

УДК 574.3, 595.771

Москаев А.В., Гордеев М.И.

Московский государственный областной университет

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК БИОТОПОВ НА ХРОМОСОМНЫЙ СОСТАВ ЛИЧИНОК МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА ANOPHELESMESSEAE (DIPTERA, CULICIDAE)

A. Moskaev, M. Gordeev

Moscow State Regional University

INFLUENCE OF ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF BIOTOPES ON CHROMOSOMAL STRUCTURE OF LARVAE OF A MALARIA MOSQUITO ANOPHELESMESSEAE (DIPTERA, CULICIDAE)

Аннотация. Исследовано влияние ряда экологических характеристик водоемов (температуры, pH, проводимости, растворенных в воде солей и кислорода) на хромосомный состав личинок малярийного комара *Anophelesmesseae* (Diptera, Culicidae). Определены пределы варьирования изученных экологических параметров в биотопах на территории Европейской части России. Выявлена отрицательная корреляция между количеством растворенного кислорода и частотами инверсионных генотипов XL_{00} (XL_0), XL_{01} , $2R_{00}$ у самцов и самок *An.messeae*. Установлена связь между величиной pH и долей самок с генотипами XL_{00} и XL_{01} .

Ключевые слова: малярийные комары, экологические факторы, хромосомный полиморфизм, места выплода комаров, *Anopheles*.

Abstract. Influence of a number of ecological characteristics of bodies of water (temperature, pH, conductivity, salts and oxygen dissolved in water) on chromosomal structure of larvae of a malaria mosquito *Anophelesmesseae* (Diptera, Culicidae) is studied. Limits of variation in the ecological parameters under study in the breeding places on the territory of the European part of Russia are defined. Negative correlation between the amount of the dissolved oxygen and frequencies of inversion genotypes XL_{00} (XL_0), XL_{01} , $2R_{00}$ of males and females of *An.messeae* is found. A relation between the value of pH and a share of females with XL_{00} and XL_{01} genotypes is established.

Key words: malaria mosquitoes, ecological factors, chromosomal polymorphism, mosquito breeding places, *Anopheles*.

Численность и экологическая структура популяций комаров рода *Anopheles* в значительной степени зависит от условий развития преимагинальных фаз. В разгар сезона размножения размер популяции определяется продуктивностью личиночных биотопов. Естественно, что плотность личинок связана с интенсивностью откладки яиц самками комаров. Большое значение для роста популяции малярийных комаров комплекса *An. maculipennis* имеет обилие и физиономический тип водной растительности. И, несомненно, важную роль в развитии личинок играют абиотические факторы: состав и температура воды, течение, волнение, характер грунта и др. [1;2]. В задачи данной работы входило изучение влияния ряда экологических характеристик водоемов, таких, как температура, pH, проводимость, соленость и количество растворенного кислорода, на хромосомный состав личинок малярийного комара *An.messeae*. Экологические параметры измеряли в типичных местах выплода малярийных комаров, характерных для исследуемых регионов Европейской части России (Ленинградская, Новгородская, Московская области, Республика Карелия и Республика Адыгея). Во всех личиночных биотопах малярийный комар *An. messeae* был доминирующим видом с высоким уровнем хромосомной изменчивости в популяциях. Места выплода распределены в меридиональном направлении, и географическое распределение биотопов сочетается с клинальной

изменчивостью частот отдельных хромосомных перестроек в популяциях *An. messeae*. Все обследования биотопов были выполнены в конце июня – начале августа, в период массового размножения малярийных комаров.

Материал и методы

Материалом для работы послужили выборки личинок малярийного комара *An. messeae*, собранные в 2008-2011 гг. в ряде регионов Европейской части России. Даты и места сбора личинок приведены в табл. 1. В местах выплода комаров проводили измерения экологических характеристик водоемов с помощью портативных приборов: оксиметра (ExStikDO600) и мультифункционального прибора (HANNA Combo HI 98130). Результаты измерений приведены в табл. 2. Всего обследовано 24 биотопа, и, соответственно, получены 24 выборки личинок малярийных комаров. Личинок IV стадии фиксировали в спирт-уксусной смеси (3:1). Из слюнных желез фиксированных личинок готовили препараты политенных хромосом по лактоацеторсеиновой методике [4]. Препараты использовали для цитодиагностики видов и изучения кариотипической структуры популяций *An. messeae*. Сравнивали рисунок дисков политенных хромосом с фотокартами хромосом исследуемых видов [6]. В кариотипах *An. messeae* регистрировали распространенные хромосомные инверсии: XL_0 , XL_1 , XL_4 , $2R_0$, $2R_1$, $2R_2$, $3R_0$, $3R_1$, $3L_0$, $3L_1$, $3L_3$. Объем выборок и хромосомный состав личинок из различных местообитаний приведены в табл. 2-6. Всего были определены кариотипы у 1780 комаров.

Результаты и обсуждение

Все обследованные личиночные биотопы имели обильную водную растительность, но значительно отличались по плотности личинок и по экологическим параметрам (табл. 2). Измерение этих экологических параметров имеет смысл в первую очередь для определения пределов толерантности у исследуемого вида. Установлено, что в типичных местах выплода комаров *An. messeae* температура варьировала в пределах 18,4-33,3°C; pH – 6,20-8,65; электрическая проводимость μS – 0,01-

1,79 (число частей на триллион ppt – 0,005-0,90); содержание растворенного кислорода – 0,45-15,07 mg/l. Следует подчеркнуть, что в указанном диапазоне по каждому абиотическому фактору возможно массовое развитие преимагинальных стадий. Также определяли и другие параметры биотопов. Высота над уровнем моря изменялась от 73 до 217 метров; плотность личинок комаров колебалась в пределах 0,4-208 особей на м².

При оценке влияния отдельных экологических факторов на экологическую и генетическую структуру популяций следует учитывать суточные колебания этих факторов и возможность их объективного определения. Несомненно, одним из наиболее варьирующих параметров является температура. В экспериментальных условиях в процессе наблюдения за поведением личинок было установлено, что температурный преферendum малярийных комаров комплекса *An. maculipennis* находится в интервале 25-30°C [1]. В реальных условиях только 8 изученных мест выплода *An. messeae* находились в указанном температурном диапазоне 25-30°C. Очевидно, что в большей части биотопов развитие личинок *An. messeae*, в отличие от некоторых других более южных видов комплекса *An. maculipennis*, происходит при более низких температурах. Полученные нами данные в совокупности отражают температурные условия развития, но не дают возможность объективно оценивать связь между температурой и составом популяций. Более показательной может быть связь среднемесячных температур с частотами определенных хромосомных вариантов в одной и той же популяции. Также необходимо учитывать колебания температуры, которые влияют на скорость развития личинок.

Еще одним экологическим фактором, воздействующим на жизнеспособность и скорость развития личинок, является соленость и жесткость воды [1]. Измерения электропроводности отражают содержание электролитов, но не позволяют судить об их качественном составе. В наших исследованиях электропроводность воды варьирова-

ла в широких пределах, однако не выявлено корреляции между проводимостью, плотностью и хромосомным составом личинок. Другим фактором, рассматриваемым в нашем исследовании, была кислотность воды. Концентрация водородных ионов на жизнеспособность личинок малярийных комаров. Личинки *An. messeae* развиваются преимущественно в нейтральных или слабощелочных водоемах, имеющих в дневные часы рН от 7 до 8 (16 биотопов из 24). В пяти водоемах рН превышала 8, причем все они находились на антропогенно трансформированных территориях (карьеры, пожарные пруды). В трех водоемах рН была сдвинута в кислую сторону (в основном, в заболоченностях). По-видимому, кислотность воды влияет на процессы отбора в популяциях *An. messeae*. Нами была обнаружена отрицательная корреляция между величиной рН и долей самок с инверсионными вариантами XL_{00} и XL_{01} ($r = -0,42$; $p < 0,05$). По мнению В.Н. Беклемишева (1944), в природе умеренно кислая реакция воды сама по себе безвредна для личинок, но действует на них косвенно посредством более чувствительных к величине рН организмов, таких, как бактерии и водоросли. Очевидно, гомо- и гетерозиготы *An. messeae* с инверсией XL_0 способны развиваться в водоемах с более высокой сапробностью, в которых разложившиеся органические вещества подкисляют воду. Это подтверждают результаты анализа другого экологического параметра, зависящего от сапробности, – растворенного в воде кислорода.

Измерения показали, что изученные биотопы значительно различаются по количеству растворенного в воде кислорода. Установлено, что водоемы с относительно низким содержанием кислорода находятся на северо-западе (Республика Карелия, Ленинградская область) и юге видового ареала *An. messeae* (Республика Адыгея, Краснодарский край). В центральной части видового ареала (Московская, Новгородская области) преобладают местообитания с высоким содержанием кислорода (табл.1). Хромосомный состав личинок в различных местах выплода коррелирует с количеством растворенного кислорода.

Выявлена отрицательная связь между концентрацией растворенного кислорода и частотами инверсионных вариантов половой хромосомы XL_0 у самцов ($r = -0,573$, $p < 0,01$); а также с частотами вариантов XL_{00} и XL_{01} у самок *An. messeae* ($r = -0,545$, $p < 0,01$). Кроме того, содержание растворенного кислорода в воде коррелирует с частотой гомозигот $2R_{00}$ ($r = -0,695$, $p < 0,001$). Известно, что инверсии XL_0 и $2R_0$ доминируют на юге и юго-западе видового ареала [6], где чаще встречаются биотопы с низким содержанием кислорода в воде. Эти же хромосомные последовательности с высокой частотой встречаются на северо-западе, где распространены торфяные болота с высоким содержанием органических растительных остатков. Для других хромосомных вариантов не выявлено зависимости частот от концентрации растворенного кислорода.

Растворенный кислород способен оказывать прямое и косвенное воздействие на жизнеспособность личинок малярийных комаров. Во-первых, личинки младших возрастов способны долгое время дышать за счет растворенного кислорода (кожное дыхание) [1;5]. Личинки старших возрастов и куколки дышат атмосферным воздухом с помощью стигм и дыхательных трубочек и не используют кожное дыхание. Во-вторых, высокая концентрация кислорода обычно наблюдается в водоемах с обильной водной растительностью, которая создает благоприятные условия для питания и роста личинок всех возрастов. Вероятно, личинки с хромосомными вариантами XL_1 и $2R_1$, в отличие от особей с инверсиями XL_0 и $2R_0$, более чувствительны к недостатку кислорода. Это подтверждают экспериментальные данные по устойчивости к асфиксии личинок с разными кариотипами. Показано, что личинки с «южными» хромосомными сочетаниями $XL_0(XL_1)-2R_0-3R_0-3L_0$ более устойчивы к острому кислородному голоданию, чем комары с «северными» хромосомными последовательностями $XL_1(XL_2)-2R_1-3R_1-3L_1$ [3].

Таким образом, выявлено влияние двух экологических параметров – концентрации

водородных ионов и растворенного кислорода на хромосомный состав личинок *An.messeae*. Полученные данные демонстрируют адаптивное значение хромосомного полиморфизма в популяциях малярийных комаров.

Выводы

1. Определены экологические характеристики личиночных биотопов *An.messeae* на территории Европейской части России. Установлено, что в типичных местах выплода температура варьировала в пределах 18,4-33,3°C; рН – 6,20-8,65; электрическая проводимость

μS – 0,01-1,79; содержание растворенного кислорода – 0,45-15,07 mg/l.

2. Показана зависимость хромосомного состава личинок *An.messeae* от экологических параметров биотопов. Обнаружена отрицательная корреляция между величиной рН и долей самок с инверсионными вариантами XL00 и XL01. Выявлена отрицательная связь между концентрацией растворенного кислорода и частотами инверсионных вариантов половой хромосомы XL0 у самцов, XL00 и XL01 у самок, частотами гомозигот 2R00 у особей обоих полов.

Таблица 1

Экологические характеристики личиночных биотопов *An. messeae* на территории Европейской части России.

№	Местообитание	Дата сбора	Экологические характеристики						
			h (м)	pH	t°C	μS (solt)	pPt	O ₂ (mg/l)	ρ (M ²)
1	Московская область, Талдомский район, пос. Вербилки, старое русло	19.06.10	132	7,45	22,1	0,22	0,11	10,32	33 (8)
2	Московская область, Талдомский район, пос. Вербилки, карьер	14.06.10	128	8,29	18,9	0,35	0,18	11,55	52 (14)
3	Московская область, Талдомский район, пос. Вербилки, карьер	12.08.11	128	8,00	23,3	0,29	0,14	12,25	19 (4)
4	Московская область, Талдомский район, пос. Вербилки, пруд	12.06.10	135	7,79	22,9	0,16	0,09	15,07	21 (6)
5	Московская область, Талдомский район, пос. Вербилки, пруд	11.08.11	135	7,08	18,4	0,41	0,20	7,85	105 (3)
6	Московская область, Талдомский район, д. Князчино, пруд	13.06.10	137	7,95	23,4	0,26	0,13	14,71	13 (1)
7	Московская область, Талдомский район, д. Князчино, пруд	11.08.11	137	7,57	20,1	0,29	0,14	13,95	32 (7)

Окончание табл. на с. 32

Продолжение табл. 1

№	Местообитание	Дата сбора	Экологические характеристики						
			h (м)	pH	t°C	μS (solt)	ppt	O ₂ (mg/l)	ρ (M ²)
8	Московская область, Дмитровский район, д. Ольявидово, канава	13.06.10	115	7,32	20,8	0,17	0,08	8,33	44 (10)
9	г. Москва, район Новокосино, пруд	13.07.10	151	8,06	27,4	0,44	0,23	12,90	70 (17)
10	Московская область, Клинский район, село Спас-Заулок, пруд	24.08.11	154	8,55	23,4	1,79	0,90	9,40	37 (13)
11	Ленинградская обл., Волосовский район, д. Татьянино, пруд	16.07.09	-	8,65	27,5	0,40	0,20	3,85	2,8 (0,4)
12	Ленинградская обл., г. Всеволожск, пруд	20.07.09	-	6,80	23,2	0,01	0,05	4,98	2,14 (0,14)
13	Ленинградская обл., Приозерский район, пос. Сосново, пруд	21.07.09	-	8,14	23,1	0,36	0,18	7,45	15 (1,4)
14	Республика Карелия, г. Петрозаводск, заболоченность	23.07.09	73	7,70	18,5	0,53	0,26	6,59	14,6 (2,2)
15	Республика Карелия, Прионежский район, село Шуя, заболоченность	23.07.09	-	6,20	20,7	0,43	0,22	2,02	0,4 (0,2)
16	Республика Адыгея, Тахтамукайский район, пос. Тахтамукай, рисовые чеки	04.08.09	-	6,76	27,3	0,31	0,15	2,81	10 (2)
17	Республика Адыгея, Красногвардейский район, пос. Афипсип, ручей	05.08.09	-	7,63	32,5	0,43	0,22	6,02	18 (1,25)
18	Республика Адыгея, Тахтамукайский район, пос. Шенджий, канал	05.08.09	-	7,00	33,3	0,81	0,40	0,45	27 (11)

№	Местообитание	Дата сбора	Экологические характеристики						
			h (м)	pH	t°C	µS (solt)	ppt	O ₂ (mg/l)	ρ (м²)
19	Республика Адыгея, Красногвардейский район, пос. Садовое, пруд	06.08.09	-	7,71	31,0	0,46	0,23	7,07	14 (3)
20	Краснодарский край, Усть-Лабинский район, пос. Тенгинская, карьер	08.08.09	-	7,68	24,7	0,35	0,18	3,86	208 (17)
21	Новгородская область, г. Валдай, пруд	28.06.10	217	7,52	23,4	0,48	0,24	11,84	54 (9)
22	Новгородская область, Окуловский р-н, пос. Угловка, карьер	28.06.10	180	7,93	24,0	0,45	0,23	11,15	125 (12)
23	Новгородская обл., Окуловский р-н, д. Березовка, пруд	28.06.10	180	7,25	27,0	0,17	0,09	3,92	10 (2)
24	Новгородская область, пос. Никольское, пруд	30.06.10	-	7,44	22,2	0,09	0,04	4,67	125 (43)

Таблица 2

Хромосомный состав личинок *An. messeae* в местообитаниях в Московской области

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_f$ %				
	пос. Вербилки, старое русло, 2010 г.	пос. Вербилки, карьер, 2010 г.	пос. Вербилки, карьер, 2011 г.	пос. Вербилки, пруд, 2010 г.	пос. Вербилки, пруд, 2011 г.
Самцы, n	47	51	47	48	17
XL ₀	2,1±2,1	7,8±3,8	6,4±3,6	12,5±4,8	23,5±10,0
XL ₁	85,1±5,2	90,3±1,9	89,4±4,5	85,4±5,1	76,5±10,0
XL ₄	12,8±4,9	1,9±1,9	4,2±2,9	2,1±2,1	0
Самки, n	56	55	44	57	30
XL ₀₀	3,6±2,5	9,1±3,9	4,5±3,1	3,5±2,4	26,7±8,1
XL ₀₁	8,9±3,8	5,4±3,1	0	14,0±4,6	3,3±3,3
XL ₁₁	71,4±6,0	81,9±5,2	84,1±5,5	70,2±6,1	60,0±8,9

Продолжение табл. на с. 34

Окончание табл. 2

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_f$ %				
	пос. Вербилки, старое русло, 2010 г.	пос. Вербилки, карьер, 2010 г.	пос. Вербилки, карьер, 2011 г.	пос. Вербилки, пруд, 2010 г.	пос. Вербилки, пруд, 2011 г.
XL ₁₄	16,1±4,9	3,6±2,5	9,1±4,3	12,3±4,3	10,0±5,5
XL ₀₄	0	0	2,3±2,2	0	0
Оба пола, n	103	106	91	105	47
2R ₀₀	36,9±4,8	33,0±4,6	30,8±4,8	39,0±4,8	40,4±7,2
2R ₀₁	42,7±4,9	42,5±4,8	54,9±5,2	41,0±4,8	51,1±7,3
2R ₁₁	20,4±4,0	24,5±4,2	14,3±3,7	20,0±3,9	8,5±4,1
3R ₀₀	55,4±4,9	57,6±4,8	60,4±5,1	55,3±4,9	61,7±1
3R ₀₁	38,8±4,8	39,6±4,8	31,9±4,9	37,1±4,7	34,0±6,9
3R ₁₁	5,8±2,3	2,8±1,6	7,7±2,8	7,6±2,6	4,3±2,9
3L ₀₀	92,3±2,6	96,3±1,9	100	85,7±3,4	100
3L ₀₁	1,9±1,4	3,7±1,9	0	14,3±3,4	0
3L ₀₃	5,8±2,3	0	0	0	0

Таблица 3

Хромосомный состав личинок *An. messeae* в местообитаниях в Московской области

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_f$ %				
	д. Князчино, пруд, 2010 г.	д. Князчино, пруд, 2011 г.	пос. Ольявидово, канава, 2009 г.	район Новокосино, пруд, 2010 г.	с. Спас-Заулок, пруд, 2011 г.
Самцы, n	44	53	27	45	57
XL ₀	11,4±4,8	24,5±5,9	25,9±8,4	17,8±5,7	29,8±6,1
XL ₁	86,4±5,2	71,7±6,2	74,1±8,4	82,2±5,7	70,2±6,1
XL ₄	2,2±2,2	3,8±2,6	0	0	0
Самки, n	55	51	29	58	55
XL ₀₀	16,4±5,0	19,6±5,6	24,2±8,0	6,8±3,3	20,0±5,4
XL ₀₁	9,1±3,9	17,6±5,3	10,3±5,7	12,1±4,3	12,7±4,5
XL ₁₁	67,2±6,3	56,9±6,9	58,6±9,2	75,9±5,6	67,3±6,3
XL ₁₄	5,5±3,1	5,9±3,3	6,9±4,7	5,2±2,4	0
XL ₀₄	1,8±1,8	0	0	0	0
Оба пола, n	99	104	56	103	112
2R ₀₀	33,0±4,7	42,3±4,8	44,7±6,6	64,1±4,7	43,8±4,7
2R ₀₁	42,5±5,0	36,5±4,7	48,2±6,7	28,1±4,4	37,5±4,6
2R ₁₁	24,5±4,3	21,2±4,0	7,1±3,4	7,8±2,6	18,7±3,7

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_f$ %				
	д. Князчино, пруд, 2010 г.	д. Князчино, пруд, 2011 г.	пос. Ольявидово, канава, 2009 г.	район Новокосино, пруд, 2010 г.	с. Спас-Заулок, пруд, 2011 г.
3R ₀₀	54,6±5,0	66,3±4,6	64,3±6,4	66,0±4,7	57,1±4,7
3R ₀₁	33,3±4,7	27,9±4,4	33,9±6,3	29,1±4,5	36,6±4,6
3R ₁₁	12,1±3,3	5,8±2,3	1,8±1,8	4,9±2,1	6,3±2,3
3L ₀₀	99,0±1,0	93,3±2,5	96,4±2,5	98,1±1,3	96,4±1,8
3L ₀₁	1,0±1,0	6,7±2,5	3,6±2,5	1,9±1,3	3,6±1,8

Таблица 4

Хромосомный состав личинок *An. messeae* в местообитаниях в Ленинградской области и Республике Карелия

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm sf$ %				
	д. Татьянино, пруд, 2009 г.	г. Всеволожск, пруд, 2009 г.	пос. Сосново, пруд, 2009 г.	г. Петрозаводск, забол., 2009 г.	с. Шуя, забол., 2009 г.
Самцы, n	43	27	59	14	17
XL ₀	23,3±6,4	40,7±9,4	59,3±6,4	50,0±13,3	41,2±11,9
XL ₁	76,7±6,4	59,3±9,4	40,7±6,4	50,0±13,3	58,8±11,9
Самки, n	61	32	43	17	29
XL ₀₀	14,8±4,5	50,0±8,8	20,9±6,2	58,8±11,9	24,1±7,9
XL ₀₁	13,1±4,3	31,3±8,2	16,3±5,6	11,8±7,8	13,8±6,4
XL ₁₁	72,1±5,7	18,7±6,9	62,8±7,3	29,4±11,0	62,1±9,0
Оба пола, n	104	59	102	31	46
2R ₀₀	54,8±4,9	83,0±4,9	91,2±2,8	71,0±8,1	82,6±5,6
2R ₀₁	39,4±4,8	15,3±4,7	8,8±2,8	25,8±7,9	10,9±4,6
2R ₁₁	5,8±2,2	1,7±1,7	0	3,2±3,2	6,5±3,6
3R ₀₀	60,7±4,8	69,5±6,0	78,4±4,1	71,0±8,1	37,0±7,1
3R ₀₁	35,5±4,7	27,1±5,8	21,6±4,1	19,3±7,0	50,0±7,4
3R ₁₁	3,8±1,9	3,4±2,4	0	9,7±5,3	13,0±4,9
3L ₀₀	96,2±1,9	93,2±3,3	95,1±2,1	96,8±3,2	93,5±3,6
3L ₀₁	3,8±1,9	6,8±3,3	4,9±2,1	3,2±3,2	4,3±3,0
3L ₁₁	0	0	0	0	2,2±2,2

Таблица 5

**Хромосомный состав личинок *An. messeae*
в местообитаниях в Краснодарском крае и Республике Адыгея**

Хромосом- ные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$ %				
	пос. Тах- тамукай, рис. чеки, 2009 г.	пос. Афипсип, ручей, 2009 г.	пос. Шен- джий, канал, 2009 г.	пос. Садо- вое, пруд, 2009 г.	пос. Тенгин- ская, карьер, 2009 г.
Самцы, n	27	31	28	16	25
XL ₀	29,6±8,8	54,8±8,9	39,3±9,2	31,2±11,6	44,0±9,9
XL ₁	70,4±8,8	45,2±8,9	60,7±9,2	68,8±11,6	56,0±9,9
Самки, n	24	21	23	29	27
XL ₀₀	8,3±5,6	23,8±9,3	13,1±7,0	17,2±7,0	11,2±6,1
XL ₀₁	66,7±9,6	57,1±10,8	56,5±10,3	62,1±9,0	44,4±9,6
XL ₁₁	25,0±8,8	19,1±8,6	30,4±9,6	20,7±7,5	44,4±9,6
Оба пола, n	51	52	51	45	52
2R ₀₀	100	100	100	100	100
3R ₀₀	94,1±3,3	73,1±6,1	84,3±5,1	77,8±6,2	96,2±2,7
3R ₀₁	5,9±3,3	28,9±6,1	13,7±4,8	22,2±6,2	3,8±2,7
3R ₁₁	0	0	2,0± 2,0	0	0
3L ₀₀	62,7±6,8	63,5±6,7	86,3±4,8	86,7±5,1	92,3±3,7
3L ₀₁	31,4±6,5	36,5±6,7	13,7±4,8	13,3±5,1	5,8±3,2
3L ₁₁	5,9±6,9	0	0	0	1,9±1,9

Таблица 6

**Хромосомный состав личинок *An. messeae*
в местообитаниях Валдайской возвышенности**

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$ %			
	г. Валдай, пруд, 2010 г.	пос. Угловка, карьер, 2010 г.	д. Березовка, пруд, 2010 г.	пос. Никольское, пруд, 2010 г.
Самцы, n	47	32	19	17
XL ₀	38,3±7,1	50,0±8,8	52,6±11,5	52,9±12,1
XL ₁	61,7±7,1	50,0±8,8	47,4±11,5	47,1±12,1
Самки, n	30	58	22	36
XL ₀₀	43,3±9,1	31,0±6,1	40,9±10,5	13,9±5,8
XL ₀₁	26,7±8,1	24,2±5,6	27,3±9,5	22,2±6,9

Хромосомные варианты	Частоты хромосомных вариантов, $f \pm s_p$, %			
	г. Валдай, пруд, 2010 г.	пос. Угловка, карьер, 2010 г.	д. Березовка, пруд, 2010 г.	пос. Никольское, пруд, 2010 г.
XL ₁₁	30,0±8,4	43,1±6,5	31,8±9,9	63,9±8,0
XL ₀₂	0	1,7±1,7	0	0
Оба пола, n	77	90	41	53
2R ₀₀	55,8±5,7	57,8±5,2	56,1±7,6	54,7±6,8
2R ₀₁	32,5±5,3	36,7±5,1	36,6±7,5	35,9±6,6
2R ₁₁	11,7±3,7	5,5±2,4	4,9±3,4	9,4±4,0
2R ₀₂	0	0	2,4±2,4	0
3R ₀₀	75,3±4,9	57,8±5,2	70,7±7,1	67,9±6,4
3R ₀₁	20,8±4,6	35,5±5,0	26,9±6,9	32,1±6,4
3R ₁₁	3,9±2,2	6,7±2,6	2,4±2,4	0
3L ₀₀	98,8±2,5	93,3±2,6	95,1±3,7	90,6±4,0
3L ₀₁	5,2±2,5	6,7±2,6	4,9±3,7	7,5±3,6
3L ₁₁	0	0	0	1,9±1,9

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В.Н. Экология малярийного комара. – М.: Медгиз, 1944. – 299 с.
2. Беклемишев В.Н., Половодова В. Растительные сообщества как фактор биологии личинки *Anopheles maculipennis* // Мед. паразитол., 1933. – № 6, – С. 341-363.
3. Гордеев М.И., Перевозкин В.П. Стратегии отбора и устойчивость к асфиксии у личинок малярийного комара *Anopheles messeae* с разными кариотипами // Генетика. – 1995. – Т. 31. – № 2. – С. 180-184.
4. Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Стегний В.Н. Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. 1. Характеристика кариотипа *Anopheles maculipennis messeae* Fall. // Цитология. – 1972. Т. – 14. – № 5. – С. 630-636.
5. Перевозкин В.П., Семёнов С.Ю., Галкин В.С., Сибатаев А.К. Влияние концентрации растворенного в воде кислорода на жизнеспособность различных стадий развития малярийного комара *Anopheles atroparvus* (Diptera, Culicidae) // Вестник Томского государственного университета. – 2011. – № 349. – С. 185-187.
6. Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1991. – 136 с.