

Полиморфизм поведения и генетическая изменчивость у личинок малярийных комаров из природных популяций

В. А. БУРЛАК

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

Всесторонне проанализирована взаимосвязь трех поведенческих реакций (склонность к обскребыванию, реакция нырка и скорость фильтрации) личинок малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. с инверсионным полиморфизмом, изменчивостью числа зубцов гребней стигмальной пластины и наличием–отсутствием белого пигмента на дорзуме. Поведение изучали как "поведенческую составляющую" (по выражению В. Н. Беклемишева), задействованную в механизмах определения чувствительности личинок малярийных комаров к энтомопатогенной бактерии *Bacillus thuringiensis* подвида *israelensis* (*Bti*). Показана неодинаковая ассоциация поведенческих реакций с различными видами генетической и фенотипической изменчивости, а также невысокий уровень корреляции рефлексов и чувствительности у личинок *A. messeae* к *Bti*. Анализируется взаимосвязь особенностей поведения личинок малярийных комаров с экологией их локальных местообитаний.

Малярийные комары комплекса *Anopheles maculipennis* (Diptera, Culicidae) имеют длительную историю исследований в экологическом, генетическом и эволюционном аспектах [1–3], что связано преимущественно с их высоким медицинским значением как переносчиков малярии. В связи с передачей трансмиссивных заболеваний одной из актуальных задач является эффективное управление динамикой природных популяций кровососущих комаров. Выполнение данной задачи практически невозможно без детального изучения экологии, генетической изменчивости природных популяций и особенностей поведения контролируемых фаз развития переносчиков.

Поведенческие рефлексы в личиночных гемипопуляциях комаров полиморфны, селективно пластичны, ассоциированы в комплексы реакций (стратегии) и направлены на регуляцию взаимоотношений с внешней средой, сохранение и поддержание численности и генетического гомеостаза популяций. Еще В. Н. Беклемишев [2] упоминал о наличии "поведенческой" компоненты резистентности к пестици-

дам у имаго малярийных комаров. "Поведенческая" составляющая устойчивости к патогенам, связанная в основном с пищедобывательными рефлексами, также характерна и для личинок комаров.

Современные методы контроля популяций кровососущих двукрылых базируются на применении экологически безвредных агентов, в том числе биопрепаратов, основанных на энтомопатогенной бактерии *Bacillus thuringiensis* подвида *israelensis* (*Bti*). Ранее при изучении взаимодействия *Bti* с инверсионно-полиморфными популяциями малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. было предположено, что чувствительность *A. messeae* определяется кишечным барьером и пищевым поведением особей при инфицировании [4]. Вклад рефлексов личинок комаров в формирование устойчивости к *Bti* не столь очевиден, как вклад кишечного барьера, но также требует подробного изучения, поскольку именно за счет использования "поведенческой" компоненты устойчивости можно в значительной степени увеличить эффективность применения биопрепаратов.

В настоящем сообщении анализируется взаимосвязь поведенческих реакций личинок малярийных комаров с генетическим и фенотипическим полиморфизмом, с чувствительностью к *Bti* и экологией их местообитаний.

Пигментация и поведение личинок *A. messeae*. Белый пигмент, обусловленный накоплением мочевой кислоты в амебоцитоподобных клетках паренхимы жирового тела, имеет криптический характер и способствует защите личинок анофелин от избыточной инсоляции [5]. Он легко обнаруживается на дорзальной части торакса и абдомена у личинок, куколок и имаго в виде полосы или пятен, имеет хорошую пенетрантность и экспрессивность, наследуя как простой аутомомный доминант [6]. Имеются сведения о наличии трех аллельных состояний данного признака у *A. quadrimaculatus*: наличие белого пигмента (фенотип st^+), красного (st^{rd}) и отсутствие пигмента (st) [7]. Аналогичные фенотипы обнаружены в природных популяциях *A. messeae* [8]. У *A. quadrimaculatus* ген пигмента картирован в районе 26cd плеча 3R хромосомы 3 [9], что дает основание предположить его локализацию у *A. messeae* в районе инверсии 3R₁. Фенотипы st^+ и st *A. messeae* отличались некоторыми поведенческими реакциями [8, 10–12], что указывает на взаимодействие гена дорзальной окраски с инверсией 3R₁ по типу классического "эффекта положения".

У личинок *A. messeae* обнаружены и другие "цветные" мутации. Во-первых, это мутация "коричневое тело" *bw* (дикий фенотип или "нормальная окраска" – bw^+), часто появляющаяся в микробиотопах типа "плавающий мусор" и сходная по проявлению с таковой у *A. quadrimaculatus* [9]. Во-вторых, это мутация, аналогичная *green larvae* у *A. pharoensis* [6], придающая личинкам изумрудно-зеленый цвет. В некоторых популяциях *A. messeae* выявлен определенный, иногда довольно большой, процент особей необычного красного цвета – фенотип, который предварительно можно назвать *red larvae* и который, вероятно, также имеет мутационную природу. В популяциях *A. messeae* выявлены вариации окраски ненаследуемого характера, обусловленные цветом корма, заиленностью водоема и прочими временно "красящими" факторами [1, 8]. В свою

очередь, частота фенотипов st^+ отрицательно коррелировала со степенью заиленности водоемов [8].

Повышенная склонность к обскребыванию (СО) у личинок st^+ *A. messeae* в экспериментах выявлялась лишь после двукратного отбора. Фенотипы st^+ слабее реагировали на сотрясение поверхности воды и более энергично перемещались на растения (рис. 1). Связь между наличием пигмента и чувствительностью к *Bti*, а также наличием пигмента и грумингом в экспериментах не проявлялась [10]. Полученные данные свидетельствуют, что повышенная СО, филлотаксис и низкая способность к нырку образуют ассоциированный комплекс реакций адаптивной направленности. Пигментированные особи в популяции, по всей вероятности, занимают несколько отличную от атипичных экологическую нишу и обладают иной стратегией поведения.

Белый пигмент слабо заметен у младших личинок, но хорошо проявлялся у особей конца 4-го возраста. Такая динамика признака соответствовала процессу общего накопления экскретов мочевой кислоты, связанному с увеличением толщины и снижением проницаемости покровов [2]. Этот процесс, по-видимому, коррелирует с размерами ректальных жабер у личинок и ионным составом водоемов – признаками, между собой тесно взаимосвязанными [13]. Концентрация атипичных личинок в природных популяциях накапливалась по мере снижения солнечной активности, сапробности водо-

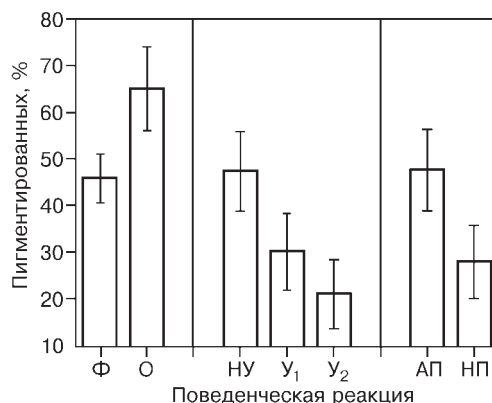


Рис. 1. Доля пигментированных особей *A. messeae* среди фильтраторов (Ф) и обскребывателей (О); ненырнувших (НУ), нырнувших однократно (У₁) и двукратно (У₂); переместившихся (АП) и непереместившихся (НП) в эксперименте на растения. Указаны 95%-е доверительные интервалы (ДИ).

емов и увлажнения климата: для имаго влажность – существенный лимитирующий параметр среды, связанный с проницаемостью покровов [1, 2]. Уменьшение толщины покровов у личинок с фенотипами st может соответствовать снижению видового разнообразия и агрессивности патогенов, проникающих per cut (например, энтомопатогенных грибов).

Число зубцов (ЧЗ) гребней стигмальной пластины (ГСП) и поведение личинок *A. messeae*. Данный признак отнесен к полигенно наследуемым и приблизительно на 30 % варьировал в зависимости от средовых влияний. Ранее обнаружена взаимосвязь между ЧЗ, способами добывания пищи, фототаксисом, скоростью развития и другими эколого-физиологическими показателями у личинок *Aedes caspius* L. [14]. Генетика признака изучена мало. Косвенные сопоставления указывают на сходство детерминации ЧЗ у *A. messeae* и числа стерноплевральных щетинок у дрозофил [15, 16].

Личинки *A. messeae* обскребывали дно сосуда, его стенки или растения. Индукция обскребывательного акта осуществлялась контактом их плавника с субстратом [12]. Часть особей обскребывала чаще ("обскребыватели"), другая – реже ("фильтраторы"). У "обскребывателей" ЧЗ превысило таковое у "фильтраторов" и привело к сдвигу распределения ЧЗ без существенного изменения дисперсии признака (рис. 2). У обскребывающих личинок *Ae. caspius* по сравнению с фильтрующими отмечено снижение ЧЗ гребня сифона [14]. Распределение ЧЗ в популяциях *A. messeae* носило одноили многовершинный характер, но не бимодальный, как у личинок *Aedes* spp. [17]. Такие различия в проявлении признака ЧЗ закономерны и объяснимы с точки зрения эволюционных преобразований в данных филетических

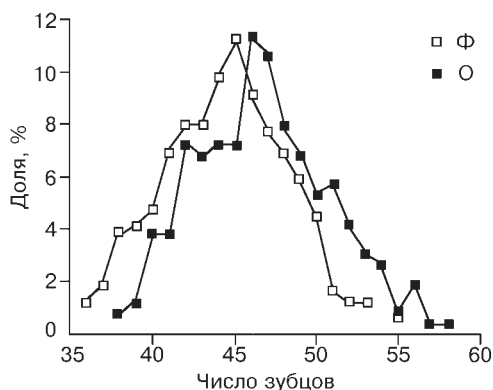


Рис. 2. Распределение суммарного числа зубцов у фильтраторов (Ф) и обскребывателей (О) *A. messeae* после однократного отбора.

группах. У *Aedes* обскребывание – облигатная форма пищедобывательного поведения, без которого особи не могли завершить личиночную фазу развития и перейти к метаморфозу [18]. По-видимому, СО у *Aedes* связана с гормональной регуляцией метаморфоза, которая зависит от предшественников экдисона или веществ, способствующих снижению титра ЮГ, добываемых личинками из растительных остатков или детрита. У *Anopheles* обскребывание – факультативная форма пищевого поведения, которая служит расширению кормовой базы и более полному использованию пищевых ресурсов водоема, а также указывает на повышенную жизнеспособность и физиологически гармоничное развитие особей.

Признак ЧЗ ГСП у личинок малярийных комаров оказался сложным: в гребне обнаружено два морфологически различимых типа зубцов: большие (БЗ), сильно склеротизированные и малые (МЗ), слабо склеротизированные. БЗ ассоциировались преимущественно с плечом 2R хромосомы 2, МЗ – с плечом 3R

Т а б л и ц а 1

Число зубцов и асимметрия у обскребывающих и фильтрующих личинок *A. messeae* из трех популяций

| Популяция | Тип особи | Число зубцов | | | |
|-----------|----------------|--------------|--------------|------|--------------|
| | | малых | больших | МБИ* | сумма |
| Корчино | Фильтраторы | 30,9 ± 0,028 | 13,8 ± 0,012 | 2,25 | 44,7 ± 0,031 |
| | Обскребыватели | 34,1 ± 0,036 | 14,0 ± 0,015 | 2,43 | 48,1 ± 0,040 |
| Павлодар | Фильтраторы | 29,8 ± 0,033 | 14,4 ± 0,011 | 2,07 | 44,3 ± 0,033 |
| | Обскребыватели | 31,5 ± 0,026 | 14,4 ± 0,012 | 2,18 | 45,9 ± 0,032 |
| Алма-Ата | Фильтраторы | 30,4 ± 0,016 | 13,9 ± 0,006 | 2,19 | 44,3 ± 0,016 |
| | Обскребыватели | 32,6 ± 0,119 | 14,0 ± 0,035 | 2,33 | 46,5 ± 0,132 |

П р и м е ч а н и е. МБИ – индекс, показывающий отношение числа МЗ к числу БЗ.

хромосомы 3 и плечом XL половой хромосомы [15]. В связи с этим корреляции поведения с БЗ и МЗ желательно рассматривать дифференцированно. Результаты экспериментов показали, что количество МЗ у "обскребывателей" увеличивалось во всех трех популяциях, БЗ – лишь в одной (табл. 1). Это свидетельствует об ассоциированности данного способа пищедобывательного поведения преимущественно с МЗ и с плечом 3R, что ранее было обнаружено также в независимых экспериментах [19].

Связь реакции нырка и ЧЗ рассматривалась ранее [11]. При дифференцированном подходе оказалось, что признак МЗ у нырнувших личинок уменьшил размах варьирования, а распределение БЗ приняло бивершинную форму. Различия между особями *A. messeae*, разделенными по реакции нырка и затем инфицированными *Bti* в одинаковых условиях, отмечены лишь при низком уровне смертности (< 25 %). При гибели 50–60 % различия нивелировались [11, 12]. Дифференцированная чувствительность к *Bti* у особей с различной выраженностью рефлексов проявлялась лишь до определенного уровня смертности, выше которого поведение уже не играло дифференцирующей роли.

У личинок *A. messeae*, разделенных по реакции нырка, число МЗ не различалось, а БЗ – различалось, что свидетельствует об участии в этой реакции плеча 2R хромосомы 2, ассоциированного с БЗ [11, 15]. Последующее инфи-

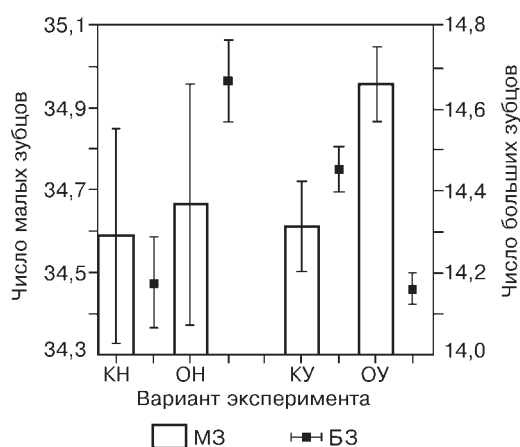


Рис. 3. Среднее число малых (МЗ) и больших (БЗ) зубов у личинок *A. messeae* после однократного отбора на избегание и последующего инфицирования *Bti*. КН – нырнувшие и необработанные *Bti*, ОН – нырнувшие и обработанные *Bti*, КУ – нырнувшие и необработанные *Bti*; ОУ – нырнувшие и обработанные *Bti*. Указан 95%-й ДИ.

цирование *Bti* переменяло направление отбора и увеличило различие выборок по числу БЗ и МЗ (рис. 3), что выявляет участие в регуляции реакций плеч 3R и XL, с которыми ассоциированы МЗ [15]. Результаты эксперимента позволяют предположить, что популяция, дифференцированная по реакции нырка, "принимает неустойчивое положение", с чем связана перемена направления отбора при инфицировании личинок *Bti*. Полученные данные можно рассматривать как демонстрацию одного из механизмов начальной дивергенции популяций под действием патогенов в природных местообитаниях. Приведенный пример также хорошо иллюстрирует контрастирующую роль, которую может исполнять *Bti* в экспериментах.

Скорость фильтрации (Rf) – один из важнейших показателей скорости развития особей и кондиционирования среды. Rf – реакция квазинепрерывная, в отличие от дискретных реакций СО и нырка. У *A. messeae* выявлена отрицательная корреляция "Rf–ЧЗ". У *A. beklemishevi* связь между этими признаками отсутствовала [20]. Дифференцированный подход позволил уточнить эту закономерность: отрицательная корреляция между Rf и числом МЗ обнаружена у обоих видов. Между Rf и количеством БЗ у *A. messeae* имелась отрицательная взаимосвязь, у *A. beklemishevi* – положительная. Разнонаправленные корреляции "Rf–МЗ", "Rf–БЗ" у *A. beklemishevi* в сумме дали отсутствие связи между Rf и ЧЗ, что может трактоваться как взаимодополнение МЗ и БЗ по типу компенсации. Различное направление корреляций "Rf–БЗ" у двух видов анофелин указывает на плечо 2R хромосомы 2 как на причину такого несоответствия. У особей *A. messeae* с генотипическими сочетаниями 2R₀₀ и 2R₁₁ Rf однонаправленно коррелировала с числом БЗ. Это показывает, что Rf связана с плечом 2R, но не с наличием полиморфизма по этому плечу, поскольку фиксированная гомозиготная инверсия у *A. beklemishevi* (блок 7c–12b плеча 2R [3]) аналогична инверсии 2R₁ у *A. messeae*, хотя и меньше последней: соответственно 9 и 12,5 % от суммарной длины генома.

Асимметрия и поведение личинок *A. messeae*. ЧЗ ГСП – асимметричный признак, в силу своей билатеральности. Асимметрия может быть направленной (право-левосторонней,

НА), генетически детерминируемой [21] и направленной (флуктуирующей, ФА). ФА служит мерой емкости буферных систем популяции и стабильности развития особей, но не наследуется, хотя и может иметь гены-модификаторы состояния [22, 23]. Анализ признака показал, что для личинок малярийных комаров НА ГСП имеет более высокую информативную ценность, чем ФА ГСП.

Повышенной СО отличались особи *A. messeae*, у которых ЧЗ в левом гребне превышало ЧЗ в правом гребне (табл. 2; рис. 4). Ранее была отмечена сниженная чувствительность к *Bti* "правосторонних" самцов и самок *A. beklemishevi*, "правосторонних" самок *A. messeae*, а также повышенная инвазированность "левосторонних" самцов *A. messeae* микроспоридиями [24, 25]. Эти результаты могли бы свидетельствовать о более высокой восприимчивости к патогенно-паразитарным воздействиям "левосторонних обскребывателей", что не соответствует данным прямых экспериментов [12, 24].

В течение индивидуального развития личинки в природных популяциях подвергались жесткому отбору: их смертность к моменту окукливания составляла 70–90 % [1–3]. Вероятно, поэтому значение ФА оказалось ниже у "обскребывателей" *A. messeae* (см. табл. 2), что может свидетельствовать о выживании в природе более стабильно развивающихся особей. Связь между реакцией избегания и НА с учетом полового диморфизма у *A. messeae* имела сложный характер [11]. Без учета половых различий более реактивными оказались "левосторонние" особи *A. messeae*.

Т а б л и ц а 2
Асимметрия у обскребывающих и фильтрующих личинок *A. messeae* из трех популяций

| Популяция | Тип особи | Асимметрия | |
|-----------|----------------|----------------|---------------|
| | | направленная | флуктуирующая |
| Корчино | Фильтраторы | 0,500 ± 0,019 | 1,711 ± 0,013 |
| | Обскребыватели | 0,031 ± 0,022 | 1,656 ± 0,014 |
| Павлодар | Фильтраторы | 0,344 ± 0,017 | 1,656 ± 0,011 |
| | Обскребыватели | -0,280 ± 0,014 | 1,462 ± 0,003 |
| Алма-Ата | Фильтраторы | 0,355 ± 0,010 | 1,927 ± 0,006 |
| | Обскребыватели | -0,470 ± 0,065 | 1,737 ± 0,047 |

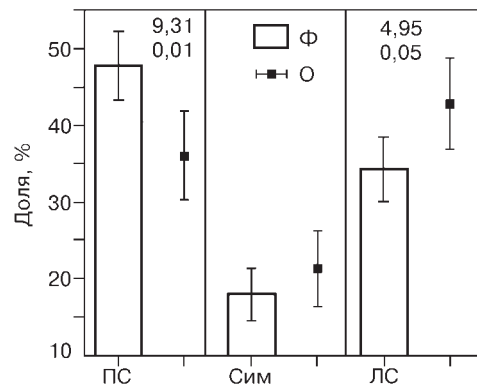


Рис. 4. Направленная асимметрия у обскребывателей (O) и фильтраторов (Φ) *A. messeae*. Суммарные данные по трем экспериментам. Указаны 95%-е ДИ, а также значения критерия "хи-квадрат" и вероятности ($P <$) при $f. d. = 1$. ПС – "правосторонние", Сим – "симметричные", ЛС – "левосторонние".

Между Rf и НА у *A. messeae* отмечена отрицательная корреляция, у *A. beklemishevi* – положительная [20]. Зависимость Rf от величины ФА у двух видов малярийных комаров имела нелинейный характер. Rf не различалась у особей обоих видов с отклонением в 3 зубца, но различалась у всех других фенотипов (рис. 5). Пока этому трудно предложить сколько-нибудь удовлетворительное объяснение. Выкладки, касающиеся ЧЗ, ФА и НА у *A. beklemishevi* и *A. messeae*, занимающих одни и те же водоемы в зонах симпатрии, выявили ряд зеркально отраженных закономерностей. Это может быть показателем комплементарности экологических ниш [26] у *A. messeae* и *A. beklemishevi* в вероятных зонах конкуренции.

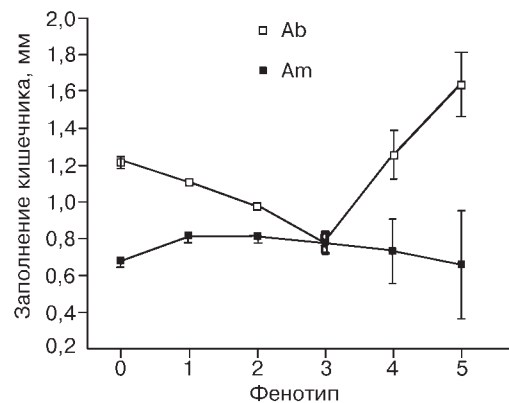


Рис. 5. Заполнение кишечника у личинок *A. messeae* (Am) и *A. beklemishevi* (Ab) в зависимости от величины флуктуирующей асимметрии (по оси X). Цифры обозначают номер группы. Указан 99%-й ДИ.

Инверсионный полиморфизм популяции и поведение личинок *A. messeae*. Взаимосвязь реакций обскребывания и нырка со структурой инверсионно-полиморфных популяций *A. messeae* подробно рассматривалась ранее [11, 19]. В отношении Rf остались некоторые неясности.

Чтобы выявить влияние инверсий на Rf у личинок *A. messeae*, выборку поделили на 5 групп по Rf и проанализировали их хромосомный состав. Группы 1 (с максимальной Rf) и 5 (с минимальной Rf) различались концентрацией хромосомных порядков XL₀ ($X^2 = 4,28$; f. d. = 1; $p < 0,05$); группы 1 и 4 – частотой инверсий 2R₁ и 3L₁ ($X^2 = 5,67$ и $4,61$; f. d. = 1; $p < 0,05$; рис. 6), а также комбинаций 2R₁₁ – 3L₀₀ ($X^2 = 7,6$; f. d. = 1; $p < 0,01$), группы 1 и 3 – долей сочетаний 2R₁₁ – 3R₁₁ – 3L₀₀ ($X^2 = 5,86$; f. d. = 1; $p < 0,05$). Комбинации XL₁ – 2R₁ – 3R₁ – 3L₀ отличались повышенной Rf, XL₀ – 2R₀ – 3R₀ – 3L₁ – пониженной. Эти данные свидетельствуют о значительном влиянии инверсий на Rf и сложной структуре популяции по этому параметру.

Доминирование пищевой активности прослежено на гетерозиготах 3R₀₁, XL₀₁ и 2R₀₁. При этом инверсия XL₁ доминировала над последовательностью XL₀, 2R₁ – над 2R₀. Доминирование инверсии 3R₁ над 3R₀ не было выражено.

Увеличенная Rf у особей *A. messeae* XL₁₁(1) по сравнению с XL₀₀(0) может быть следстви-

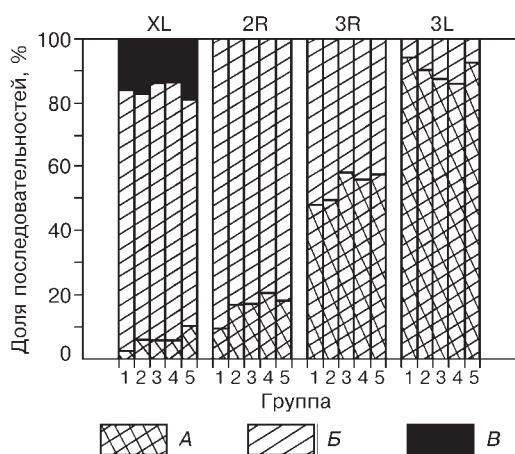


Рис. 6. Соотношение хромосомных последовательностей у личинок *A. messeae*, рассортированных по скорости заполнения кишечника (группы 1–5, в порядке убывания Rf). А – XL₀, 2R₀, 3R₀, 3L₀; Б – XL₁, 2R₁, 3R₁, 3L₁; В – XL₂.

ем адаптированности данных последовательностей к различным климатическим условиям [3]. У *A. messeae* XL₂₂(2) Rf еще более возрастала, практически достигая таковой у *A. beklemishevi*. Это позволяет рассматривать перестройку XL₂ *A. messeae* как адаптацию в условиях конкуренции с *A. beklemishevi*. Rf у личинок с инверсиями XL₀, XL₁, XL₂ положительно коррелировала с их чувствительностью к *Bti* [27].

Гомозиготы 2R₁₁ наполняли кишечник быстрее гомозигот 2R₀₀ на протяжении всего 4-го возраста (рис. 7, а), что, вероятно, указывает на повышенные темпы развития особей с генотипом 2R₁₁, а также раскрывает один из механизмов дифференцированной чувствительности *A. messeae* к *Bti*. Личинки *A. beklemishevi* имели сниженную относительную восприимчивость к *Bti*, несмотря на более высокую Rf [20, 28]. Таким образом, Rf сложно соотносилась с чувствительностью к *Bti*. Внутривидовые закономерности при этом могут не совпадать с межвидовыми, как и в случае пицедобывательного поведения [12].

Неодинаковая Rf у личинок *A. messeae* с инверсионными генотипами 3R₀₀, 3R₀₁ и 3R₁₁ оказалась неожиданной. В течение 4-го возраста Rf у гомозигот 3R₁₁ увеличивалась, а у особей с генотипами 3R₀₁ и 3R₀₀ – уменьшалась (рис. 7, б). Восприимчивость к *Bti* у особей *A. messeae* по плечу 3R различалась мало [4, 27]. Полученные данные позволяют предположить, что возрастание Rf у гомозигот 3R₁₁ сопровождается компенсаторным снижением их чувствительности к *Bti*. Последнее может быть обусловлено частичной реверсией плеча 3R к исходному для стволовой пары видов *A. atroparvus* и *A. labbranchiae* состоянию и восстановлением коадаптированных комплексов генов, нарушенных перестройкой плеча 3R у *A. maculipennis* и *A. messeae* [3].

Ранее было обнаружено взаимодействие инверсий у *A. messeae* в центре ареала [3, 29]. Функциональные аспекты взаимодействия инверсий, за исключением влияния на плодовитость [3], у *A. messeae* не изучены. По современным воззрениям, инверсии интерпретируются как системные мутации регуляторного действия [30]. Если инверсии имеют регуляторные свойства, то их влияние сказывается на различных функциях организма, в первую очередь –

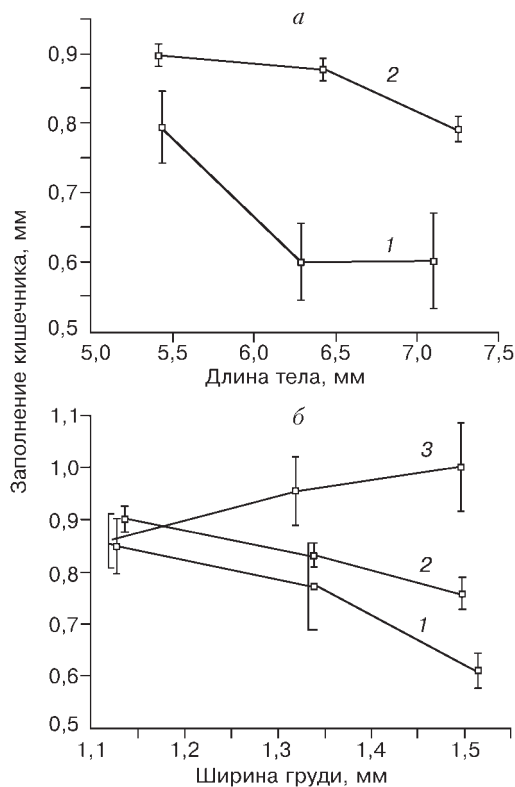


Рис. 7. Заполнение кишечника у личинок *A. meseseae* в зависимости от размеров тела.

а – плечо 2R: 1 – 2R₀₀, 2 – 2R₁₁. б – плечо 3R: 1 – 3R₀₀, 2 – 3R₀₁, 3 – 3R₁₁. Указан 95%-й ДИ.

на поведении и физиологии. Поскольку инверсии у *A. meseseae* локализуются на разных участках генома и не перекрываются, за исключением перестроек на половой хромосоме, то и на разные функции организма влияют неодинаково. По-видимому, их эффект тем выше, чем больше длина инверсии [3]. Если обозначить функции организма как f_1, f_2, \dots, f_n , то инверсии можно определить как "переключатели" с силой влияния от 0 до 1, направлением переключения от -1 до 1 и спектром действия от f_i до f_j , при $i, j < n$. Поведение и многие другие функциональные отправления организма часто кодируются полигенно. Следовательно, регуляторные свойства инверсий будут частично перекрываться.

Рассмотрим это на конкретных примерах. При изучении СО наибольшие различия между фильтраторами и обскребывателями обнаружались по комбинациям 3R-3L [19]. Анализ данных позволил сделать вывод о наличии в геноме "переключателя 1-го порядка" (инверсия 3R₁) и "переключателя 2-го порядка" (инверсия 2R₁), имеющего иерархически более высо-

кий ранг. При этом действие "переключателей" обнаруживалось на уровне генотипических сочетаний, но не идентифицировалось на уровне хромосомных последовательностей. В этом отношении регуляция пищедобывательного поведения отличалась от реакции нырка и Rf.

При реализации реакции нырка основной взаимодействия инверсий служило плечо 2R. В данном случае обнаружилось положительное функциональное взаимодействие "2R₀ - 3L₀", "2R₁ - 3L₁" и "2R₁ - 3R₁". Следует отметить преимущественную ассоциированность СО и реакции нырка с различными хромосомами. Отмечено, что пищедобывательное поведение часто подавляется оборонительным [31]. Таким образом, плечо 2R может выступать как "переключатель 2-го порядка" в регуляции данного каскада реакций.

При анализе Rf функциональное взаимодействие инверсий обнаружено по двух- и трехинверсионным аутосомным комбинациям (рис. 8). Взаимодействие 2R₀₀ - 3R₁₁ уменьшало Rf, 2R₁₁ - 3R₁₁ - увеличивало (при 3L₀₀). Дигетерозиготы 2R₀₁-3R₀₁ демонстрировали замедленную Rf. Сниженная скорость развития и устойчивость личинок к *Bti*, а также сравнительно небольшая плодовитость самок характеризовали преимущественно гетерозиготных особей [3, 4, 32]. Анализ показал, что аутосомные комбинации 2R₀₀ - 3R₁₁ - 3L₀₁₍₁₁₎ в южных популяциях, где хромосомная изменчивость

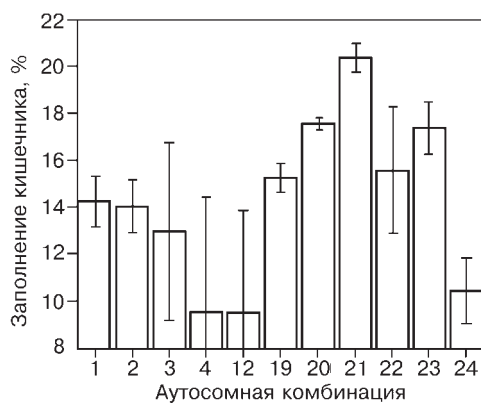


Рис. 8. Скорость заполнения кишечника у личинок *A. meseseae* из Тегульдетской популяции с различными комбинациями аутосомных инверсий 2R-3R-3L. По оси X приведены номера аутосомных комбинаций: 1 – 2R₀₀3R₀₀3L₀₀, 2 – 2R₀₀3R₀₁3L₀₀, 3 – 2R₀₀3R₁₁3L₀₀, 4 – 2R₀₀3R₀₀3L₀₁, 12 – 2R₀₁3R₁₁3L₀₀, 19 – 2R₁₁3R₀₀3L₀₀, 20 – 2R₁₁3R₀₁3L₀₀, 21 – 2R₁₁3R₁₁3L₀₀, 22 – 2R₁₁3R₀₀3L₀₁, 23 – 2R₁₁3R₀₁3L₀₁, 24 – 2R₁₁3R₀₁3L₀₁. Указан 95%-й ДИ.

Т а б л и ц а 3
Кариотипическое разнообразие *A. messeae* в группах личинок, разделенных по трем поведенческим реакциям

| Поведенческая реакция | Характеристика особей | Показатель | | | | |
|----------------------------|-----------------------|------------|------|-----|------|-------|
| | | k | % | n | b | k/n |
| Склонность к обскребыванию | Всего | 58 | 100 | 276 | 3,49 | 0,21 |
| | Обскребыватели | 43 | 74,1 | 130 | 3,77 | 0,331 |
| | Фильтраторы | 51 | 87,9 | 146 | 4,22 | 0,349 |
| | Совпадение | 36 | 62,1 | – | – | – |
| Реакция нырка | Всего | 55 | 100 | 369 | 2,86 | 0,149 |
| | Ненырнувшие | 28 | 50,9 | 126 | 2,49 | 0,222 |
| | Нырнувшие 1 | 32 | 58,2 | 121 | 2,91 | 0,264 |
| | Нырнувшие 2 | 38 | 69,1 | 122 | 3,44 | 0,311 |
| | Совпадение | 16 | 29,1 | – | – | – |
| Заполнение кишечника | Всего | 49 | 100 | 309 | 2,79 | 0,159 |
| | 1-я группа | 28 | 57,1 | 107 | 2,71 | 0,262 |
| | 2-я группа | 36 | 73,5 | 87 | 3,86 | 0,414 |
| | 3-я группа | 35 | 71,4 | 115 | 3,26 | 0,304 |
| | Совпадение | 17 | 34,7 | – | – | – |

П р и м е ч а н и е. k – число кариотипов; % – процент кариотипов; n – число особей; b – коэффициент разнообразия.

ограничена плечами 3R и 3L [3], способствуют уменьшению Rf, а сочетания 2R₁₁– 3R₁₁ – 3L₀₀ в северных популяциях – ее увеличению. Это могло бы определяться патогенной агрессивностью среды, качеством и количеством корма, температурами развития, а также другими локально действующими факторами. Функциональное взаимодействие обнаружилось между аутосомными перестройками и инверсиями на половой хромосоме XL. Влияние на Rf оказывал пол особей [20]. По-видимому, Rf – наиболее сложно регулируемая поведенческая реакция из числа изученных, что может быть след-

ствием ее высокой адаптированности к варьированию окружающих условий [33].

У "обскребывателей", "ненырнувших" и "быстрофильтрующих" особей (группа 1) отмечено сниженное разнообразие кариотипов (табл. 3). Среди трех групп, дифференцированных по Rf, наибольшим кариотипическим разнообразием отличалась группа со средней Rf, которая, по-видимому, придерживалась промежуточной стратегии питания: такие личинки достаточно быстро развивались и в то же время менее чувствительны к *Bti*, чем особи с максимальной Rf.

Т а б л и ц а 4
Скоррелированность поведенческих реакций с хромосомными последовательностями у личинок *A. messeae*

| Поведенческая реакция | Хромосомные последовательности | | | | | | | | | Источник |
|-------------------------------|--------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------|
| | XL ₀ | XL ₁ | XL ₂ | 2R ₀ | 2R ₁ | 3R ₀ | 3R ₁ | 3L ₀ | 3L ₁ | |
| Каннибализм | ? | (+) | ? | – | + | ? | ? | – | + | [34] |
| Склонность к обскребыванию | +/- | + | – | + | – | + | – | 0 | 0 | [19] |
| Скорость фильтрации | – | + | + | – | + | – | + | + | – | – |
| Фильтрация из толщи воды | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | – | + | – |
| Филлотаксис | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | – | +ht | [19] |
| Избегание (нырок) | –ht | +hm | +ht | – | +ht | 0 | +hm | – | +ht | [11] |
| Чувствительность к <i>Bti</i> | – | + | + | – | + | –/+ | +/- | + | – | [4] |

П р и м е ч а н и е. "+" – усиление признака, "–" – ослабление признака, 0 – отсутствие влияния, "?" – влияние последовательности не может быть установлено из имеющихся данных, ht (hm) – усиление (ослабление) признака связано с гетерозиготностью (гомозиготностью) инверсии.

Накопленные ранее данные по корреляции поведения личинок и инверсионного полиморфизма у *A. messeae* представлены в табл. 4. Приведенные сведения достаточно условны по следующим причинам: а) поведенческие акты в основном имеют полигенный характер, из-за чего не удается выделить "в чистом виде" вклад той или иной инверсии в реализацию конкретного рефлекса; б) реализация реакции связана с генотипическими сочетаниями хромосомных последовательностей, а не с отдельной хромосомной последовательностью; в) генотипические сочетания взаимодействуют между собой, и это взаимодействие не всегда имеет однонаправленный характер, г) информационный шум усиливается особенностями кариотипического состава популяций; д) коррективы вносит половой диморфизм личинок.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Н. Беклемишев, Экология малярийного комара *Anopheles maculipennis* (Mg), М., Медгиз, 1944.
2. В. Н. Беклемишев, Биоценологические основы сравнительной паразитологии, М., 1970.
3. В. Н. Стегний, Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1991.
4. В. А. Бурлак, *Генетика*, 1997, **33**: 7, 919–925.
5. M. Q. Benedict, A. Cohen, A. J. Cornel, D. L. B rummet, *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1996, **89**: 2, 261–265.
6. J. V. Kizmiller, G. F. Mason, Genetics of Insect Vectors of Disease (J. W. Wraght and R. Pal, Eds), 1967, 3–15.
7. S. E. Mitchell, J. A. Seawright, *J. Hered.*, 1984, 75, 421–422.
8. В. А. Бурлак, А. К. Сибатаев, *Сиб. экол. журн.*, 1997, **4**: 6, 589–594.
9. S. E. Mitchell, J. A. Seawright, *J. Hered.*, 1984, 75, 341–344.
10. В. А. Бурлак, Регуляция численности беспозвоночных и фитопатогенов, Новосибирск, 1997, 93–99.
11. В. А. Бурлак, *Генетика*, 1998, **34**: 6, 749–756.
12. В. А. Бурлак, *Паразитология*, 1998, **32**: 1, 11–20.
13. В. П. Тыщенко, Основы физиологии насекомых, Ч. 1. Физиология метаболических систем, Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1976.
14. С. Б. Ивницкий, Н. А. Тамарина, А. Г. Креславский, *Зоол. журн.*, 1984, **63**: 5, 687–695.
15. В. А. Бурлак, *Генетика*, 1998, **34**: 10.
16. К. Мазер, Дж. Джинкс, Биометрическая генетика, М., Мир, 1985.
17. С. Б. Ивницкий, *Зоол. журн.*, 1994, **73**: 12, 71–80.
18. C. Nilsson, *Acta univ. upsal. Compr. Summ. Uppsala Diss. Fac. Sci.*, 1987, 73, 1–29.
19. В. А. Бурлак, М. И. Гордеев, *Зоол. журн.*, 1997, **76**: 9, 1059–1065.
20. В. А. Бурлак, А. К. Сибатаев, *Экология*, 1998, 1, 55–61.
21. В. А. Струнников, Природа гетерозиса и новые методы его повышения, М., Наука, 1994.
22. В. М. Захаров, Асимметрия животных, М., Наука, 1987.
23. В. Г. Митрофанов, *Итоги науки и техники, ВИНТИ, сер. Энтомология*, 1990, 10, 5–95.
24. В. А. Бурлак, А. К. Сибатаев, Паразиты и паразитарные болезни в Западной Сибири, Новосибирск, 1996, 17–18.
25. В. А. Бурлак, Паразиты и вызываемые ими болезни в Сибири, Новосибирск, 1997, 21–22.
26. М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд, Экология. Особи, популяции и сообщества, Т. 2, М., Мир, 1989.
27. В. А. Бурлак, М. И. Гордеев, *Экология*, 1996, 2, 211–217.
28. В. А. Бурлак, А. К. Сибатаев, *Сиб. экол. журн.*, 1995, **2**: 5, 448–456.
29. Ю. М. Новиков, В. М. Кабанова, *Генетика*, 1979, **15**: 6, 1033–1045.
30. В. Н. Стегний, Архитектоника генома, системные мутации и эволюция, Новосибирск, Изд-во Новосиб. ун-та, 1993.
31. Б. П. Мантойфель, Экологические и эволюционные аспекты поведения животных, М., Наука, 1987.
32. F. K. Kasule, L. M. Cook, *Heredity*, 1988, **61**: 3, 427–431.
33. Л. Эрман, П. Парсонс, Генетика поведения и эволюция, М., Мир, 1984.
34. М. И. Гордеев, А. К. Сибатаев, *Генетика*, 1995, **31**: 7, 939–946.

New Approaches to Analysis of Inversion Polymorphism in Natural Populations of Malaria Mosquito *Anopheles Messeae*

V. A. BURLAK

New approaches to analysis of inversion polymorphism of the malaria mosquito *Anopheles messeae* – by the number of zygotic combinations of chromosome sequences (ZCCS) in local biotopes, by the combinativeness of the arm XL with autosomes, and by calculation of the theoretical number of ZCCSs proceeding from the frequency of chromosome sequences – are proposed. The spatial distribution and the time course of occurrence of ZCCSs in inversion-polymorphous populations of *A. messeae* has been analyzed. It has been established that the number and the quality of ZCCSs may be an index of specificity of the effect of local ecological factors. The percentage of genome inversions ("inversion load") in *A. messeae* and in the whole complex of *Anopheles maculipennis* has been calculated. The "inversion load" had a seasonal time course and decreased after treatment of *A. messeae* with an entomopathogenic bacterium. The largest contribution to the change of the "inversion load" was made by autosome inversions 2R₁ and 3L₁. In the *Anopheles maculipennis* complex, the "inversion load" increased in "northern" species *A. messeae* and *A. beklemishevi*.