

pismavavilov.ru

doi 10.18699/letvjgb-2025-11-18
Обзор

Видообразование, цитогенетика и системные мутации в исследованиях В.Н. Стегния

И.К. Захаров¹✉, О.В. Ваулин^{1,2}

Аннотация. Научная и педагогическая деятельность Владимира Николаевича Стегния связана с Томским государственным университетом. Основные направления исследований проведены на малярийных комарах палеарктической части группы *Anopheles maculipennis*. Построена схема хромосомной эволюции для этих видов. Большой пласт работ посвящен хромосомному полиморфизму внутри *Anopheles messeae* s.l., рассматриваемого как цельный вид. Выявленные на видах родов *Anopheles* и *Drosophila* паттерны мест прикрепления хромосом к ядерной оболочке в клетках трофоцитов яичников привели к формированию концепции системных мутаций (вариации идеи сальтационного видообразования). Различные результаты научной деятельности В.Н. Стегния могут рассматриваться неоднозначно: или как фундамент для будущих исследований, или же как объект для аргументированной критики. Необходимо отметить, что созданная им научная школа занимает ключевое положение в российских исследованиях генетики и цитогенетики кровососущих комаров.

Ключевые слова: цитогенетика; хромосомы; системные мутации; виды рода *Anopheles*; адаптация; Томский государственный университет; В.Н. Стегний

Для цитирования: Захаров И.К., Ваулин О.В. Видообразование, цитогенетика и системные мутации в исследованиях В.Н. Стегния. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(3):132-137. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-18

Финансирование. Работа выполнена по бюджетному проекту ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022-0015.

Review

Speciation, cytogenetics and system mutations in the studies of V.N. Stegnii

I.K. Zakharov¹✉, O.V. Vaulin^{1,2}

Abstract. Vladimir N. Stegniy's scientific and pedagogical work is associated with Tomsk State University. His research focused on malaria mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group in the Palearctic region. He construct a chromosomal evolution scheme for these species. A significant part of his studies focuses on chromosomal polymorphism within *Anopheles messeae* s.l. (considered as a single species). The patterns of chromosome attachment sites to the nuclear membrane in ovarian nurse cells revealed in the *Anopheles* and *Drosophila* genera led appearing the concept of systemic mutations (a variation of the saltational speciation idea). The results of V.N. Stegniy's scientific work can be viewed ambivalently, either as a foundation for future research or as an object of reasoned criticism. It should be noted that the scientific school he established plays a central role in Russian research on the genetics and cytogenetics of blood-sucking mosquitoes.

Key words: cytogenetics; chromosomes; systemic mutations; *Anopheles* species; adaptation; Tomsk State University; V.N. Stegnii

For citation: Zakharov I.K., Vaulin O.V. Speciation, cytogenetics and system mutations in the studies of V.N. Stegnii. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Lett Vavilov J Genet Breed*. 2025;11(2):132-137. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-18 (in Russian)

Funding. The work was carried out under the budget project of the ICG SB RAS No. FWNR-2022-0015.

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

✉ zakharov@bionet.nsc.ru

© Захаров И.К., Ваулин О.В., 2025



Владимир Николаевич Стегний (26.09.1946 – 8.12.2023)
Фото из архива кафедры генетики и клеточной биологии ТГУ

Владимир Николаевич Стегний родился в пос. Мальдяк Сусуманского района Магаданской области. Отец – Николай Федорович (1910–1979), геолог по специальности, работал в геолого-разведочных экспедициях и на золоторудных предприятиях на северо-востоке СССР. Мать – Тамара Николаевна Куцаенко (1918–2002), работала бухгалтером. Владимир был младшим ребенком в семье. В 1964 г. он окончил Томский электромеханический техникум. Затем работал техником-технологом, сменным мастером на томском заводе «Эмальпровод».

С 1965 г. В.Н. Стегний обучался на заочном, а с 1967 г. на очном отделении биологического факультета Томского госуниверситета им. В.В. Куйбышева. Окончил университет в 1970 г. по специальности «биология: цитология и генетика» с присвоением квалификации «биолог: преподаватель биологии и химии». Его учителями были Н.Н. Карташова, В.А. Пегель, Т.С. Пестрякова, А.В. Положий. Его дипломная работа «Кариотипы комаров некоторых видов района Среднего Приобья» была выполнена под руководством известного томского цитолога В.М. Кабановой (Кабанова, Карташова, 1972; Кабанова и др., 1972а, б; Стегний, Кабанова, 1978; Новиков, Кабанова, 1979).

С ноября 1970 г. 12 месяцев В.Н. Стегний служил в рядах Советской Армии.

С декабря 1971 г. – младший научный, с января 1978 г. – старший научный сотрудник, с марта 1980 г. – заведующий лабораторией эволюционной цитогенетики НИИ биологии

и биофизики при ТГУ. В 1970-е гг. избирался председателем совета молодых ученых Института.

23 декабря 1976 г. в диссертационном совете Ленинградского госуниверситета им. А.А. Жданова В.Н. Стегний защитил диссертацию «Цитогенетическое исследование видов-двойников *Anopheles* палеоарктического комплекса *maculipennis*» на соискание ученой степени кандидата биологических наук (официальные оппоненты В.С. Кирпичников и Л.А. Чубарева). Утверждено ВАК СССР 23 марта 1977 г. Научными руководителями были Надежда Николаевна Карташова и Татьяна Семеновна Пестрякова.

24 ноября 1983 г. в диссертационном совете Института цитологии и генетики СО АН ССР (Новосибирск) защитил диссертацию «Генетические механизмы адаптации и видообразования двукрылых насекомых (на примере малярийного комара)» на соискание ученой степени доктора биологических наук (официальные оппоненты М.Б. Евгеньев, В.Г. Митрофанов и И.И. Кикнадзе). Утверждено ВАК ССР 6 июля 1984 г. С июля 1983 г. В.Н. Стегний заведующий отделом молекулярной биологии, с февраля 1986 г. по май 1989 г. и с ноября 1994 г. по май 1995 г. – заместитель директора по научно-исследовательской работе, с 12 мая 1995 по 1998 г. – директор НИИ биологии и биофизики при ТГУ.

В.Н. Стегний одновременно, по совместительству с сентября 1995 г. – профессор кафедры цитологии и генетики, с 2002 г. – заведующий кафедрой цитологии и генетики биологического факультета ТГУ (до марта 2003 г. – по со-

вместительству). Ученое звание профессора по специальному «генетика» ему было присвоено Президиумом ВАК СССР 5 января 1996 г.

В 1968 г. в образованном НИИ при Томском госуниверситете была открыта лаборатория цитологии и генетики под руководством профессора Н.Н. Карташовой. Затем лаборатория была переименована в лабораторию эволюционной цитогенетики, которую с 1980 г. возглавил ее ученик В.Н. Стегний. С открытием лаборатории многие темы кафедры и лаборатории стали общими. На кафедре и лаборатории по инициативе и под руководством Н.Н. Карташовой были развернуты цитогенетические исследования природных популяций растений и насекомых.

Основные научные исследования В.Н. Стегния и его научной школы связаны с группой близких видов палеарктических малярийных комаров – комплекса *An. maculipennis* (Стегний, 1991; Шарахов, Шарахова, 2025). В настоящее время наиболее часто используемое название этой группы – подгруппа (subgroup) *An. maculipennis* Linton, 2004 (Harbach, 2004). Большая часть поздних советских и российских исследований этой группы комаров связана с научным коллективом, проводивших свои исследования под руководством В.Н. Стегния. Подобно многим другим Diptera, политенные хромосомы ряда тканей личинок комаров рода *Anopheles* имеют специфический рисунок – поперечную исчерченность» (чередование темных и светлых участков (полос). Эти видимые цитологические маркеры расположения порядка генов позволяют использовать хромосомные перестройки (прежде всего инверсии) как полиморфные популяционно-генетические признаки или же (в случае дискретных различий между группами) – как видоспецифические. При анализе хромосомных перестроек был открыт холодолюбивый вид *An. beklemishevi* Stegnii et Kabanova, 1976. В 1979 г. для среднеазиатских малярийных комаров из синонимов *An. sacharovi* Favre, 1903 был восстановлен вид *An. martinius* Schingarev, 1926 (Стегний, 1991). В дальнейшем в подгруппе *An. maculipennis* было выделено ещё несколько видов уже с помощью молекулярно-генетических методов. При участии выпускника кафедры цитологии и генетики ТГУ М.И. Гордеева был выделен среднеазиатский *An. artemievi* (Гордеев и др., 2005).

Очень сложная и неоднозначная ситуация связана с видом *An. messeae* Falleroni, 1926 и его дроблением. Этот таксон имеет очень обширное распространение почти по всей Палеарктике и характеризуется набором полиморфных хромосомных перестроек (инверсий). Эти инверсии неравномерно распределены по ареалу, а также неслучайно комбинируются у особей в пределах популяций. В.Н. Стегний полагал, что такой паттерн изменчивости формируется в результате действия отбора внутри единого полиморфного вида. В 2001 г. вышла работа, в которой, на наш взгляд, было убедительно показано, что вид *An. messeae* состоит из двух видовых форм, дискретно различающихся по паттернам ДНК-повторов, частотам хромосомных перестроек, ареалам и экологии (Новиков, Шевченко, 2001). Можно считать общепринятым, что таксон, ранее обозначаемый как *An. messeae*, фактически является парой близких видов – *An. messeae* s.s. и *An. daciae* Lynton et al., 2004 (Harbach, 2004;

Nicolescu et al., 2004). Но Владимир Николаевич оставался убеждён в том, что *An. messeae* является цельным видом со сложной структурой.

Результаты полногеномного секвенирования подтвердили обоснованность разделения комаров *An. messeae* s.l. на два криптических вида с неполной репродуктивной изоляцией (Naumenko et al., 2020). Позже, было показано, что кроме различия между *An. messeae* и *An. daciae* по частотам хромосомных перестроек, внутри этих видов действительно существуют географические градиенты по этим частотам (Brusentsov et al., 2022).

В.Н. Стегнем была предложена схема хромосомной эволюции для палеарктической ветви группы *maculipennis* (Стегний, 1991). Она была построена на основании видимых рисунков дисков на политенных хромосомах и, в общем случае, соответствовала данным об эволюции группы, полученным другими авторами (Ваулин, Новиков, 2016). Что касается хромосомной эволюции внутри *An. messeae* s.l., Владимир Николаевич предположил, что порядок дисков, обозначенный как X_0 является предковым в группе, затем от него произошёл вариант X_1 , а от последнего – вариант X_2 . Имеющие большую разрешающую способность молекулярно-цитогенетические исследования группы *maculipennis* указали на ошибочность такой системы реконструкции филогенеза, разместив как предковый для *An. messeae* s.l. вариант X_1 . Этот вариант хромосомы является общим для обоих видов *An. messeae* s.l., тогда как вариант X_0 – встречается только у *An. daciae* (Naumenko et al., 2020; Soboleva et al., 2024). Такие результаты можно рассматривать и как развитие работ В.Н. Стегния, или же – как их опровергающие.

Системные мутации

Проводимые В.Н. Стегнем исследования политенных хромосом показали неслучайное их расположение в ядре и системность в местах их прикрепления к ядерной оболочке. Было показано, что паттерны мест прикрепления политенных хромосом трофоцитов яичников видоспецифичны, как для комаров подгруппы *An. maculipennis*, так и для ряда видов *Drosophila* (Стегний, Вассерлауф, 1994). Примечательно, что для полиморфного цельного *An. messeae* разделения на два паттерна расположения хромосом в ядре выявлено не было (Стегний, 1993). Исследования архитектоники генома В.Н. Стегнем опираются и развивают идеи, высказанные ранее другими исследователями (Мосолов, 1968; Щапова, 1971; Куличков, Жимулев, 1976).

Такая видоспецифичность положения хромосом навела на один из вариантов теории сальтационного (от лат. *saltus* – прыжок, скачок) видеообразования – системных мутаций. Системные мутации – это наследуемые изменения паттерна расположения хромосом в ядре, приводящие к комплексному изменению регуляции генов, и как следствие – к образованию новых видов в течение одного–двух поколений. В соответствии с этой концепцией формирование новых видов или таксонов более высокого ранга – событие, имеющее качественно другую природу, чем микроэволюционные процессы, требующие длительного времени (Стегний, 1993, 1996).

Механизм возникновения новых видов описывается следующим образом. На периферии местообитания вида (скоро, периферии экологической, чем географической) в условиях инбридинга, давления абиотических и биотических факторов среды возрастает частота разного рода «классических» мутаций – генных, хромосомных, геномных. Так же происходят и системные мутации – изменение положения хромосом в ядре. Накопление «классических» мутаций может привести к адаптивному полиморфизму. Скрещивание же потомков особи, несущей системные мутации – приводит к формированию нового вида, с изменённым «гомозиготным» положением хромосом, вследствие этого изменённой регуляцией генов. Сами гены и хромосомные перестройки, будут изогенизированы (как происходящие из инбредной популяции и из одного набора хромосом, для которого и возникла системная мутация), а особи с различными архитектониками генома сразу получат репродуктивную изоляцию (Голубовский, 2000; Стегний, 2022).

Эта концепция позволяет преодолеть затруднение, связанное с постулатами классической синтетической теории эволюции – а именно, необходимость длительного существования переходных форм между видами при отсутствии полноценных наборов адаптивных свойств. Отметим, что сальтационное видеообразование широко распространено в полиплоидных комплексах цветковых растений, где адаптации видов к определённым условиям чередуются с образованием аллополиплоидов, обладающих комплексом признаков, позволяющих считать их отдельными видами. Благодаря широкому применению метода полногеномного секвенирования, в последние десятилетия появилась серия работ о расхождении видов, основанных на концепции «островков видеообразования» (например, Lanzaro, Lee, 2013; Poelstra et al., 2014; Hench et al., 2019). Концепция «островков видеообразования» заключается в том, что расхождение видов начинается с появления комбинации вариаций в единичных генах, или небольших участках хромосом, имеющих ключевое влияние на экологическое расхождение и репродуктивную изоляцию (как правило, это гены, связанные с поведением).

Кроме того, Владимир Николаевич считал, что виды с небольшими ареалами и с низким уровнем изменчивости обладают способностью создавать новые виды, а виды с обширным ареалом и развитым (адаптивным) хромосомным полиморфизмом обладают только способностью к новым адаптациям, но не к созданию новых форм. В противоречие этому, кроме «проблемного» *An. messeae* существует ряд примеров комплексов малодифференцированных видов, имеющих и разделяющих обширные хромосомные полиморфизмы, в частности – пара афrotропических видов *An. gambiae* Giles, 1902 и *An. coluzzii* Coetzee, Wilkerson 2013 (Lanzaro, Lee, 2013); а также комплексы видов мошек *Simulium damnosum* Theobald, 1903 и *Simulium arcticum* Malloch, 1914 (Post et al., 2011; Shields, Procunier, 2019).

По мнению О.В. Ваулина, в лекциях по теории эволюции, читаемых В.Н. Стегнем, было заметно, что автор курса не разделяет представлений о механизмах видеообразования, общепринятых в СТЭ, так как придерживается другой системы взглядов.

Теория системных мутаций как основного механизма сальтационного видеообразования связана с теорией гетерогенезиса, разработанная профессором Томского университета, впоследствии академиком Имп. С.-Петербургской академии наук С.И. Коржинским (1899), опередившим на два года знаменитую мутационную теорию Гуго де Фриза. Как впоследствии оказалось, основой мутационной теории де Фриза послужил механизм расхождения хромосом при реципрокных транслокациях и формирования хромосомных комплексов видового уровня, характерный для рода *Oenothera* (Cleland, 1935, 1962).

В рамках научной школы Стегния:

- оценивалось изменение генетического статуса популяций в зонах антропогенного давления методами цитогенетического анализа;
- изучались механизмы образования системных мутаций и их роль в эволюционных процессах;
- выяснялась роль биотических факторов в регуляции численности малярийных комаров;
- проводились популяционные исследования видов-двойников малярийных комаров России и сопредельных государств;
- изучалось влияние климатических, биотических и антропологических факторов на распространение, видовой и генетический состав комаров;
- выяснялись механизмы адаптации и микроэволюции у представителей изучаемой группы насекомых.

В различных географически удаленных регионах обнаружено продвижение границ распространения южных видов малярийных комаров и их хромосомных рас на север Палеарктики, что может существенно изменить эпидемиологическую ситуацию, так как эти комары относятся к более опасным переносчикам малярии.

Выяснение особенностей адаптации комаров к городской среде – эволюционно новой экологической нише для любых видов животных. На основе изучения экологических характеристик биотопов определяются экологические механизмы отбора особей с определенными генотипами.

В.Н. Стегний несомненно обладал талантом организатора. Педагогическая работа как штатного работника университета занимала у него много времени. Чтение лекционных курсов по теории эволюции и эволюционной генетике, а также авторский курс для студентов-генетиков «Популяционная генетика». Административная работа в должности директора НИИ биологии и биофизики при Томском государственном университете им. В.В. Куйбышева, заведование отделом молекулярной биологии и биофизики и лабораторией цитогенетики, исполнение обязанностей проректора по научной работе (1998–2003 гг.) и заведование кафедрой цитологии и генетики ТГУ также требовала постоянного внимания и много сил с его стороны.

В.Н. Стегний разработал для Министерства образования России систему целевой поддержки молодых ученых со степенью кандидата наук – трехлетнюю «преддокторантuru», которая успешно функционирует в ТГУ.

Многочисленные дипломные работы и аспирантские диссертации, научные программы и проекты прошли экспертизу Владимира Николаевича. Это свидетельствует о его

научном авторитете. Обычно эта сфера деятельности ученого остается в тени.

В.Н. Стегний достойно представлял отечественную науку, выступая с докладами и публикуя результаты своих работ в научных трудах конгрессов (Электронная библиотека): на XIV Международном генетическом конгрессе (Москва, 1978), International developments in the genetics of insects (Italy, 1982), V International congress of systematical evolution biology (Budapest, Hungary, 1990), XX International congress of entomology (France, Italy, 1996), 10th European SOVE meeting (Strasburg, France, 1996). Он принимал участие в работе всесоюзного симпозиума по структуре и функции клеточного ядра (Харьков, 1980), Всесоюзных конференциях «Молекулярные механизмы генетических процессов» (Москва, 1983) и «Макроэволюция» (Москва, 1984), III Всесоюзной конференции по генетике и цитологии мейоза (Новосибирск, 1990) и I Всесоюзной конференции по генетике насекомых (Москва, 1990). Участвовал в работе школ-семинаров по генетике и селекции животных «Научные чтения памяти академика Д.К. Беляева» (Новосибирск, 1989) и школы Всемирной организации здравоохранения (Москва, 2002).

Следует отметить роль Владимира Николаевича при проведении и организации научных мероприятий в городе Томске. В 1992 году в Томске проходит Международный симпозиум «Эволюция жизни на Земле», в организации которого В.Н. Стегний принимает активное участие как член оргкомитета. Он организатор научных чтений «Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции», посвященных памяти В.П. Чехова (Томск, 1997). В.Н. Стегний организовал I и II Международные конференции «Проблемы вида и видообразования» (Томск, 2001 и 2002 гг.) и выполнял обязанности организатора школы молодых ученых в рамках этих конференций.

С декабря 1986 по декабрь 2000 года В.Н. Стегний входил в состав докторского диссертационного совета при ИЦиГ СО АН СССР/РАН, был членом кандидатского диссертационного совета в НИИ Медгенетики СО РАМН (оба по специальности «генетика»), возглавлял диссертационный совет в ТГУ (по специальностям «экология, физиология, генетика»). Входил в состав Научного совета РАН по генетике и селекции, был членом Головного совета по фундаментальным проблемам биологии и биотехнологии и Головного совета по охране окружающей среды МО РФ.

В 1982–1994 гг. он член Центрального совета Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова (с 1994 г. – Вавиловское общество генетиков и селекционеров), с 1988 г. – председатель Томского филиала Сибирского отделения этого общества.

Член редакционной коллегии сборника «Успехи современной генетики», издаваемого Отделением общей биологии РАН. С первых лет основания входил в состав редколлегии журнала «Информационный вестник ВОГиС» (с 2011 г. – «Вавиловский журнал генетики и селекции»).

Профессор В.Н. Стегний был научным руководителем 20 кандидатов наук и научным консультантом четырех докторов наук: М.И. Гордеев, В.А. Степанов, А.Н. Кучер и В.Н. Долгин.

Он автор полутора сотен научных трудов, в их числе две монографии (Стегний, 1991, 1993) и два учебных пособия (Стегний, 2018, 2022).

Дети Владимира Николаевича: Андрей (1970 г. рожд.) окончил Софийский технологический университет; Олег (1979 г. рожд.) окончил Военный университет МО РФ; Ольга (1981 г. рожд.), окончила факультет психологии ТГУ; Виталий (1981 г. рожд.), окончил Юридический институт ТГУ.

В.Н. Стегний был отмечен региональными и государственными премиями и наградами: заслуженный деятель науки РФ (2006), лауреат премии Томского государственного университета (1996), лауреат премии Томской области в сфере образования и науки (1996). Награжден медалью АН СССР для молодых ученых (1981), медалью «За заслуги перед Томским государственным университетом» (1998), медалью ордена «За заслуги перед Отечеством» II степени (1998).

Список литературы / References

- Ваулин О.В., Новиков Ю.М. Филогенетические связи между палеарктическими видами *Anopheles* комплекса *maculipennis* (Diptera: Culicidae), установленные при использовании разных методов. Проблема консенсуса. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(5):695–703. doi 10.18699/VJ16.189
- [Vaulin O.V., Novikov Yu.M. Phylogenetic relationships between Palaearctic species of the *Anopheles maculipennis* complex (Diptera: Culicidae) revealed by different approaches and markers. The problem of consensus. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(5):695–703. doi 10.18699/VJ16.189 (in Russian)]
- Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. С.-Петербург, 2000
- [Golubovsky M.D. The Age of Genetics: Evolution of Ideas and Concepts. St. Petersburg, 2000 (in Russian)]
- Гордеев М.И., Званцов А.Б., Горячева И.И., Шайкевич Е.В., Ежов М.Н. Описание нового вида *Anopheles artemievi* sp.n. (Diptera, Culicidae). *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2005;(2):4-5
- [Gordeev M.I., Zvantsov A.B., Goriacheva I.I., Shaikovich E.V., Ezhov M.N. Description of the new species *Anopheles artemievi* sp.n. (Diptera, Culicidae). *Medical Parasitology and Parasitic Diseases*. 2005;(2):4-5 (in Russian)]
- Кабанова В.М., Карташова Н.Н. Кариотипы кровососущих комаров рода *Aedes* (Culicidae, Diptera). *Генетика*. 1972;8(3):47–51
- [Kabanova V.M., Karashova N.N. Karyotypes of some species blood-sucking mosquitoes of *Aedes* genus (Culicidae, Diptera). *Soviet Genetics*. 1972;8(3):317–320]
- Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Стегний В.Н. Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. I. Характеристика кариотипа *Anopheles maculapennis messeae*. *Цитология*. 1972a;14(5):630–636
- [Kabanova V.M., Kartashova N.N., Stegnii V.N. Karyological investigation of natural populations of the malarial mosquito in the Middle Ob-river. I. Characteristics of the karyotype of *Anopheles maculapennis messeae* fall (Diptera, Culicidae). *Tzitologia*. 1972a;14(5):630–636 (in Russian)]
- Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Стегний В.Н. Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. II. Хромосомный полиморфизм *Anopheles maculapennis messeae*. *Цитология*. 1972b;14(8):1027–1033
- [Kabanova V.M., Kartashova N.N., Stegnii V.N. Karyological investigation of natural populations of the malarial mosquito in the Middle Ob-river. II. The chromosome polymorphism of *Anopheles maculapennis messeae*. *Tzitologia*. 1972b;14(8):1027–1033 (in Russian)]
- Коржинский С.И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. *Записки Академии наук по физико-математическому отделению*. 1899;9(2):1–94
- [Korzhinsky S.I. Heterogenesis and evolution. Toward a theory of the origin of species. *Notes of the Academy of Sciences on the Physics and Mathematics Department*. 1899;9(2):1–94 (in Russian)]

- Куличков В.А., Жимулев И.Ф. Анализ пространственной организации генома *Drosophila melanogaster* на основе данных по эктопической конъюгации политечных хромосом. *Генетика*. 1976;12(5):81-89
[Kulichkov V.A., Zhimulev I.F. Analysis of the spatial organization of the *Drosophila melanogaster* genome based on data on ectopic conjugation of polytene chromosomes. *Soviet Genetics*. 1977;12(5): 581-587]
- Мосолов А.Н. Модель функционирования и укладки ДНК в хромосоме, учитывающая связь генома с мембраной ядра. *Генетика*. 1968;4(12):135-145
[Mosolov A.N. A model of the functioning and packing of DNA in a chromosome that takes into account the connection of the genome with the nuclear membrane. *Genetika*. 1968;4(12):135-145 (in Russian)]
- Новиков Ю.М., Кабанова В.М. Адаптивная ассоциация инверсий в природной популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. *Генетика*. 1979;15(6):1033-1045
[Novikov Yu.M., Kabanova V.M. Adaptive association of inversions in a natural population of malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. *Genetika*. 1979;15(6):1033-1045 (in Russian)]
- Новиков Ю.М., Шевченко А.И. Инверсионный полиморфизм и дивергенция двух криптических форм таксона *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) на уровне повторяющихся элементов геномной ДНК. *Генетика*. 2001;37(7):915-925
[Novikov Yu.M., Shevchenko A.I. Inversion polymorphism and the divergence of two cryptic forms of *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) at the level of genomic DNA repeats. *Russ J Genet.* 2001;37(7):754-763. doi [10.1023/A:1016790724790](https://doi.org/10.1023/A:1016790724790)]
- Специалисты по эволюционной и популяционной генетике. Справочник. М.: АН СССР, 1990
[Specialists in evolutionary and population genetics. Handbook. Moscow: USSR Academy of Sciences, 1990 (in Russian)]
- Стегний В.Н. Проблема систематики малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* (Diptera, Culicidae). Современные данные цитогенетики. В: Кариосистематика беспозвоночных животных. Ленинград, 1979;29-35
[Stegny V.N. The problem of taxonomy of malarial mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* complex (Diptera, Culicidae). Modern data of cytogenetics. In: Karyosystematics of invertebrates. Leningrad, 1979;29-35 (in Russian)]
- Стегний В.Н., Кабанова В.М. Хромосомный анализ видов малярийного комара *Anopheles atroparvus* и *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae). Зоологический журнал. 1978;57(4):613-619
[Stegnii V.N., Kabanova V.M. Chromosomal analysis of malaria mosquito species *Anopheles atroparvus* and *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae). *Zoological J.* 1978;57(4):613-619 (in Russian)]
- Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск, 1991
[Stegnii V.N. Population genetics and evolution of malaria mosquitoes. Tomsk, 1991 (in Russian)]
- Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Томск, 1993
[Stegnii V.N. Genome architectonics, systemic mutations and evolution. Tomsk, 1993 (in Russian)]
- Стегний В.Н. Эволюционная биология. Томск, 2018
[Stegnii V.N. Evolutionary Biology. Tomsk, 2018 (in Russian)]
- Стегний В.Н. Эволюционная генетика: учебно-методическое пособие. Томск, 2022
[Stegnii V.N. Evolutionary Genetics: A Study Guide. Tomsk, 2022 (in Russian)]
- Стегний В.Н. Проблема системных мутаций. Генетика. 1996;32(1):14-22
[Stegnii V.N. The problem of systemic mutations. *Russ J Genet.* 1996;32(1):9-16]
- Стегний В.Н., Вассерлауф И.Э. Видовая архитектоника хромосом генеративной ткани и проблемы филогенетических отношений в подгруппе *melanogaster* рода *Drosophila* (Sophophora). Генетика. 1994;30(4):478-483
[Stegnii V.N., Vasserlauf I.E. Species architecture of generative tissue chromosomes and problems of phylogenetic relationships in the *melanogaster* subgroup of the *Drosophila* genus (Sophophora). *Genetika*. 1994;30(4):478-483 (in Russian)]
- Колчинский Е.Г. (Ред.) У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге. Санкт-Петербург, 2002
[Kolchinskii E.G. (Ed.) At the origins of academic genetics in St. Petersburg. St. Petersburg, 2002 (in Russian)]
- Шарахов И.В., Шарахова М.В. Томская школа эволюционной цитогенетики малярийных комаров. Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025;69:170-183. doi [10.17223/19988591/69/20](https://doi.org/10.17223/19988591/69/20)
[Sharakhov I.V., Sharakhova M.V. Tomsk school of evolutionary cytogenetics of malaria mosquitoes. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;69:170-183. doi [10.17223/19988591/69/20](https://doi.org/10.17223/19988591/69/20) (in Russian)]
- Щапова А.И. О структуре кариотипа и порядке расположения хромосом в интерфазном ядре. Цитология. 1971;13(9):1157-1164
[Shchapova A.I. On the karyotype pattern and the chromosome arrangement in the interphase nucleus. *Cytologia*. 1971;13(9):1157-1164 (in Russian)]
- Брусентsov И.Л., Гордеев М.И., Юрченко А.А., Карагодин Д.А., Москаев А.В., Ходжэ Дж.М., Бурлак В.А., Артемов Г.Н., Сибатаев А.К., Becker N., Sharakhov I.V., Baricheva E.M., Sharakhova M.V. Patterns of genetic differentiation imply distinct phyleogeographic history of the mosquito species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* in Eurasia. *Mol Ecol*. 2023;32(20):5609-5625. doi [10.1111/mec.17127](https://doi.org/10.1111/mec.17127)
- Cleland R.E. Hugo de Vries (1848-1935). *J Heredity*. 1935;26(8):289-297. doi [10.1093/oxfordjournals.jhered.a104103](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a104103)
- Cleland R.F. The cytogenetics of *Oenothera*. *Adv Genet*. 1962;11:147-237. doi [10.1016/S0065-2660\(08\)60287-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60287-4)
- Harbach R.E. The classification of genus *Anopheles* (Diptera: Culicidae): a working hypothesis of phylogenetic relationships. *Bull Entomol Res*. 2004;94(6):537-553. doi [10.1079/ber2004321](https://doi.org/10.1079/ber2004321)
- Hench K., Vargas M., Höppner M.P., McMillan W.O., Puebla O. Inter-chromosomal coupling between vision and pigmentation genes during genomic divergence. *Nat Ecol Evol*. 2019;3(4):657-667. doi [10.1038/s41559-019-0814-5](https://doi.org/10.1038/s41559-019-0814-5)
- Lanzaro G.C., Lee Y. Speciation in *Anopheles Gambiae* – The Distribution of genetic polymorphism and patterns of reproductive isolation among natural populations. In: *Anopheles mosquitoes – New Insights into Malaria Vectors*. InTech, 2013. doi [10.5772/56232](https://doi.org/10.5772/56232)
- Naumenko A.N., Karagodin D.A., Yurchenko A.A., Moskaev A.V., Martin O.I., Baricheva E.M., Sharakhov I.V., Gordeev M.I., Sharakhova M.V. Chromosome and genome divergence between the cryptic Eurasian malaria vector-species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae*. *Genes (Basel)*. 2020;11(2):165. doi [10.3390/genes11020165](https://doi.org/10.3390/genes11020165)
- Nicolescu G., Linton Y.-M., Vladimirescu A., Howard T.M., Harbach R.E. Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence. *Bull Entomol Res*. 2004;94(6):525-535. doi [10.1079/ber2004330](https://doi.org/10.1079/ber2004330)
- Poelstra J.W., Vijay N., Bossu C.M., Lantz H., Ryll B., Müller I., Baglione V., Unneberg P., Wikelski M., Grabherr M.G., Wolf J.B. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. *Science*. 2014;344(6190):1410-1414. doi [10.1126/science.1253226](https://doi.org/10.1126/science.1253226)
- Post R.J., Onyenwe E., Somiari S.A., Mafuyai H.B., Crainey J.L., Ubachukwu P.O. A guide to the *Simulium damnosum* complex (Diptera: Simuliidae) in Nigeria, with a cytotaxonomic key for the identification of the sibling species. *Ann Trop Med Parasitol*. 2011;105(4):277-297. doi [10.1179/13648591X12987676649700](https://doi.org/10.1179/13648591X12987676649700)
- Shields G.F., Procurier W.S. Sympatric speciation in the *Simulium arcticum* s. l. complex (Diptera: Simuliidae): The Rothfels model updated. *Ecol Evol*. 2019;9(14):8265-8278. doi [10.1002/ece3.5402](https://doi.org/10.1002/ece3.5402)
- Soboleva E.S., Kirilenko K.M., Fedorova V.S., Kokhanenko A.A., Artemov G.N., Sharakhov I.V. Two nested inversions in the X chromosome differentiate the dominant malaria vectors in Europe, *Anopheles atroparvus* and *Anopheles messeae*. *Insects*. 2024;15(5):312. doi [10.3390/insects15050312](https://doi.org/10.3390/insects15050312)

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 03.06.2025. После доработки 11.07.2025. Принята к публикации 25.08.2025.