

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИИ КЛАСПЕТ ГИПОПИГИЕВ САМЦОВ МАЛЯРИЙНЫХ КОМАРОВ КОМПЛЕКСА *ANOPHELES MACULIPENNIS*

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов ведущей научной школы РФ (проект НШ-4283.2006.4), РФФИ № 06-04-96965 и целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы (2006–2008 гг.)» (проект РНП.2.2.1.1.2038)

Исследовано вооружение класпет гипопигиев восьми палеарктических видов малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis*. Наибольшая изменчивость наблюдается для дорсальных шипов. Проведен морфологический анализ гениталий самцов на основе филогении комплекса. Полученные данные соотносятся с теориями происхождения видов внутри этого комплекса.

Строение гипопигиев самцов часто является одним из диагностических признаков для многих двукрылых насекомых. Этот признак используется для идентификации и у кровососущих комаров. До сих пор вопрос о морфологии гениталий самцов комаров палеарктического комплекса *An. maculipennis* рассмотрен недостаточно полно. Имеются лишь данные о нескольких популяциях, собранные З.М. Денисовой [1–3]. Количество и форма шипов на класпетах гипопигиев у малярийных комаров этого комплекса очень варьируют [2–4].

Количественная изменчивость морфологических признаков в процессе видообразования является одним из наименее изученных разделов, хотя при описании новых видов систематики пользуются именно морфологическими признаками [5]. Изучение вариаций гипопигиев самцов близкородственных видов позволяет количественно оценить изменчивость органа в процессе дивергенции видов – двойников.

Мы поставили перед собой задачу изучить морфологию вооружения класпет гипопигиев самцов восьми близкородственных видов комаров комплекса *maculipennis*: *An. beklemishevi* Stegnii et Kabanova, 1976; *An. messeae* Falleroni, 1926; *An. maculipennis* Meigen, 1818; *An. melanoon* Hackett, 1934; *An. artemievi* Gordeev et al., 2005; *An. sacharovi* Favre, 1903; *An. martinius* Shingarev, 1926; *An. atroparvus* van Thiel, 1923.

Материал и методики

Материалом для работы служили комары, выведенные в лаборатории из яиц соответствующих видов. Яйца были получены от самок, собранных на дневках в летнее время. Места сборов самок и количество просмотренных класпет отражены в табл. 1. Препараты изготавливали следующим образом. Отделяли последние сегменты брюшка на предметном стекле, погружали их на минуту в 96% спирт, а затем на несколько часов в 10% раствор едкого кали. После промывания объекта в воде проводили его через спирты возрастающей крепости, обезвоживали 96% спиртом, просветляли в гвоздичном масле и заключали в канадский бальзам [6]. Использовали и несколько иную методику, когда после проведения через спирты и обезвоживания объекты сразу заключались в Euparal под покровное стекло. Поскольку класпеты одного гипопигия редко бывают симметричны по строению, то каждая класпета считалась за отдельный вариант. Исследование класпет проводилось на микроскопе Olympus CX-21.

Результаты и обсуждение

Класпеты гипопигиев несут на себе несколько видов шипов, обозначение которых дано раньше другими авторами [2, 4, 7, 8].

Верхушечные шипы носят название апикальных (*a*), снаружи от них располагаются дорсальные шипы (*d*), а внутрь – вентральные (*v*). Между последним и *a*-шипом располагается волосок «*s*». Число, форма, величина и положение шипов подвержены многочисленным вариациям. По форме шипы принято подразделять на острые, заостренные и тупые [2] (рис. 1).

Наибольших вариаций в числе, форме, различных комбинаций друг с другом достигают дорсальные шипы. Остальные шипы мало изменчивы. Так, *a*-шип, как правило, один, острый (табл. 2). У шести из восьми исследованных видов комплекса встречались шипы заостренной формы. Тупые апикальные шипы в небольшом количестве были замечены у *An. atroparvus* и *An. beklemishevi*. Изредка этот шип может отсутствовать у *An. beklemishevi* и *An. messeae*, причем у последнего во всех случаях на его месте находится волосок «*s*» на бугорке. У *An. messeae*, *An. atroparvus*, *An. martinius* и *An. sacharovi* отмечались случаи его удвоения. З.М. Денисовой [1–3] были исследованы гипопигии *An. atroparvus*, *An. messeae*, *An. maculipennis*, *An. sacharovi*. Особи *An. sacharovi* были собраны в окрестностях Самарканда, где, как было показано последующими цитогенетическими исследованиями, этот вид не обитает [9]. Вероятнее всего, речь идет об *An. martinius*, имеющем сходную морфологию с *An. sacharovi* на всех стадиях развития, включая стадию яйца, на которой возможна дифференциация видов комплекса. Поэтому в дальнейшем мы будем сопоставлять свои данные по *An. martinius* с данными Денисовой [2, 3] по *An. sacharovi*. На гипопигиях представителей этого вида ею не было встречено удвоения *a*-шипа, но отмечены случаи его уменьшения. Подобной модификации у *An. martinius* нами не было замечено.

Мало изменчив и вентральный шип (*v*). В основном у всех видов он острый, тонкий, немного меньше апикального (табл. 3). Лишь у *An. melanoon* была замечена модификация *v*-шипа, который был длиннее апикального. У *An. atroparvus* и *An. artemievi* встречались класпеты с заостренным вентральным шипом. У *An. artemievi* этот шип может быть тупой формы (см. табл. 3). З.М. Денисова [3] отмечала случаи удвоения *v*-шипа у *An. messeae*.

Места, даты выборок и количество просмотренных класпет гипопигиев самцов восьми видов комплекса *Anopheles maculipennis*

	Вид	Место сбора	Дата сбора	Количество класпет
1	<i>An. maculipennis</i>	г. Солнечногорск, Московская обл.	3.07.2005	19
2	<i>An. melanoon</i>	Сочи, совхоз «Россия»	07.11.1991	13
3	<i>An. atroparvus</i>	Лабораторная культура	10.08.2004; 20.07.2005; 2.02.2006	205
4	<i>An. martinus</i>	Респ. Узбекистан, г. Ташауз	30.06.1976	62
5	<i>An. sacharovi</i>	Лабораторная культура	05.01.1993	10
6	<i>An. messeae</i>	п. Коларово, Томская обл.	26.07.2002; 15.07.2003; 18.06.2004	63
		п. Тегульдэт, Томская обл.	28.07.2002; 9.06.2004	16
		д. Михайловка, Томская обл.	8.08.2002; 9.06.2003; 7.07.2003	10
		г. Солнечногорск, Московская обл.	3.07.2005	60
7	<i>An. beklemishevi</i>	п. Коларово, Томская обл.	26.07.2002; 15.07.2003; 18.06.2004	130
		п. Тегульдэт, Томская обл.	28.07.2002; 9.06.2004	12
		д. Михайловка, Томская обл.	8.08.2002; 9.06.2003; 7.07.2003	9
8	<i>An. artemievi</i>	Респ. Кыргызстан, п. Кызыл-Кия, Майлууусуукский р-н, Джалал-Абадская обл.	19.06.2006	5

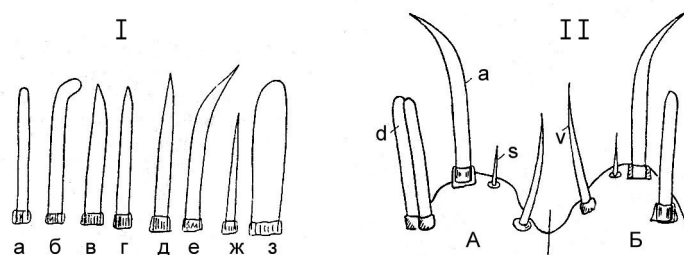


Рис. 1. Формы дорсальных шипов на класпетах гипопигиев самцов комплекса *maculipennis* (I). II – вариант класпет гипопигия самца [2]. Обозначения: а, б – тупые шипы; в, з – заостренные; д, е, ж – острые; з – пластинковидный шип. А, Б – соответственно левая и правая класпеты гипопигия (соединены произвольно): а – апикальный шип; в – вентральный шип; s – волосок; d – дорсальный шип

Таблица 2

Модификации апикального шипа

Вид	Количество класпет	Острый	Заостренный	Тупой	Отсутствует
		Доля, %, f ± Sf			
<i>An. beklemishevi</i>	152	91,5±2,3	5,3±1,8	2,6±1,3	0,6±0,6
<i>An. maculipennis</i>	19	94,7±5,1	5,3±5,1	–	–
<i>An. martinus</i>	61	100,0	–	–	–
<i>An. melanoon</i>	13	84,6±10	15,4±10,0	–	–
<i>An. atroparvus</i>	205	97,0±1,2	2,5±1,0	0,5±0,5	–
<i>An. messeae</i>	143	95,1±1,8	–	–	4,9±1,8
<i>An. artemievi</i>	5	80±17,8	20,0±17,8	–	–
<i>An. sacharovi</i>	10	100,0	–	–	–

Таблица 3

Модификации вентрального шипа

Вид	Количество класпет	Острый	Длинный острый	Тупой	Заостренный
		Доля, %, f ± Sf			
<i>An. beklemishevi</i>	146	100,0	–	–	–
<i>An. maculipennis</i>	17	100,0	–	–	–
<i>An. martinus</i>	57	100,0	–	–	–
<i>An. melanoon</i>	8	87,5±11,7	12,5±11,7	–	–
<i>An. atroparvus</i>	148	98,0±1,1	–	–	2,0±1,1
<i>An. messeae</i>	125	100,0	–	–	–
<i>An. artemievi</i>	5	60,0±21,9	–	20,0±17,8	20,0±17,8
<i>An. sacharovi</i>	10	100,0	–	–	–

Нами подобного не было встречено ни у одного из исследованных видов. Вентральный шип у *An. atroparvus* и *An. melanoon* находится на внутренней по-

верхности класпет. У остальных видов он часто располагается на небольшом бугорке не на самом краю класпеты, а на ее теле.

Волосок «s» в большинстве случаев одинаков у рассматриваемых видов (табл. 4). У *An. atroparvus* и *An. messeae* встречается наибольшее количество его вариаций, такие как длинный тонкий или утолщенный, короткий утолщенный волосок. Уменьшенный волосок встретился и у *An. martinius*. У *An. beklemishevi* может встретиться длинный утолщенный «s»-волосок. Редкое отсутствие волоска было замечено у *An. messeae*, *An. beklemishevi* и *An. melanoon*. У последнего вида встречалось его удвоение. Но процент нормальных волосков у всех видов довольно высок. Замечены интересные отклонения в расположении волоска у *An. messeae* – он может располагаться на месте апикального шипа, на небольшом возвышении или бугорке (при этом *a*-шип отсутствует). По данным Денисовой [2], у некоторых особей *An. atroparvus* волосок «s» был увеличен до размеров апикального шипа. У нас таких

вариаций не встречалось ни у одного из рассмотренных видов. У *An. martinius* она отмечает значительные вариации числа и величины этого волоска: высокий процент (30,8%) увеличенных волосков (в том числе до размеров апикального) и двойных (10,6%), а также его отсутствие в двух случаях.

Как говорилось выше, наибольшую изменчивость имеют дорсальные шипы. Эти шипы варьируют в числе, форме, комбинации друг с другом. Им и было уделено особое внимание.

Как показали наши исследования, одиночные дорсальные шипы обычны для *An. messeae* и *An. artemievi*. З.М. Денисовой [2] было отмечено, что у *An. atroparvus* одиночные *d*-шипы встречаются редко, а процент двойных *d*-шипов выше всего – 77% случаев. У культивируемых нами комаров *An. atroparvus* количество одинарных и двойных шипов примерно равное (рис. 2).

Таблица 4

Модификации волоска «s»

Вид	Количество класпет	2 нормальных	Нормальный	Длинный утолщенный	Длинный тонкий	Короткий утолщенный	Отсутствует
		Доля, %, $f \pm Sf$					
<i>An. beklemishevi</i>	149	–	96,6 $\pm$ 1,5	1,4 $\pm$ 1,0	–	–	2,0 $\pm$ 1,1
<i>An. maculipennis</i>	19	–	100,0	–	–	–	–
<i>An. martinius</i>	59	–	92,2 $\pm$ 3,8	–	–	6,8 $\pm$ 3,8	–
<i>An. melanoon</i>	13	15,4 $\pm$ 10,0	69,2 $\pm$ 12,8	–	–	–	15,4 $\pm$ 10,0
<i>An. atroparvus</i>	182	–	95,0 $\pm$ 1,6	1,6 $\pm$ 0,9	2,9 $\pm$ 1	1,0 $\pm$ 1	–
<i>An. messeae</i>	134	–	89,1 $\pm$ 2,5	0,7 $\pm$ 0,7	1,3 $\pm$ 1,0	8,2 $\pm$ 2,2	0,7 $\pm$ 0,7
<i>An. artemievi</i>	5	–	100,0	–	–	–	–
<i>An. sacharovi</i>	10	–	100,0	–	–	–	–

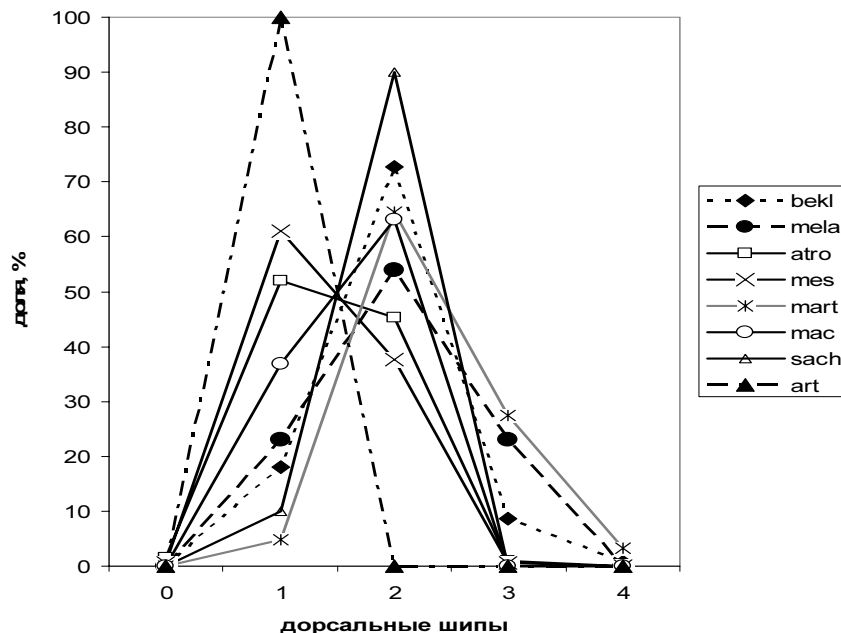


Рис. 2. Изменчивость количества дорсальных шипов у восьми видов комплекса *An. maculipennis*
По оси абсцисс отмечено количество *d*-шипов на одной класпете; по оси ординат – встречаемость вариантов в %.
bekl – *An. beklemishevi*; mac – *An. maculipennis*; mart – *An. martinius*; mela – *An. melanoon*; atro – *An. atroparvus*;
mes – *An. messeae*; art – *An. artemievi*; sach – *An. sacharovi*

Нами встречены класпеты, на которых этот шип отсутствовал совсем, тогда как, по литературным данным [3], *d*-шипы могут отсутствовать только у *An. messeae*. Для *An. sacharovi*, *An. martinius*, *An. beklemishevi*, *An. ma-*

culipennis и *An. melanoon* характерно преобладание двойных дорсальных шипов (см. рис. 2). Для *An. maculipennis* по этому признаку наши данные подтверждают сведения других авторов [3]. Тройные *d*-шипы встречались у

An. martinius, *An. melanoon*, *An. beklemishevi*, по форме у всех видов преобладал вариант с тремя острыми шипами (рис. 3). Наибольшее число *d*-шипов (4) нами наблюдалось у *An. martinius* и у *An. beklemishevi* (см. рис. 2) в комбинации 1 заостренный и 3 острых во всех случаях. Денисовой [2] был отмечен вариант для *An. martinius* – комбинация 1 острый и 3 тупых. Ею было замечено наличие четырех *d*-шипов (2 тупых и 2 острых) на класпете

An. messeae [3]. У *An. messeae* она также обнаружила гипопигии, несущие очень широкие тупые (пластинковидные) *d*-шипы. У *An. maculipennis* Денисовой были встречены варианты с тремя и пятью дорсальными шипами в комбинации 2 острых, 1 заостренный, 2 тупых. В целом для этого вида отмечается наличие сложных наборов разных шипов по числу, форме, размеру [3]. Нами подобного многообразия *d*-шипов у *An. maculipennis* не отмечалось.

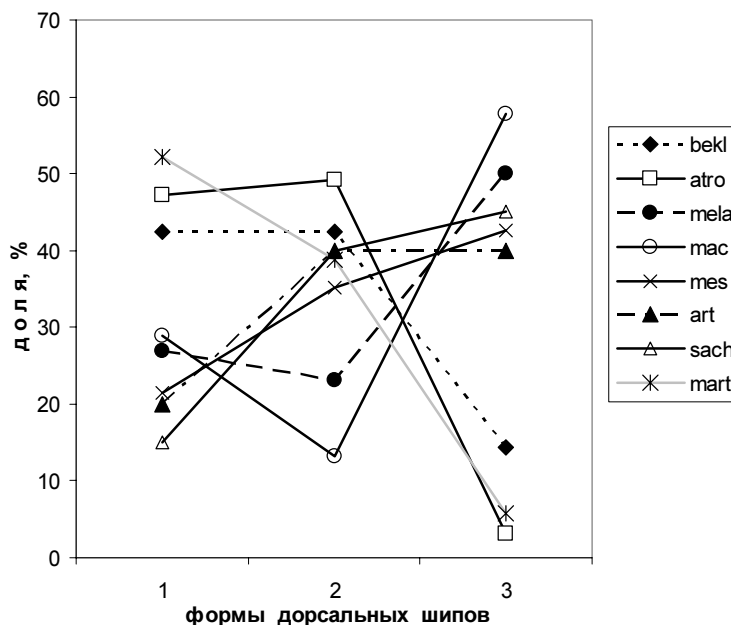


Рис. 3. Изменчивость формы дорсальных шипов у восьми видов комплекса *maculipennis*. По оси абсцисс отмечены формы *d*-шипов (1 – острый; 2 – заостренный; 3 – тупой); по оси ординат – их встречаемость у видов, в %. Обозначения видов такие же, как на рис. 2

Интересен тот факт, что у *An. beklemishevi* тупые шипы встречались только среди одиночных и двойных *d*-шипов, в случаях с тремя и четырьмя *d*-шипами шипов тупой формы не было.

Заметно преобладание тупых дорсальных шипов по сравнению с острыми и заостренными у *An. maculipennis*, *An. melanoon*, *An. sacharovi* и *An. messeae*. Полученные сведения по *An. messeae* подтверждают литературные данные [3]. Очень редки тупые дорсальные шипы на класпетах у *An. beklemishevi*, *An. martinius*, *An. atroparvus* (см. рис. 3). З.М. Денисовой [2] лишь в одном случае – в комбинации с заостренным для *An. atroparvus* было отмечено наличие тупого *d*-шипа. Только для этого вида нами отмечено некоторое преобладание заостренной формы дорсальных шипов над острой и заостренной (см. рис. 3).

У *An. beklemishevi* преобладают класпеты с двумя заостренными и двумя острыми *d*-шипами. У *An. atroparvus* отмечено преобладание одиночных острых и заостренных шипов (что соотносится с литературными данными [2]); среди двойных *d*-шипов наиболее часты варианты класпет с двумя заостренными и двумя острыми шипами. У *An. martinius* чаще встречаются двойные острые шипы и в комбинации острый с заостренным. Одинарные тупые и заостренные шипы характерны для *An. messeae* и *An. artemievi*. Класпеты с двойными тупыми шипами часто встречаются у *An. sacharovi* и *An. melanoon*. Для последнего также нередки

варианты с двойными заостренными, одинарными тупыми и тройными острыми дорсальными шипами. Для гипопигиев *An. maculipennis* характерно преобладание двойных *d*-шипов в комбинации тупой с острым и одинарным тупой.

Признак вооружения класпет гипопигиев самцов варьирует в довольно широких пределах, поэтому не может быть использован для индивидуального определения особей. Однако общая картина изменчивости характерна для каждого вида. Мы проанализировали полученные данные и сопоставили их со схемами филогении комплекса *An. maculipennis* [9, 10]. Согласно схемам *An. atroparvus* и *An. beklemishevi* имеют неарктическое происхождение, возможно, это и обуславливает схожесть их кривых, отражающих встречаемость дорсальных шипов разной формы (см. рис. 3). Среди палеарктических видов филогенетически исходным является один из видов группы *atroparvus* – *labbranchiae*. Далее видообразование осуществлялось по двум направлениям: *melanoon* – *maculipennis* – *messeae* и *sacharovi* – *martinius*. Положение нового представителя комплекса *An. artemievi* в схемах филогении еще не ясно. Виды каждой из групп характеризуются очень большим сходством в морфологии личинок и имаго.

По дисковой структуре политенных хромосом слюнных желёз *An. artemievi*, *An. maculipennis*, *An. melanoon* образуют группу гомосеквентных видов [9, 11]. Виды *An. maculipennis* и *An. melanoon* имеют общие

характеристики преобладания на класпетах двойных *d*-шипов и редкой встречаемости этих шипов заостренной формы (см. рис. 2, 3). *An. artemievi*, входящий в эту же группу гомосеквентных видов, морфологически сильно отличается от *An. maculipennis* и *An. melanoon*. По внешним признакам всех возрастных стадий этот вид более близок группе *sacharovi – martinus* [11, 12]. По ранее изученным признакам [12], в том числе по результатам настоящей работы (см. рис. 2, 3) этот вид, скорее всего, занимает промежуточное положение меж-

ду двумя направлениями видообразования в схеме филогении комплекса.

Сравнительные данные по гипопигиям восьми изученных видов показывают, что наибольшей изменчивости подвержены дорсальные шипы класпет. Изменчивость морфологических признаков класпет весьма значительна и в пределах одного вида. По всей видимости, в процессе видообразования у видов-двойников комплекса *maculipennis* не происходило значительной дивергенции по признаку строения гипопигиев самцов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Денисова З.М. Изменчивость гипопигиев *An. maculipennis messeae* в популяции Марбумстроя (Марийская АССР) // Вопросы физиологии и экологии малярийных комаров. 1940. № 1. С. 113–119.
2. Денисова З.М. Материалы по изучению вариаций гипопигиев самцов *An. maculipennis atroparvus* Thiel и *An. maculipennis sacharovi* Favre // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1948. Т. 17, № 3. С. 221–227.
3. Денисова З.М. Вариации гипопигиев самцов некоторых подвидов малярийного комара *An. maculipennis* // Энтомологическое обозрение. 1964. Т. 43, № 4. С. 815–822.
4. Shute P.G. The Value of the External Spine of the Harpago in Identifying Varieties of *Anopheles maculipennis* // Parasitology. 1935. Т. 27, № 4. Р. 561–563.
5. Куликов А.М., Мельников А.И., Горностаев Н.Г., Митрофанов В.Г. Дивергенция видов дрозофил группы *virilis* по форме фаллуса // Докл. академии наук. 2001. Т. 376, № 6. С. 841–843.
6. Гуцевич А.И., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. Комары (семейства Culicidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука, 1970. Т. 3, вып. 4. 384 с.
7. Martini E. The hypopygia of certain *Anopheles* (Diptera, Culicidae) // Proc. Entom. Soc. Washington, 1933. Т. 35, 15. Р. 61–67.
8. Vargas L. *Anopheles earlei* Vargas, 1942, n. sp. norteamericana del grupo *maculipennis* // Oficina Sanitaria Panamericana (Mex.). 1943. Р. 8–12.
9. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1991. 131 с.
10. White G.B. Systematic Reappraisal of the *Anopheles maculipennis* Complex // Mosquito Systematics. 1978. № 10, 1. Р. 13–44.
11. Гордеев М.И., Званцов А.Б., Горячева И.И. и др. Описание нового вида *Anopheles artemievi* sp. n. (Diptera, Culicidae) // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 2005. № 2. С. 4–5.
12. Сибатаев А.К., Шабанова Ю.В. Малярийные комары Республики Кыргызстан // Вестник Том. гос. ун-та. 2007. № 296. С. 227–231.

Статья поступила в редакцию журнала 29 ноября 2006 г., принята к печати 20 декабря 2006 г.