

УДК 595.771 (477.72)

**В. Б. Шуваликов, Н. В. Бондарь****ИНВЕРСИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА  
ANOPHELES MESSEAE В НИЖНЕМ ПРИДНЕПРОВЬЕ  
СООБЩЕНИЕ 1**

Вопросы взаимосвязи генетической структуры полиморфных популяций с динамикой факторов среды плодотворно разрабатываются на малярийных комарах. Особенно удобным объектом является полиморфный вид *Anopheles messeae* Fall.

Для выяснения адаптивного значения отдельных хромосомных вариантов, входящих в кариофонд вида, в течение ряда лет изучалась структура нескольких популяций. Сезонные изменения проявились в характере динамики уровня общей гетерозиготности (Плешкова и др., 1978).

Климатическую обусловленность содержания в популяции некоторых инверсий удалось показать на материале, охватившем 10-летний период (Стегний, 1983).

Открытие адаптивной ассоциации инверсий (Новиков, Кабанова, 1979) позволило рассмотреть динамику преобразований кариофонда как результат взаимодействия инверсионных комплексов с четко выраженной экологической специализацией (Новиков, 1980).

Означенный высокий уровень интеграции видового генофонда, однако, в полной мере достигается только в популяциях центра ареала вида. Периферийные популяции имеют обедненный кариофонд. Популяции, населяющие территорию УССР, полиморфны по 2—3 типам инверсий, известным для центральных популяций (Стегний и др., 1976, Шуваликов, 1983, 1985). Особенно важно отсутствие в этом регионе полиморфизма по 2-й хромосоме: роль вариантов этой хромосомы в образовании ассоциаций очень велика, зависимость их содержания в популяциях от климата очевидна (Стегний, 1983). Возникает вопрос: как компенсируется в популяциях утрата хромосомных вариантов, влечет ли она за собой снижение адаптивных возможностей популяции? Экологические различия между популяциями Западной Сибири и, например, Нижнего Приднепровья очень существенны — достаточно указать, что у них разные типы сезонной динамики численности, что общеизвестно. Поэтому мы вправе ожидать, что сезонные изменения кариофонда этих популяций будут различны.

Начиная многолетние исследования динамики инверсионного полиморфизма в популяциях Нижнего Приднепровья, мы учитывали, что эти популяции наиболее богаты хромосомными вариантами, имеют стабильную численность. С практической точки зрения важно и полное преобладание вида *Anopheles messeae* Fall. Помехи, вызванные присутствием видов-двойников, не были существенными.

Популяция Бехтер имеет ряд особенностей. Главная — относительная молодость. Места выплода личинок возникли исключительно благодаря деятельности человека и охватывают разнообразный круг водоемов, связанных с системой Краснознаменского канала. В период 1977—1979 гг. такими водоемами являлись рисовые чеки, временные водоемы, возникшие при фильтрации через ложе основного канала, вспомогательные каналы со стоячей водой. С 1981 г. все места выплода сосредоточились в проточном вспомогательном канале, заросшем камышом. Некоторые колебания уровня воды ни в какое сравнение не шли с процессами, про-

**Таблица 1.** Доля инверсионных хромосом в выборках из популяции малярийного комара *Anopheles messeae* пос. Бехтеры Херсонской обл., %

Дата	$XL_0(\text{♀})$	$XL_0(\text{общ.})$	$3R_1$	$3L_1$
15.07.77	71,9±5,9	74,6±4,9	27,2±5,0	27,2±5,0
11.09.77	39,7±7,8	41,1±5,9	25,0±6,1	25,5±6,2
12.08.78	56,3±5,9	54,5±5,0	20,9±4,1	29,6±4,6
01.06.79	59,2±6,9	61,0±5,8	24,6±5,1	25,7±5,2
20.06.79	48,4±8,8	50,0±7,7	15,5±5,2	16,6±5,8
22.06.81	50,0±4,8	52,5±3,9	15,0±2,8	26,7±3,5
29.06.84	39,1±5,9	39,1±5,3	25,0±4,7	26,2±4,8
09.08.84	50,0±5,0	51,2±4,0	22,1±3,3	23,1±3,4
19.08.84	44,1±6,0	47,7±5,4	14,4±3,7	35,1±5,1
07.06.85	52,5±5,0	53,7±4,1	12,1±2,7	23,4±3,5
27.06.85	42,5±7,8	45,5±7,2	15,6±5,3	22,9±6,1
03.07.85	48,0±7,1	50,0±5,4	13,2±3,6	22,2±4,4
13.07.85	50,0±6,6	52,3±5,1	17,4±3,9	24,4±4,4
19.08.85	44,4±5,7	44,9±5,2	15,6±3,8	33,9±4,9
12.10.86	52,2±5,2	53,8±4,4	14,1±3,1	37,1±4,3
17.07.87	44,0±6,0	43,4±5,1	24,4±4,4	40,5±5,1

исходящими во временных водоемах поймы Днепра. Стабильные биотопические условия делают полноправным сравнение серии выборок 1981—1987 гг.

В предлагаемой публикации мы ограничиваемся анализом динамики инверсионного полиморфизма популяции Бехтер.

Материалом настоящей работы послужили 17 выборок личинок 4-го возраста, отобранные в 1977—1987 гг. Использована традиционная методика приготовления препаратов хромосом слюнных желез (Стегний и др., 1976). Результаты анализа кариотипов отражены в таблицах. Так как 6 из 17 выборок уже рассматривались нами ранее (Шуваликов, 1983), то необходимо подчеркнуть, что на этот раз мы используем совершенно иной показатель содержания инверсионных вариантов — долю инвертированных хромосом. Если для вариантов хромосомы 3 сразу ясно, что варианты  $3R_{00}$  и  $3L_{00}$  — стандартные гомозиготы, а вариант  $3R_{01}$  содержит одну инвертированную хромосому, то для X-хромосомы инвертированным мы считаем вариант  $XL_{00}$  — это связано с его географическим распространением и происхождением.

Так как самцы малярийного комара гемизиготны, то указанный показатель для X-хромосомы рассчитан дважды — для всей выборки и отдельно для самок. Это позволяет сопоставлять данные табл. 1 и табл. 2, где приведены реальные количества генотипов X-хромосомы только для самок.

Анализ данных табл. 1 позволяет убедиться в высокой стабильности кариотипической структуры популяции Бехтер. Среди изменений показателей содержания варианта  $XL_{00}$  мы вправе выделить резкий «скачок» 1979 г. и, в меньшей степени, — его увеличение в 1984 г. Первое явление мы относим за счет биотопической нестабильности — последовательные выборки 1977 г. взяты в достаточно контрастных экологических водоемах.

В принципе можно отметить сходство сезонных изменений содержания варианта  $XL_0$  в 1984 и в 1985 гг., но значительная часть сопоставляемых выборок различаются недостоверно.

Заслуживает внимания то, что содержание варианта  $XL_0$  в 14 выборках из 17 выше там, где суммированы характеристики обоих полов. Можно предположить, что вклад особей каждого пола в кариофонд популяции неодинаков. Мы намерены полно рассмотреть этот вопрос в дальнейших публикациях.

Содержание варианта  $3R_1$  в популяции достаточно стабильно, но некоторые отмеченные изменения позволяют обнаружить интересный

Таблица 2. Распределение инверсионных генотипов в популяции малярийного комара

Дата	$XL_{00}$	$XL_{01}$	$XL_{11}$	$3R_{00}$	$3R_{01}$
15.07.77	34(29,5)*	14(23,0)*	9(4,5)*	42(41,9)	31(31,3)
11.09.77	8(6,1)	15(18,7)	16(14,1)	29(28,1)	17(18,8)
12.08.78	24(19,5)	33(30,4)	15(13,8)	63(61,4)	29(32,4)
01.06.79	24(18,3)*	13(24,5)*	14(8,3)*	37(39,7)	24(25,9)
22.06.81	32(26,8)	43(53,5)	32(26,8)	117(117,9)	43(41,6)
29.06.84	12(10,1)	28(31,8)	27(25,1)	49(47,3)	28(31,5)
09.08.84	23(25)	54(50)	23(25)	92(93,4)	56(52,9)
19.08.84	17(13,2)	26(33,5)	25(21,2)	62(63,8)	25(21,5)
07.06.85	34(27,3)*	36(49,4)*	29(22,4)*	115(115,2)	32(31,7)
27.06.85	11(7,2)	12(19,6)	17(13,2)	34(34,1)	13(12,6)
03.07.85	14(11,5)	20(25,0)	16(13,5)	65(65,4)	21(19,9)
13.07.85	18(14,5)	22(29,0)	18(14,5)	65(64,8)	27(27,3)
19.08.85	17(14,2)	30(35,1)	25(22,2)	65(66,2)	27(24,5)
21.06.86	24(22,8)	48(50,3)	29(27,8)	96(98,1)	49(44,8)
12.10.86	23(25,7)	51(46,5)	19(21,3)	96(94,5)	28(30,8)
17.07.87	19(13,2)*	22(33,5)*	27(21,2)*	55(53,6)	32(34,6)

Примечание. Значения  $\chi^2$  отражают сравнения распределений, отмеченных (по закону Харди—Вайнберга)

момент: значения показателя доли инвертированных хромосом группируются. Это позволяет выделить 2 уровня, на которых обычно находится этот показатель: приблизительно 15 и 24 %. Ранее сходное явление было нами отмечено для показателя содержания гетерозигот по X-хромосомным вариантам в популяции Голой Пристани (Шуваликов, 1983). Оценивая некоторые флуктуации показателя, мы должны отметить параллельность изменений содержания варианта  $3L_1$  — в 1979 г. поразительную стабильность обоих показателей в первых четырех выборках 1985 г. Однако нередко показатели оказывались в ходе своих изменений в противофазе (1984 г.). Взаимосвязь между вариантами  $3R_1$  и  $3L_1$  неоднозначна, что проявляется и в особенностях их географического распространения в регионе. Например, нижнеднепровские популяции практически утрачивают, как активные компоненты кариофонда, варианты  $3R_1$  и  $3L_1$  (Шуваликов, 1985). В этом случае обе инверсии ведут себя, как единое целое. Но при продвижении от нижнеднепровских популяций на север можно проследить утрату из кариофонда инверсия  $3L_1$  при сохранении на прежнем уровне содержания варианта  $3R_1$ .

Динамика варианта  $3L_1$  в популяции Бехтер своеобразна. С одной стороны, налицо редкая стабильность показателя, впечатление которой не могут разрушить две флуктуации — 79 и 84 гг. С другой стороны, впервые в изучаемой ситуации мы можем отметить тенденцию к увеличению содержания варианта  $3L_1$  — с конца 1985 г. до 1987 г.

Смысл процессов, происходящих в популяции Бехтер, раскроется полнее, если обратиться к данным о распределении инверсионных генотипов (табл. 2). Рядом с показателем реальной частоты генотипа в скобках указано теоретическое значение, вычисленное по закону Харди—Вайнберга. Оценка достоверности выявленных различий проводилась с помощью критерия  $\chi^2$ . Чтобы не перегружать таблицу, мы привели только те значения критерия, которые превышали табличное (6). Отклонения распределений от теоретических имеют 95 %-ю достоверность, одна выборка — 1979 г. — характеризуется 99 %-й достоверностью отклонений. Данные по другой, недостаточной по численности выборке 1979 г., в табл. 2 не приводятся.

Как следует из данных табл. 2, в популяции наблюдается хронический дефицит вариантов  $XL_{01}$ -гетерозигот, в 4 случаях достоверный. Явление ранее отмечалось для других популяций запада ареала (Стегний, 1983, Шуваликов, 1985). Наряду с довольно резкими изменениями

## Anopheles messeae из Бехтер Херсонской обл. (реальные частоты)

3R <sub>11</sub>	3L <sub>00</sub>	3L <sub>01</sub>	3L <sub>11</sub>	X*
6(5,8)	43(41,9)	29(31,3)	7(5,8)	8,72
4(3,1)	27(28,3)	22(19,3)	2(3,3)	
6(4,2)	49(49,9)	42(40,0)	7(8,0)	
9(4,2)	39(38,6)	26(26,7)	5(4,6)	11,21
3(3,7)	86(87,5)	67(63,7)	10(11,6)	
7(5,3)	45(45,8)	34(32,4)	5(5,7)	
6(7,5)	89(91,2)	59(54,5)	6(8,1)	
0(1,8)	37(36,6)	39(39,7)	11(10,7)	
2(2,2)	88(87,2)	52(53,3)	9(8,2)	7,24
1(1,1)	27(28,5)	20(16,9)	1(2,5)	
1(1,5)	54(53,2)	29(30,3)	5(4,3)	
3(2,9)	50(53,6)	42(34,7)	2(5,6)	
1(2,3)	42(41,0)	40(42,1)	12(10,9)	
3(5,2)	85(81,0)	49(57,0)	14(10,0)	
4(2,5)	53(50,7)	55(59,8)	20(17,7)	
7(5,6)	27(33,5)**	59(45,7)**	9(15,6)**	8,1 и 7,8**

звездочками. В скобках рядом с реальными приведены теоретически ожидаемые частоты

в содержании гомозиготных вариантов X-хромосомы неравновесность распределения служит показателем деятельности естественного отбора, доказательством различной адаптивной ценности вариантов. Системе X-хромосомы, по всей видимости, отведена главная роль в адаптивных преобразованиях популяционного генофонда, так как все распределения вариантов 3R и 3L равновесны, а единственное достоверное отклонение (избыток гетерозигот 3L<sub>01</sub>) связано именно с той выборкой 1987 г., которая с полным правом должна быть признана аномальной по содержанию варианта 3L<sub>1</sub>.

Главной особенностью представленной картины мы считаем факт успешного поддержания гомеостаза в популяции без использования широко распространенного механизма — сверхдоминирования. Отметим также, что самой редкой в популяции всегда являлась инверсия 3R<sub>1</sub>, самой распространенной — XL<sub>0</sub>. Это соотношение ни разу не было нарушено, что доказывает устойчивость основных параметров популяции.

Новиков Ю. М. Взаимодействие инверсии в популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Fall.; дифференциация его кариофонда и механизмы поддержания популяционного генетического гомеостаза // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. — Л., 1980. — С. 49—50. — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 95).

Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Адаптивная ассоциация инверсий в природной популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. // Генетика. — 1979. — 15, № 6. — С. 1033—1041.

Плешкова Г. Н., Стегний В. Н., Новиков Ю. М., Кабанова В. М. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. III Временная динамика концентрации инверсий в популяции центра ареала // Там же. — 1978. — 14, № 12. — С. 2169—2176.

Стегний В. Н. Генетические механизмы адаптации и видообразования двукрылых насекомых (на примере малярийных комаров): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Новосибирск, 1983. — 32 с.

Стегний В. Н., Кабанова В. М., Новиков Ю. М. Кариотипическое исследование малярийного комара // Цитология. — 1976. — 18, № 6. — С. 760—766.

Шуваликов В. Б. Динамика инверсионного полиморфизма в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. Нижнего Приднепровья // Вестн. зоологии. — 1983. — № 5. — С. 75—77.

Шуваликов В. Б. Устойчивость инверсионного полиморфизма в популяциях *Anopheles messeae* Fall. в юго-западной части его ареала // Там же. — 1985. — № 4. — С. 45—51.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
АН УССР (Киев)

Получено 11.08.89

**Inversion Polymorphism in Anopheles messe Populations of the Lower Dnieper Area. Communication 1.** Schuvalikov V. B., Bondar N. V.— Vestn. zool., 1991, N 1.— Results of a study of 2 karyologically similar populations of *Golaya Pristan* and *Bekhter*. Inversion polymorphism dynamics is analyzed for *Bekhter* population.

УДК 598.842 : 591.56(674.6)

А. Ф. Ковшарь, Б. М. Губин

## ПУСТЫННАЯ СЛАВКА В КАЗАХСТАНЕ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАЗМЕЩЕНИЕ, ГНЕЗДОСТРОЕНИЕ

Несмотря на широкое распространение в пустынях Средней Азии и Южного Казахстана, пустынная славка (*Sylvia nana* Hemprg. et Erlenberg) остается малоизученной птицей. После первого детального описания внешнего вида этой птицы, ее гнезд и яиц Н. А. Зарудным (1896, 1915) никто специальным изучением образа жизни ее не занимался, о чем красноречиво свидетельствует бедность и отрывочность экологических сведений о ней в большинстве сводных фаунистических работ (Шнитников, 1949; Рустамов, 1954; Волчанецкий, 1954).

В 1981—1986 гг. в пустынной зоне Казахстана от песков Кызылкум до Зайсанской котловины осмотрено 94 гнезда пустынной славки, у которых проведено 76 ч наблюдений по методике, опубликованной ранее (Ковшарь, 1981). Основные сведения собраны в апреле—мае 1982 г. в пустыне Сарыишикотрау на правом берегу низовой реки Или (Южное Прибалхашье). В сборе их принимали участие О. В. Белялов, А. С. Левин и В. В. Лопатин, которым приносим искреннюю признательность.

**Распространение, биотоп, численность.** Вдоль восточной кромки песков Кызылкум пустынная славка гнездится везде, но численность ее резко колеблется по годам. Так, в урочище Баймахан (90 км юго-западнее ст. Арысь) в 1985—1987 гг. встречались всего по 2—3 одиночки ежегодно, а в 1989 г. она стала обычным гнездящимся видом, как в начале столетия (Зарудный, 1915). Севернее численность примерно такая же: в 1984 г. она была обычной на широте Кзыл-Орды и в районе старого русла Жанадарьи. В Арыкумской впадине с 18.05 по 19.06. 1984 г. за 10 ч учетов обнаружено одно гнездо, один выводок и 3 одиночки.

В северных предгорьях Каратау и Бетпак-Дале она обычна, а местами даже многочисленна, как и в песчаных пустынях Южного Прибалхашья — от песков Сарыишикотрау до массива Каракум у восточной оконечности Балхаша. Есть она и в гамаде правобережья среднего течения р. Или, и на глинисто-щебнистой равнине Джунгарских ворот, где мы встретили пару 24.06. 1986 г. Восточнее оз. Алаколь ни разу не отмечена — здесь проходит граница ареала.

Основные биотопы — глинисто-щебнистые плакоры с низкорослой польно-солянковой растительностью (Бетпак-Дала, Устюрт, предгорья Каратау, Джунгарские ворота) и песчаные массивы, поросшие саксаулом, жузгуном и другими кустарниками (Кызылкум, Каракум, Муюнкум и др.).

В орнитокомплексах боялычевых ассоциаций Бетпак-Далы пустынная славка занимает 4-е место по встречаемости и 5-е — по численности после трех видов жаворонков (малого, серого, двупятнистого) и пустынной каменки. Абсолютные показатели численности для разных биотопов Бетпак-Далы следующие: боялычники — 3,5 особей/ч; чинк с кустарником — 4,6; зарастающие такыры — 0,3; засоленные участки — 0,8; гамада с тасбиюргуном — 1,6; островки саксаула — 1,6; пески Катынкум по левобережью р. Сарысу — 6,7 особей/ч.

В песчаных массивах предпочитает места с разреженными кустарниками, где меньше численность славки-завирушки. В таких участках