар, цитогенетика, популяциялық генетика, Астана.

CHROMOSOMAL VARIABILITY IN POPULATIONS OF *ANOPHELES MESSEAE* IN THE VICINITY OF ASTANA

A.K. Sibataev^{1*, 2, 3}, I.E. Wasserlauf³, A.M. Sibataeva², L. Meiramkhan¹,
G.M. Abylkassymova⁴

^{1*}*S. Seifullin Kazakh Agrotechnical Research University, Astana, Kazakhstan*

²*Eurasian National University, Astana, Kazakhstan*

³*Tomsk State University, Tomsk, Russia*

⁴*Institute of Genetics and Physiology, Almaty, Kazakhstan*

**The author for correspondence: a.sibataev@kazatu.edu*

Abstract

A cytogenetic study of *Anopheles messeae* Fall., 1926 natural populations was conducted in two biotopes of the Astana vicinity (Kuigenjar and International, Akmola Region). Polytene chromosomes were prepared from salivary glands of fourth-instar larvae using the lacto-aceto-orcin squash technique; 111 karyotypes were analysed. Pronounced inversion polymorphism was observed in chromosome arms XL, 3R, and 3L, whereas chromosome arm 2R was nearly monomorphic. The dominant sex-chromosome genotype was XL₁₁; chromosome 3L showed the highest variability (3L₀₁ heterozygotes: 47.4% and 66.6%). Interpopulation differences were significant for 3R ($\chi^2=4.37$; $p<0.05$) and 3L ($\chi^2=6.21$; $p<0.05$); the International population deviated from Hardy–Weinberg equilibrium ($\chi^2=6.87$; $p<0.05$). The data confirm the adaptive nature of chromosomal polymorphism and local biotope differentiation within an urbanised landscape.

Keywords: *Anopheles messeae*, inversion polymorphism, polytene chromosomes, cytogenetics, population genetics, Astana.

Введение

Малярийные комары комплекса *Anopheles maculipennis* Meigen (Diptera: Culicidae) являются классическим объектом популяционно-цитогенетических исследований [1]. Наличие в клетках слюнных желёз личинок гигантских политенных хромосом позволяет точно идентифицировать виды-двойники и регистрировать хромосомные инверсии непосредственно в природных выборках.

Комплекс *Maculipennis* включает 22 вида малярийных комаров Палеарктики и Неарктики. Из евразийских представителей комплекса *Anopheles messeae* Fall., 1926 отличается наибольшим ареалом – почти вся бореальная область Палеарктики – и максимальным уровнем парацентрического инверсионного полиморфизма, имеющего доказанное адаптивное значение [1]. Помимо теоретического интереса, изучение данного вида актуально с практической точки зрения: *An. messeae* является потенциальным переносчиком *Plasmodium vivax* в Казахстане, в том числе в Акмолинской области, отнесённой к регионам со средней степенью риска восстановления малярии [2].

В популяциях малярийного комара *An. messeae* выявлен хромосомный полиморфизм и обнаружены 9 типов флуктуирующих парацентрических инверсий, локализованных во всех трех хромосомах, пять инверсий из которых широко распространены по ареалу в гомо- и гетерозиготном состояниях [1, 3, 4, 5]. При этом

показано, что инверсии образуют неслучайные адаптивные ассоциации – два блока хромосомных вариантов взаимодействуют стабильно на протяжении нескольких лет наблюдений [5]. Инверсии XL_1 , $3R_1$, $3L_1$ нарастают в долготном направлении (с запада на восток), инверсия $2R_1$ – в широтном (с юга на север). Эволюционно исходными считаются «юго-западные» варианты (XL_0 , $2R_0$, $3R_0$, $3L_0$), возникшие в районе Южной Европы; альтернативные инверсионные варианты формировались по мере освоения видом континентальной Евразии [1]. Сорокалетний мониторинг (1974-2014 гг.) зафиксировал направленное смещение инверсионного состава в сторону «юго-западных» вариантов на фоне потепления климата – особенно отчётливо в томской популяции (XL_0 : 5% → 55%; $2R_0$: 45% → 97%), а также в Алматы, где в 2014 г. у самцов $f(XL_0) = 64\%$ при полном отсутствии $2R_1$ [6, 7].

В восточной части ареала показано полное доминирование XL_{11} и последовательное замещение $3R_{00}$ на $3R_{11}$ в долготном направлении [8]. Для Центральной Сибири с запада на восток выявлено снижение разнообразия вариантов половой хромосомы при одновременном нарастании полиморфизма по обоим плечам хромосомы 3 [9]. Популяции Юго-Западной Сибирской равнины демонстрируют выраженную ландшафтную приуроченность хромосомного состава: в лесостепной зоне преобладают «южные» инверсии, тогда как в степных казахстанских выборках резко повышены частоты $3R_{11}$ (до 92,9%) и $3L_{11}$ (до 67,9%) [10].

В популяциях комаров *An. messeae*, обитающих на юге Русской равнины, выделили три кариотипические зоны: центральная, характеризующая наибольшим уровнем полиморфизма по всем хромосомам; юго-западная и юго-восточная зоны, отличающиеся высокой частотой XL_0 и отсутствием $2R_1$ [11]. Для долготной трансекты Астраханской области показана устойчивость гетерозиготности при закономерном нарастании частот XL_1 , $3R_1$, $3L_1$ с юга на север [12]. В Центральной Европе полиморфизм *An. messeae* ограничен хромосомами XL и $3R$, хромосома $2R$ практически мономорфна, авторы считают, что это связано с преимущественным влиянием локальных факторов отбора на состав половой хромосомы [13]. Межбиотопные различия по XL , $2R$ и $3R$ ($p < 0,001$) подтверждены для городских популяций центра России [10].

Регион г. Астаны представляет самостоятельный интерес для популяционно-цитогенетических исследований. Резко континентальный климат (годовая амплитуда температур до 80°C, короткий период открытых водоёмов) создаёт экстремальные условия для личиночного развития, диапаузы имаго и может обуславливать специфическую направленность отбора по хромосомным инверсиям. Активная урбанизация столичной агломерации трансформирует гидрологический режим и термический фон водоёмов-биотопов, что, по имеющимся данным, смещает кариотипический состав городских популяций комаров относительно природных [10, 12]. Разнородность биотопов – пойменные водоёмы естественного стока и ирригационные пруды с искусственно стабилизированным уровнем воды – предоставляет возможность оценить роль микросредовых факторов в формировании локальной кариотипической дифференциации в пределах единого ландшафта.

Несмотря на обширную базу данных по цитогенетике *An. messeae* в России и Европе, популяции Казахстана изучены недостаточно. Имеются разрозненные данные по г. Алматы [1, 14, 15] и Северному Казахстану [9], тогда как столичный регион ранее целенаправленно не исследовался.

Цель настоящей работы – провести первый цитогенетический анализ хромосомного полиморфизма *An. messeae* в двух биотопах окрестностей г. Астаны и

сравнить полученные данные с региональными и типичными для всего ареала закономерностями.

Материалы и методы исследования

Район исследования

Исследование проводилось в двух биотопах окрестностей г. Астаны (Акмолинская область). Точка 1 – пос. Куйгенжар (юго-западная периферия агломерации): пойменные водоёмы р. Ишим с тростниково-рогозовой растительностью. Точка 2 – пос. Интернациональный (восточная периферия): ирригационные пруды и каналы с богатым макрофитным покровом. Биотопы различаются по гидрологическому режиму и степени антропогенной трансформации берегов (Рис. 1). Расстояние между двумя популяциями около 8,7 км.

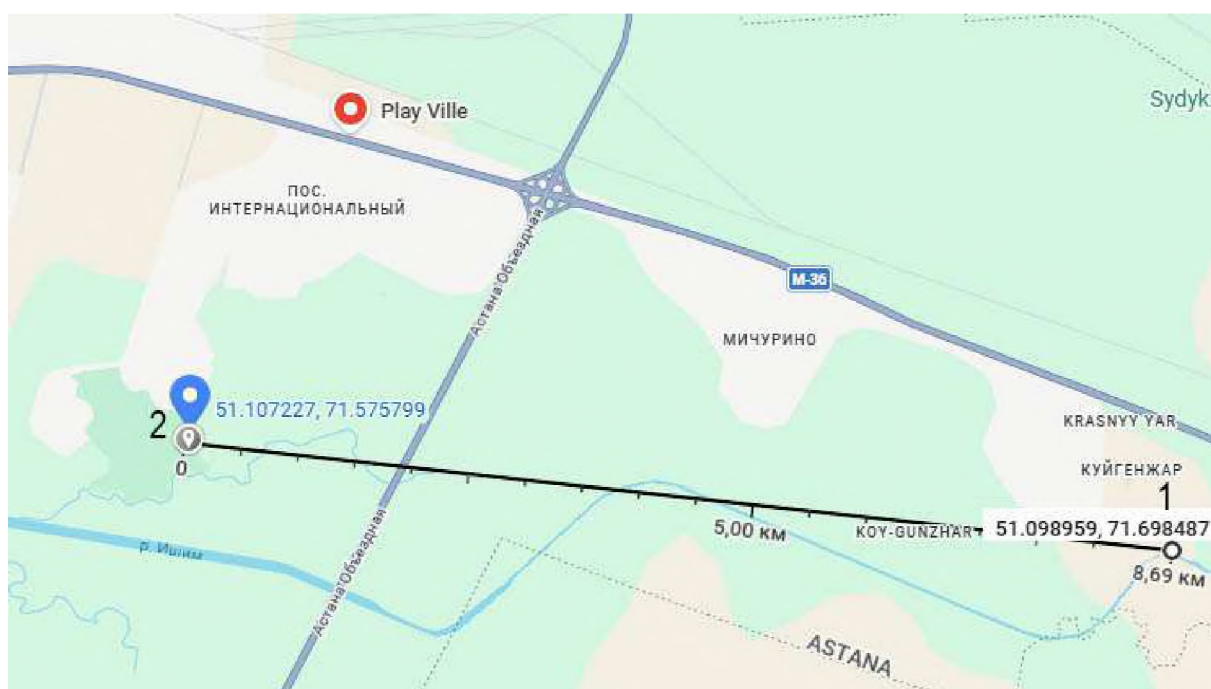


Рисунок 1. Район исследования и точки сбора личинок *Anopheles messeae* в окрестностях г. Астаны. Картографическая основа составлена авторами на основе данных сервиса Google Maps (<https://www.google.com/maps/>).

1 – пос. Куйгенжар (пойма реки); 2 – пос. Интернациональный (пойма реки)

Сбор материала и цитогенетический анализ

Личинок IV стадии малярийных комаров собирали поверхностным выловом стандартным гидробиологическим сачком (Ø 25 см) в летний период (12-13 июля 2023 г.) Предварительную видовую идентификацию проводили по морфологическим признакам [16, 17] с использованием стереомикроскопов Olympus SZX9 (Япония), Stemi 2000-C («Carl Zeiss», Германия); окончательную – цитогенетически по рисунку дисков политенных хромосом [18].

Препараты готовили из слюнных желёз личинок IV стадии. Личинок фиксировали в фиксаторе Карнуа (смесь этанола и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3:1). Слюнные железы окрашивали лактоацетоорсеином (200 мг орсеина, 5 мл ледяной уксусной кислоты и 5 мл 80% молочной кислоты). Затем слюнные железы отмывали

45%-ной уксусной кислотой для удаления избытка красителя и раздавливали под покровным стеклом, слегка постукивая по нему обратной стороной препаровальной иглы для равномерного распределения хромосомного материала. С помощью светового микроскопа AxioImager Z1 («Carl Zeiss», Германия) анализировали политенные хромосомы слюнных желез и регистрировали гомо- и гетерозиготы по парацентрическим инверсиям [1]. Всего проанализировано 111 особей: п.Куйгенжар – 57 (19 ♂/38 ♀), п. Интернациональный – 54 (15 ♂/39 ♀).

Статистический анализ

Частоту генотипа рассчитывали как $f = n/N \times 100\%$; стандартную ошибку доли – по формуле $sf = \sqrt{(f(1-f)/N)}$ [15]. Межпопуляционные различия оценивали критерием χ^2 ($df = 2$); при малых ожидаемых частотах (менее 5) применяли поправку Йейтса. Соответствие равновесию Харди–Вайнберга (РХВ) проверяли точным тестом χ^2 при уровне значимости $\alpha = 0,05$. Индекс кариотипического разнообразия рассчитывали по формуле [7, 12]: $I = (100\% - m) / [(N - 1) \times m]$, где m – максимальная частота кариотипа (%), N – число выявленных классов. Индекс гетерозиготности G – среднее число гетерозиготных инверсии на кариотип; $SE(G) = \sqrt{[\sum(f_i(1-f_i)/n)]}$. $G(\♂)$ рассчитывался по двум аутосомным инверсионным системам 3R и 3L; $G(\♀)$ – по трём инверсионным системам XL, 3R и 3L. У самцов хромосома XL находится в гаплоидном состоянии и не учитывалась при расчёте $G(\♂)$.

Расчёт кариотипического разнообразия. Кариотипический класс определяли по сочетанию генотипов инверсий на хромосомных плечах XL (только у самок, поскольку у самцов XL находится в гаплоидном состоянии), 3R и 3L. Ожидаемую частоту каждого класса рассчитывали как произведение наблюдаемых частот соответствующих генотипов при допущении независимого распределения инверсий.

Статистическую обработку данных выполняли в программной среде R версии 4.3 с использованием пакетов stats и DescTools.

Результаты исследования

Видовой состав и общая характеристика кариотипа

Во всех исследованных биотопах идентифицирован единственный вид – *Anopheles messeae* Fall., 1926 ($2n = 6$). Присутствие других видов малярийных комаров в выборках не было выявлено. Суммарные данные по частотам инверсионных генотипов представлены в таблице 1.

Таблица 1. Частоты инверсионных генотипов в популяциях *An.messeae* окрестностей г. Астаны, ($f \pm sf$, %)

Вариант инверсии	Куйгенжар (n=57)	Интернациональный (n=54)	Примечание
Самцы (гомосомы)	n=19	n=15	
XL ₀	5,3±5,1	20,0±10,3	
XL ₁	94,7±5,1	80,0±10,3	
Самки (гомосомы)	n=38	n=39	
XL ₀₀	2,6±2,6	15,4±5,8	
XL ₀₁	39,5±7,9	20,5±6,4	$\chi^2=3,12$; $p<0,05^*$

Вариант инверсии	Куйгенжар (n=57)	Интернациональный (n=54)	Примечание
Самцы (гоносомы)	n=19	n=15	
XL ₁₁	55,3±8,0	58,9±7,9	
XL ₁₂	2,6±2,6	2,6±2,6	
XL ₂₂	0	2,6±2,6	
Хромосома 2R (оба пола)			
2R ₀₀	100,0	98,2±1,8	
2R ₀₁	0	1,8±1,8	
2R ₁₁	0	0	
Хромосома 3R (оба пола)			
3R ₀₀	43,8±6,8	35,2±6,5	
3R ₀₁	38,6±6,5	31,5±6,3	
3R ₁₁	17,6±5,0	33,3±6,4	$\chi^2=4,37$; $p<0,05^*$
Хромосома 3L (оба пола)			
3L ₀₀	29,8±6,0	11,1±4,4	$\chi^2=6,21$; $p<0,05^*$
3L ₀₁	47,4±6,6	66,6±6,4	
3L ₁₁	22,8±7,1	22,3±7,0	
Отклонение от РХВ (χ^2)	нет ($p>0,05$)	6,87 ($p<0,05$)*	Только в Интер- национальном
<i>Примечание: f – частота генотипа; sf – стандартная ошибка доли; РХВ – равновесие Харди-Вайнберга; * $p<0,05$ по критерию χ^2.</i>			

Хромосома XL. У самцов в обеих выборках доминирует вариант XL₁: 94,7±5,1% в Куйгенжаре и 80,0±10,3% в Интернациональном (рис. 2). У самок преобладает генотип XL₁₁ (55,3% и 58,9% соответственно), что характерно для популяций восточной и центральной части ареала [1, 8, 16] (рис. 2). Выявлено значимое снижение доли гетерозигот XL₀₁ в Интернациональном по сравнению с Куйгенжаром (20,5±6,4% против 39,5±7,9%; $\chi^2=3,12$; $p<0,05$). В обеих выборках зафиксирован редкий аллель XL₂ (2,6% у самок), описанный ранее для сибирских популяций [1, 3, 9, 14].

Хромосома 2R. Хромосома 2R практически мономорфна: $f(2R_{00}) = 100\%$ в Куйгенжаре и 98,2±1,8% в Интернациональном; гомозиготы 2R₁₁ не обнаружены (рис. 2). Консервативность по 2R-плечу закономерна для южных широт ареала: инверсия 2R₁ характеризует «северный» кариотипический тип и достигает высоких значений лишь в таёжных и субарктических популяциях [1, 14]. Полученные данные сопоставимы с опубликованными для степного региона пос. Аксу Павлодарской обл. [10] и Центральной Европы [13].

Хромосома 3R. По хромосоме 3R выявлен умеренный полиморфизм (рис. 2). Частота генотипа 3R₁₁ значимо выше в Интернациональном (33,3±6,4%), чем в Куйгенжаре (17,6±5,0%; $\chi^2=4,37$; $p<0,05$). Астанинские популяции занимают

промежуточное положение между лесостепными и степными казахстанскими популяциями (пос. Аксу: 92,9% [10]), что соответствует переходному ландшафту региона.

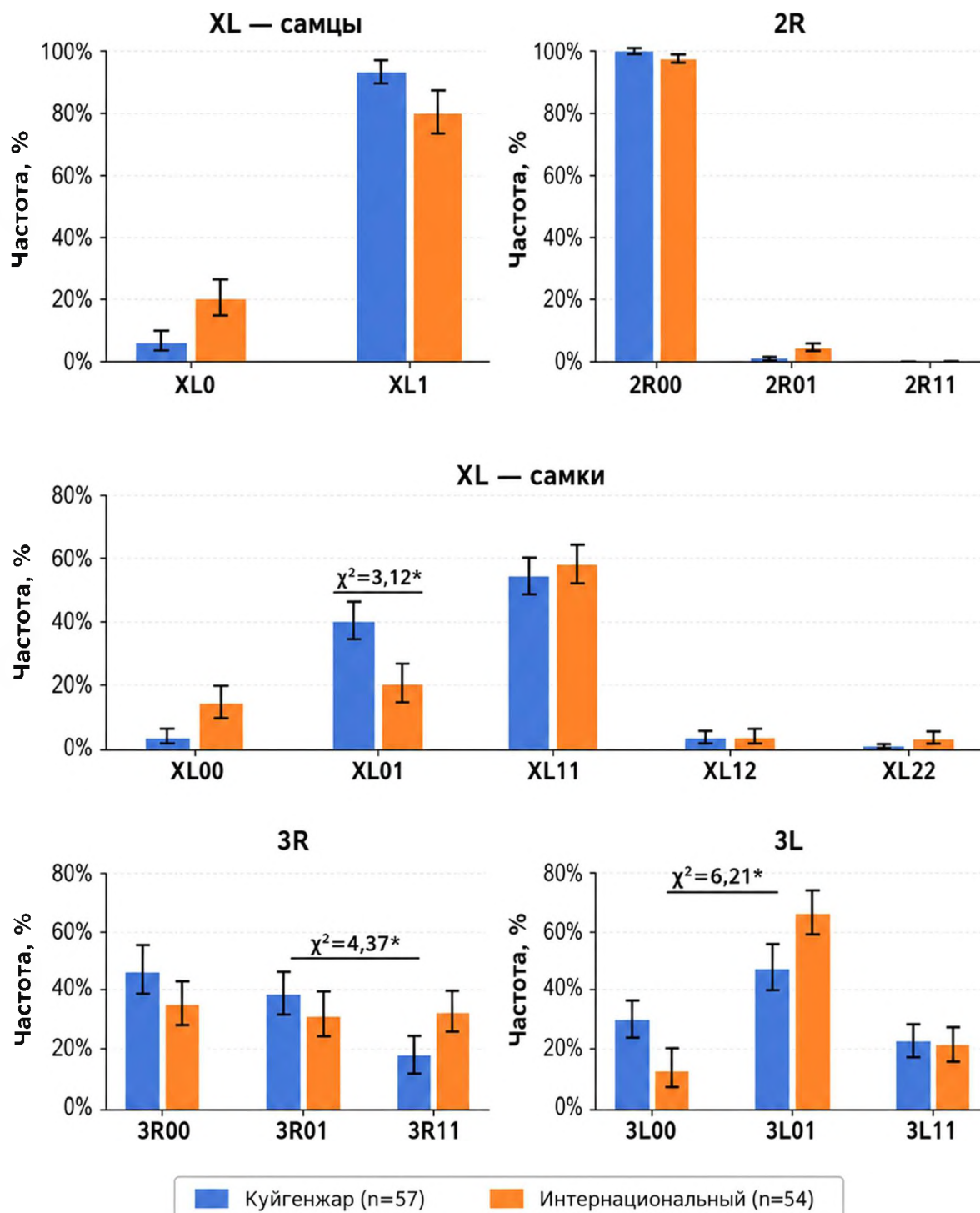
Хромосома 3L. Хромосома 3L – наиболее изменчивая из аутосом (рис. 2). Гетерозиготы 3L₀₁ в «Интернациональном» (66,6%) встречаются заметно чаще, чем в Куйгенжаре (47,4%), что и создаёт значимое межпопуляционное различие. Частота гомозигот 3L₀₀ значимо ниже в Интернациональном (11,1±4,4% против 29,8±6,0%; $\chi^2=6,21$; $p<0,05$). Доля 3L₁₁ сопоставима (~22%) в обеих выборках (табл.1).

Кариотипическое разнообразие. Кариотипические классы, определяемые как трёхинверсионные сочетания XL × 3R × 3L, в обеих популяциях характеризуются высоким разнообразием (рис. 3). Число теоретически возможных классов в астанинских популяциях: 45 у самок (XL₀₀, XL₀₁, XL₁₁, XL₁₂, XL₂₂ × 3 генотипа 3R × 3 генотипа 3L) и 9 у самцов (3R × 3L). В Куйгенжаре доминирует класс XL₀₁+3R₀₁+3L₀₁ (~11,4%), в Интернациональном – XL₁₁+3R₁₁+3L₀₁ (~13,0%). Хромосома 2R практически мономорфна в выборках, поэтому не учитывается. Индекс кариотипического разнообразия I составил 0,08 и 0,07 соответственно, что сопоставимо со значениями I = 0,08–0,12 для центральносибирских популяций [7].

Сравнительный статистический анализ. Суммарный межпопуляционный критерий $\chi^2=8,12$ ($p<0,05$) подтверждает достоверность различий между выборками. В Куйгенжаре распределение генотипов соответствует равновесию Харди–Вайнберга ($p>0,05$). В популяции Интернациональном зафиксировано значимое отклонение ($\chi^2=6,87$; $p<0,05$) с избытком гетерозигот 3L₀₁, что может свидетельствовать о балансирующем отборе в пользу гетерозигот 3L₀₁, эффекте Валунда при смешении личиночных субгрупп или субпопуляционной структуре ирригационного биотопа.

Проведенный нами анализ распределения инверсионных форм в популяции «Интернациональный» обнаружил статистически значимое несоответствие наблюдаемых частот теоретически ожидаемым. Избыточная доля гетерозигот по инверсии 3L₀₁ ($\chi^2=6,87$; $p<0,05$) допускает несколько объяснений: поддержание полиморфизма стабилизирующим отбором, структурированность выборки вследствие объединения личинок из экологически дифференцированных микробиотопов (эффект Валунда), либо особенности пространственной организации субпопуляций в условиях ирригационного ландшафта.

Сравнение выборок Куйгенжар и Интернациональный по индексу G выявило устойчивое превышение показателей у самок относительно самцов в обоих пунктах сбора (табл. 2; рис. 4). Полученные величины укладываются в диапазон значений, зарегистрированных ранее для популяций *An. messeae* из центральных районов ареала вида [9, 19]. Межпопуляционные различия по G статистически незначимы ($p>0,05$), что вероятно отражает сопоставимый суммарный уровень гетерозиготности при различной хромосомной локализации полиморфизма; однако природа этого сходства – балансирующий отбор, демографические процессы или их сочетание – требует дополнительной проверки.



* — статистически значимые различия между популяциями (χ^2 -тест, $p < 0,05$).

Рисунок 2. Частоты инверсионных вариантов XL самок и самцов, 2R, 3R и 3L *An. messeae* в двух популяциях окрестностей г. Астаны ($f \pm sf$, %).

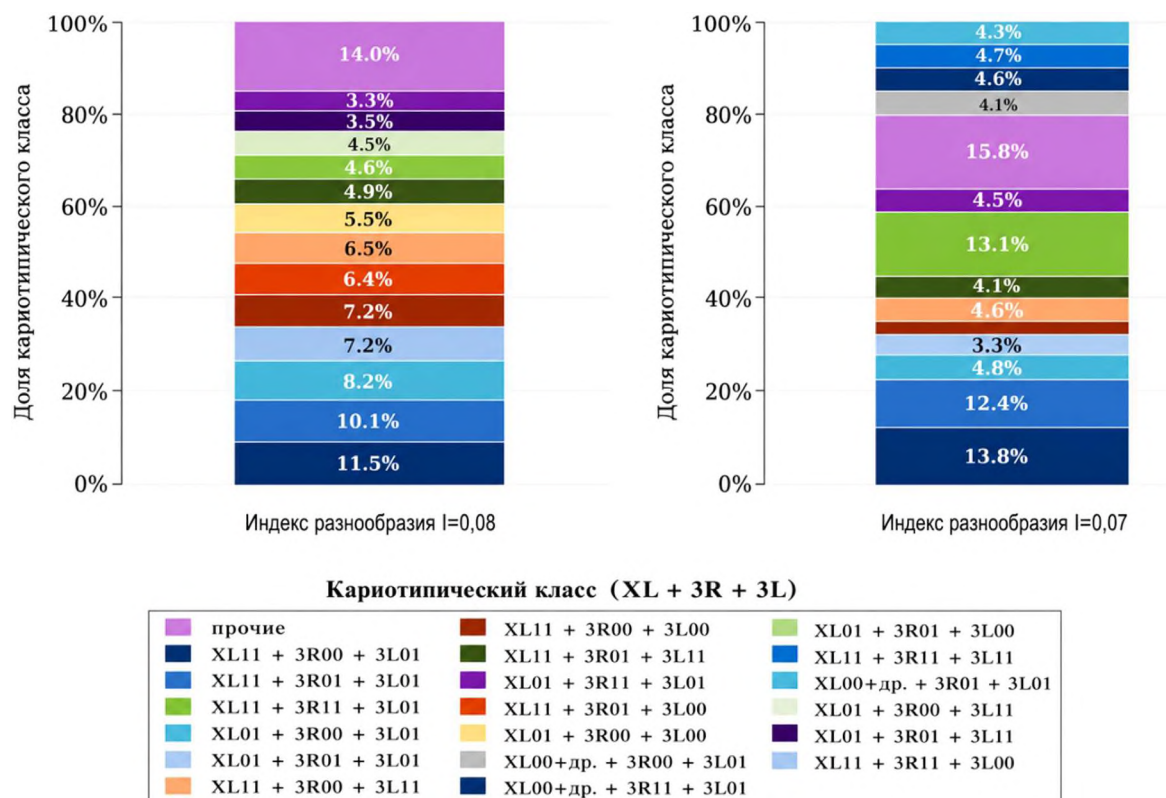


Рисунок 3. Кариотипическое разнообразие популяций *An. messeae* в окрестностях г. Астаны. Слева – Куйгенжар, справа – «Интернациональный». Диаграммы с накоплением – частоты кариотипических классов XL × 3R × 3L. Внутри сегментов – доля класса (если ≥3%). Под столбцами – индекс разнообразия I.

Таблица 2. Значения индекса гетерозиготности G для исследованных популяций

Популяция	G (♂)	G (♀)	Сочетания хромосомных инверсий	n
Куйгенжар	0,86±0,09	1,26±0,11	♂: 3R+3L; ♀: XL+3R+3L	57/38
Интернациональный	0,98±0,09	1,19±0,11	♂: 3R+3L; ♀: XL+3R+3L	54/39

Примечание: G – среднее число гетерозиготных инверсий на кариотип; SE – стандартная ошибка; ♂: 2 инверсионные системы (3R + 3L); ♀: 3 инверсионные системы (XL+3R+3L).

Обсуждение

Полученные результаты вписываются в схему клинального распределения инверсионных частот по ареалу *An. messeae* [1, 10, 19] и характеризуют астанинские популяции как принадлежащие к «центральному» кариотипическому типу с умеренным полиморфизмом по аутосомам и доминированием XL₁. В популяциях центральной зоны, где имеется весь набор инверсий, теоретически можно обнаружить 162 комбинации вариантов половой хромосомы и аутосом в кариотипах самок (6 × 3 × 3 × 3) и 81 комбинацию в кариотипах самцов, гемизиготных по хромосоме XL (3 × 3 × 3 × 3), однако реальное кариотипическое разнообразие встречается 135 (5 × 3 × 3 × 3) хромосомных

сочетаний, так как гетерозигота XL_{02} встречается крайне редко [5]. Число теоретически возможных классов в астанинских популяциях 45 у самок и 9 у самцов.

Доминирование XL_{11} (55–59% у самок) соответствует данным по восточной части ареала (100% XL_{11} [2]) и сибирским популяциям (~49% [9]), что свидетельствует о принадлежности астанинских выборок к кариотипически «центрально-восточному» полюсу. Присутствие редкого аллеля XL_2 (2,6%) согласуется с данными для томской популяции (6,3% у ♂, 11,4% у ♀ [9]), подчёркивая цитогенетическое сходство Северного Казахстана с Западной Сибирью.

Консервативность $2R$ ($f(2R_1) \approx 0$) полностью ожидаема для данных широт в контексте 40-летнего тренда снижения частоты $2R_1$ в популяциях умеренного пояса на фоне потепления климата [6, 7]. В степном Казахстане «южный» тип $2R$ стационарно наблюдается с 1990-х годов [1, 14], и наши данные подтверждают его долговременную устойчивость.

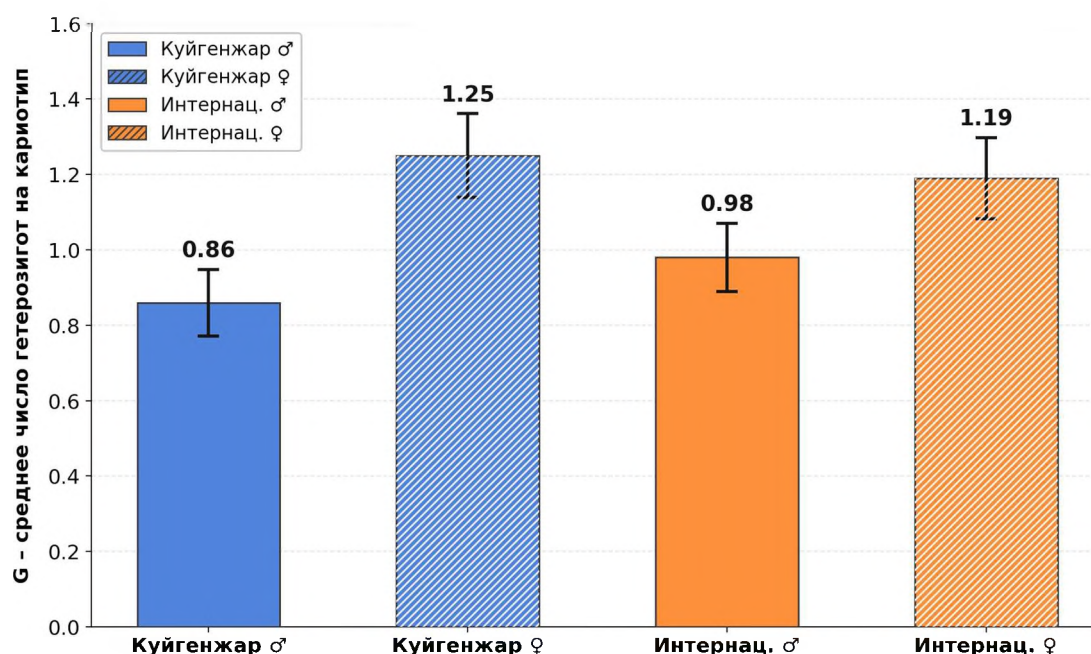


Рисунок 4. Индекс гетерозиготности G для самцов (♂) и самок (♀) *An. messeae* в двух популяциях окрестностей г. Астаны. Планки – $\pm SE$. Заштрихованные столбцы – самки.

Наиболее информативны межпопуляционные различия по хромосомам $3R$ и $3L$. Более высокая $f(3R_{11})$ в Интернациональном (33,3%) отражает биотопические особенности ирригационных прудов с постоянным уровнем воды и богатой макрофитной растительностью, создающих условия, аналогичные лесостепным водоёмам, с которыми ассоциированы повышенные частоты $3R_{11}$ [19]. Значимый избыток гетерозигот $3L_{01}$ и снижение $3L_{00}$ в Интернациональном согласуются с концепцией биотопической дифференцировки личинок с разными кариотипами [1]: гетерозиготы могут иметь адаптивное преимущество (overdominance) в продуктивных стабильных водоёмах. Устойчивость доминирующих кариотипических сочетаний в обеих выборках дополнительно подтверждает представления об адаптивной ассоциации инверсий как интегральной единицы отбора [5]: кариотипы $XL_1 \cdot 3R_1 \cdot 3L_1$ и $XL_0 \cdot 3R_0 \cdot 3L_0$ сохраняют координированность вне зависимости от конкретного биотопа.

Отклонение от равновесия Харди–Вайнберга в популяции Интернациональный ($\chi^2=6,87$; $p<0,05$) вероятно связано с действием нескольких неисключающих механизмов: балансирующим отбором в пользу гетерозигот $3L_{01}$ и/или эффектом Валунда при смешении личиночных группировок из нескольких участков ирригационной сети. Аналогичный эффект описан Гордеевым с соавт. [10] для популяций в пойме р. Кубань.

Таким образом, хромосомный состав астанинских популяций *An. messeae* отражает их географическое положение на границе лесостепной и степной зон Евразии: невысокая степень аутомной инверсионной изменчивости, полное отсутствие варианта $2R_1$ и преобладание XL_1 в совокупности формируют кариотипический облик, типичный для переходных территорий. Межпопуляционные различия между Куйгенжаром и Интернациональным выявлены преимущественно в хромосомах $3R$ и $3L$ и, по всей видимости, обусловлены спецификой гидрологических и микроклиматических условий в обследованных водоёмах, определяющих особенности развития преимагинальных стадий. Тем самым локальные характеристики личиночных биотопов выступают значимым фактором кариотипической дифференциации на внутривидовом уровне. При интерпретации результатов необходимо учитывать, что выборки были получены в течение двух смежных дней – 12-13.07.2023 года, что делает невозможным оценку временной изменчивости инверсионных частот внутри сезона и между годами. Построение полноценной картины динамики хромосомного полиморфизма потребует планомерных наблюдений в течение ряда последовательных вегетационных периодов.

Заключение

1. В двух исследованных биотопах идентифицирован единственный вид малярийных комаров – *Anopheles messeae*; другие виды комплекса *Maculipennis* не обнаружены.

2. Обе популяции характеризуются выраженным инверсионным полиморфизмом по плечам хромосом XL , $3R$ и $3L$ при практически мономорфном состоянии плеча $2R$. Среди инверсионных генотипов половой хромосомы доминировал вариант XL_{11} . Кроме того, выявлен редкий аллель XL_2 , ранее отмеченный преимущественно в сибирских популяциях данного вида.

3. Наибольшая изменчивость выявлена по хромосоме $3L$; доминирование гетерозигот $3L_{01}$ (47,4% и 66,6%) может свидетельствовать о балансирующем отборе или субпопуляционной структуре биотопа.

4. Межпопуляционные различия по $3R$ ($\chi^2=4,37$; $p<0,05$) и $3L$ ($\chi^2=6,21$; $p<0,05$) отражают локальную биотопическую дифференциацию двух выборок в урбанизированном ландшафте.

5. Отклонение от РХВ в Интернациональном ($\chi^2=6,87$; $p<0,05$) вероятно связано с избытком гетерозигот $3L_{01}$, что указывает на балансирующий отбор и/или субпопуляционную структуру ирригационного биотопа.

6. Работа представляет первые цитогенетические данные по *An. messeae* для окрестностей г. Астаны и создаёт основу для мониторинга генетической структуры переносчиков трансмиссивных заболеваний в столичном регионе.

Исследование финансировалось Комитетом науки Министерства образования и науки Республики Казахстан (грант № AP32716429). Языковой стиль и читаемость текста были частично улучшены с использованием ИИ-инструмента Claude (Anthropic). Все идеи, выводы и научное содержание принадлежат авторам.

Литература:

1. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. - Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 1991. – 136 с.
2. Бисмилдин Ф.Б., Шапиева Ж.Ж., Анпилова Е.Н. Современная ситуация по малярии в республике Казахстан // Мед. паразитология и паразитарные болезни. - 2001. – № 1. – С. 24-32.
3. Гордеев М.И. Адаптивные стратегии в популяциях малярийных комаров: дис. доктор биологических наук: 03.00.15 - Генетика. – Томск, 1997. – 304 с.
4. Новиков Ю.М. Взаимодействие инверсий в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* Fall., дифференциация его кариофонда и механизмы поддержания популяционно-генетического гомеостаза // В кн.: Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых / Труды Зоол. ин-та АН СССР. - Л., 1980. – Т.95. – С. 40-49.
5. Новиков Ю.М., Кабанова В.М. Адаптивная ассоциация инверсий в природной популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. // Генетика. – 1979. – Т. 15, № 6. – С. 1033–1045.
6. 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. <https://doi.org/10.7868/S0016675816060138>
7. Сибатаев А.К., Вассерлауф И.Е., Усов К.Е., Алексеева С.С., Абылкасымова Г.М., Стегний В.Н. Долговременная и сезонная динамика инверсионного полиморфизма малярийного комара *Anopheles messeae* fall. (Diptera: Culicidae) в популяции центральной части видового ареала (Западная Сибирь, Томская область) // Генетика. – 2023. – Т. 59, №2. – С. 176-183. <https://doi.org/10.31857/S0016675823020121>
8. 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.
9. Перевозкин В.П., Хальзова В.В. Видовая и популяционно–генетическая структура малярийных комаров Центральной Сибири // Вестник Томского государственного педагогического университета. - 2013. – № 8 (136). – С. 75-80.
10. Москаев А.В., Гордеев М.И. Хромосомный состав малярийных комаров Шумихинского государственного природного зоологического заповедника (Курганская область) // Вестник МГОУ. Серия: Естественные науки. – 2015. – № 5. – С. 26-33.
11. Гордеев М.И., Бежонова О.В., Москаев А.В. Хромосомный полиморфизм в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) на юге Русской равнины // Генетика. – 2012. – Т. 48, № 9. – С. 1124–1128.
12. Перевозкин В.П., Бондарчук С.С., Минич А.С. Цитогенетический анализ видового состава и инверсионной структуры популяций малярийных комаров в Астраханской области // Генетика. – 2015. – Т. 51, № 8. – С. 924–932. <https://doi.org/10.7868/S0016675815060132>
13. Перевозкин В.П., Минич А.С., Багаутдинова Г.Т. Популяционная и видовая структура малярийных комаров в Центральной Европе // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2013. – № 8 (136). – С. 70–74.
14. Гордеев М.И., Сибатаев А.К. Цитогенетическая и фенотипическая изменчивость в центральных и периферийных популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. (Diptera, Culicidae) // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 9. – С. 1199–1205.
15. Abylkassymova G.M., Wasserlauf I.E., Sibataev A.K., Stegny V.N., Andreeva Yu.V., Sibataeva A.M., Pervilyeva A.V. Comparative analysis of the variability of the genetic structure of *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) populations from Western Siberia and Eastern Kazakhstan. 2019. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* – 400. 012013. DOI:10.1088/1755-1315/400/1/012013
16. Сибатаев А.К., Шабанова Ю.В. Морфология малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* // Научно-практическое руководство по малярии (эпидемиология, систематика, генетика) / под ред. В.Н. Стегния. – 2007. – С. 146–185.
17. Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. Комары. Семейство Culicidae // Фауна СССР. Двукрылые насекомые. – Ленинград: Наука, 1970. –Т. 3, вып. 4. – 384 с.
18. Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Стегний В.Н. Кариологические исследования природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. I. Характеристика кариотипа *Anopheles maculipennis messeae* // Цитология. – 1972. – Т. 14, № 5. – С. 630–636.

19. Сибатаев А.К., Вассерлауф И.Е., Усов К.Е., Алексеева С.С., Абылкасымова Г.М., Стегний В.Н. Географическая изменчивость инверсионного полиморфизма малярийного комара *Anopheles messeae* fall. (Diptera: Culicidae) в Томской области // Генетика. – 2022. – Т. 58, № 6. – С. 678–684. <https://doi.org/10.31857/S0016675822060091>

References:

1. Stegny V.N. Populyacionnaya genetika i evolyuciya malyarijnyh komarov. - Tomsk: Izd-vo Tomskogo gos. un-ta, 1991. – 136 s.
2. Bismil'din F.B., SHapieva ZH.ZH., Anpilova E.N. Sovremennaya situaciya po malyarii v respublike Kazakhstan // Med. parazitologiya i parazitarnye bolezni. - 2001. – № 1. – S. 24-32.
3. Gordeev M.I. Adaptivnye strategii v populyacijah malyarijnyh komarov: dis. doktor biologicheskikh nauk: 03.00.15 - Genetika. Tomsk. – 1997. – 304 s.
4. Novikov Yu.M. Vzaimodejstvie inversij v populyacijah malyarijnogo komara *Anopheles messeae* Fall., differenciaciya ego kariofonda i mekhanizmy podderzhaniya populyacionno-geneticheskogo gomeostaza // V kn.: Novye dannye po kariosistematike dvukrylyh nasekomyh / Trudy Zool. in-ta AN SSSR. - L., 1980, – T.95. – s. 40-49.
5. Novikov Yu.M., Kabanova V.M. Adaptive association of inversions in a natural population of the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. // Genetika. – 1979. – Vol. 15, No. 6. – P. 1033–1045.
6. Stegny V.N., Pishchelko A.O., Sibataev A.K., Abylkassymova G. Spatiotemporal changes in the frequencies of chromosomal inversions across the range of the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Culicidae) during a 40-year monitoring period // Russian journal of Genetics. – 2016. – Vol. 52, No. 6. – P. 664–671. <https://doi.org/10.7868/S0016675816060138>
7. Sibataev A.K., Wasserlauf I.E., Usov K.E., Alekseeva S.S., Abylkassymova G.M., Stegny V.N. Long-term and seasonal dynamics of inversion polymorphism in the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Diptera: Culicidae) from the population of the central part of the species range (Western Siberia, Tomsk oblast) // Russian journal of Genetics. – 2023. – Vol. 59, No. 2. – P. 176–183. <https://doi.org/10.1134/s1022795423020126>
8. Rusakova A.M., Artemov G.N., Stegny V.N. Inversion polymorphism of natural populations of the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. in the eastern part of the range // Bulletin of Tomsk State University. Biology. – 2011. – No. 2 (14). – P. 117–121.
9. Perevozkin V.P., Khalzova V.V. Species and population genetic structure of malaria mosquitoes in Central Siberia // Bulletin of Tomsk State Pedagogical University. – 2013. – No. 8 (136). – P. 75–80.
10. Moskaev A.V., Gordeev M.I. Chromosomal composition of malaria mosquitoes of the Shumikhinsky State Natural Zoological Reserve (Kurgan region) // Bulletin of Moscow State Regional University. Series: Natural Sciences. – 2015. – No. 5. – P. 26–33.
11. Gordeev M.I., Bezhonova O.V., Moskaev A.V. Chromosomal polymorphism in populations of the malaria mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) in the south of the Russian Plain // Russian journal of Genetics. – 2012. – Vol. 48, No. 9. – P. 1124–1128.
12. Perevozkin V.P., Bondarchuk S.S., Minich A.S. Cytogenetic analysis of species composition and inversion structure of malaria mosquito populations in Astrakhan region // Russian journal of Genetics. – 2015. – Vol. 51, No. 8. – P. 924–932. <https://doi.org/10.7868/S0016675815060132>
13. Perevozkin V.P., Minich A.S., Bagautdinova G.T. Population and species structure of malaria mosquitoes in Central Europe // Bulletin of Tomsk State Pedagogical University. – 2013. – No. 8 (136). – P. 70–74.
14. Gordeev M.I., Sibataev A.K. Cytogenetic and phenotypic variability in central and peripheral populations of the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Diptera, Culicidae) // Genetics. – 1996. – Vol. 32, No. 9. – P. 1199–1205.
15. Abylkassymova G.M., Wasserlauf I.E., Sibataev A.K., Stegny V.N., Andreeva Yu.V., Sibataeva A.M., Pervilyeva A.V. Comparative analysis of the variability of the genetic structure of *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) populations from Western Siberia and Eastern Kazakhstan. 2019. IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. – 400. 012013. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/400/1/012013>
16. Sibataev A.K., Shabanova Yu.V. Morfologiya malyarijnyh komarov kompleksa *Anopheles maculipennis* // Nauchno-prakticheskoe rukovodstvo po malyarii (epidemiologiya, sistematika, genetika) / pod red. V.N. Stegniya. – 2007. – S. 146–185.
17. Gucevich A.V., Monchadskij A.S., Shtakel'berg A.A. Komary. Semejstvo Culicidae // Fauna SSSR. Dvukrylye nasekomye. – Leningrad: Nauka, 1970. – T. 3, vyp. 4. – 384 s.

18. Kabanova V.M., Kartashova N.N., Stegny V.N. Karyological study of natural populations of the malaria mosquito in the Middle Ob region. Communication I. Characteristics of the karyotype of *Anopheles maculipennis messeae* // Cytology. – 1972. – Vol. 14, No. 5. – P. 630–636.
19. Sibataev A.K., Wasserlauf I.E., Usov K.E., Alekseeva S.S., Abylkassymova G.M., Stegny V.N. Geographic variability of inversion polymorphism of the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Diptera: Culicidae) in Tomsk oblast // Russian journal of Genetics. – 2022. – Vol. 58, No. 6. – P. 678–684. <https://doi.org/10.31857/S0016675822060091>

Information about the authors

A.K. Sibataev – corresponding author, Doctor of Biological Sciences, S. Seifullin Kazakh Agrotechnical Research University, Astana, Kazakhstan; Professor Eurasian National University, Astana, Kazakhstan; e-mail: a.sibataev@kazatu.edu.kz; ORCID: 0000-0002-3434-6590;

I.E. Wasserlauf – Doctor of Biological Sciences, National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation; e-mail: irinawasserlauf@mail.ru; ORCID: 0000-0002-9202-6173;

A.M. Sibataeva – Research Associate, Eurasian National University, Astana, Kazakhstan, e-mail: a9528868508@gmail.com; ORCID: 0009-0000-7406-1234;

G.M. Abylkassymova – Senior Researcher, Institute of Genetics and Physiology, Almaty, Kazakhstan, e-mail: Gulvam05@mail.ru; ORCID: 0000-0003-0804-7172;

L. Meiramkhan – Doctoral student at Eurasian National University, Astana, Kazakhstan, e-mail: lena.meiramkhanwork@gmail.com; ORCID: 0009-0009-1212-942X.