

УДК 576.895.771

**СВЯЗЬ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИЧИНОК  
МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА ANOPHELES MESSEAE (DIPTERA: CULICIDAE)  
С ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬЮ К ЭНТОМОПАТОГЕННОЙ БАКТЕРИИ  
BACILLUS THURINGIENSIS ПОДВИДА ISRAELENSENSIS**

© В. А. Бурлак

Исследовали связь поведенческих признаков у личинок малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. с их чувствительностью к *Bacillus thuringiensis* подвида *israelensis* (*Bti*). Личинок разделяли на группы по способу питания на «фильтраторов» и «обскребывателей», по реакции избегания на сотрясение поверхности воды — на «нырнувших» и «ненырнувших». «Обскребыватели» и «нырнувшие» имели тенденцию к пониженной чувствительности при инфицировании их *Bti*, чем соответственно «фильтраторы» и «ненырнувшие». Такая связь была выражена отчетливее при параллельном анализе чувствительности и способа питания у личинок *An. messeae* с разными инверсионными генотипами. Наличие белого пигмента на дорсуме личинок, обусловленного геном *strupe*, коррелировало с реакцией избегания и филлотаксиса, но не с чувствительностью к *Bti*.

**ВВЕДЕНИЕ**

Пищевое поведение водных насекомых имеет адаптивный характер и отражает особенности занимаемой ими экологической ниши (Wallace, Merritt, 1980).

Пищевое поведение личинок кровососущих комаров изучается, в частности, с позиций эффективности применения биопрепаратов на основе энтомопатогенной бактерии *Bacillus thuringiensis* подвида *israelensis* (*Bti*) (Беклемишев, 1944; Merritt e. a., 1992). Восприимчивость личинок комаров из разных родов к *Bti* коррелировала со скоростью поглощения патогена (Aly, 1988; Aly e. a., 1988). Чувствительность личинок рода *Anopheles* связывают также с их способностью к добыванию корма (Расницын и др., 1991).

Личиночные популяции малярийного комара *An. messeae* неоднородны по признаку восприимчивости к *Bti*. Это связано с хромосомным полиморфизмом особей, характеристиками популяций, особенностями мест обитания и свойствами патогена (Гордеев, Бурлак, 1991, 1992а, 1992б; Бурлак, Гордеев, 1995а, 1995б, 1996; Бурлак, Сибатаев, 1995).

Поведение животных помимо «пищевой» стороны имеет также «оборонительную» (Мантейфель, 1987). Оборонительные (защитные) поведенческие реакции у личинок малярийных комаров изучались мало (Беклемишев, 1944).

В настоящем сообщении излагаются результаты по исследованию корреляции между способностью к добыванию пищи и реакции избегания у личинок *An. messeae* с их восприимчивостью к *Bti*.

**МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

Для экспериментов использовали личинок *An. messeae* 4-го возраста из популяций г. Томска, пос. Тегульдэт (Томская обл.), г. Екатеринбург (оз. Шарташ), пос. Корчино и пос. Ермачиха (Алтайский край).

Таблица 1

Условия экспериментов по исследованию чувствительности к *Bti* личинок *Anopheles messeae* с разными генотипами

Table 1. Conditions of experiments on a susceptibility of *Anopheles messeae* larvae with different genotypes to *Bti*

Показатель	Томск		Тегульдэт	
	<i>n</i>	$M \pm Sm, \%$	<i>n</i>	$M \pm Sm, \%$
Контроль	200	$13.0 \pm 2.4$	150	$9.3 \pm 2.4$
Опыт	700	$79.3 \pm 1.5$	400	$74.5 \pm 2.2$
Доза, мкл/лич.		0.04		0.021
Время, час		12—19		12

Примечание. *n* — число личинок в эксперименте, клон P(7).

Эксперимент по влиянию уровня воды на склонность к обскребыванию проводили в трех вариантах в течение 30 мин по 140 личинок на повторность в пластиковых кюветах  $21 \cdot 10$  см<sup>2</sup>. Эксперимент по привлекательности пузырчатки (*Utricularia vulgaris* L.) и роголиста (*Potamogeton* sp.) провели в кюветах  $21 \cdot 10$  см<sup>2</sup>, по 100 личинок на повторность. Через 2 ч после того, как личинок рассадили, в центр кюветы осторожно помещали одинаковые по размерам веточки растений и отбирали переместившихся особей в течение 10 мин.

Личинок сортировали на 5 внутривозрастных категорий по размерам тела (Бурлак, Сибатаев, 1995), эксперименты проводили на особях 2—5-й категорий. Помимо этого отбраковывали личинок с внешними признаками грибных или микроспорициозных заболеваний, а также со сниженной пищевой и локомоторной активностью (вялых). Особей каждой категории рассаживали по 50 или 40 на повторность в кюветы  $21 \cdot 10$  см<sup>2</sup> (300 мл воды) и выдерживали 2—3 ч. Воду брали из водоема, где обитали личинки, и дополнительно фильтровали. Реакцию избегания вызывали, роняя 3—5 капель воды в центр кюветы (где личинок не было) с высоты 15—20 см. Затем собирали оставшихся у поверхности особей (однократный отбор). При необходимости прореагировавших однажды личинок рассаживали и повторяли эксперимент в тех же условиях (двукратный отбор). Обскребывающих личинок отбирали в течение 2 ч (7 повторностей по 100 личинок, 150 мл воды на повторность в кюветах  $21 \cdot 10$  см<sup>2</sup>). У особей отмечали наличие или отсутствие белого пигмента (независимо от формы рисунка) на дорсальной стороне.

Выборки фиксировали этанол-уксусной смесью (3 : 1). Хромосомные последовательности  $XL_{0(1,2)}$ ,  $2R_{0(1)}$ ,  $3R_{0(1)}$ ,  $3L_{0(1)}$  в гомо- и гетерозиготной форме использовали в качестве маркеров (Стегний, 1991). Смертность особей с определенным генотипом (*Mg*) вычисляли по формуле

$$Mg = (1 - [1 - M] \cdot f_o / f_k) \cdot 100 \%,$$

где *M* — смертность в эксперименте,  $f_o$  и  $f_k$  — соответственно частоты генотипа в опыте и контроле (Бурлак, 1996).

В работе использовали клоны P(7) и P(36) из коллекции ИСиЭЖ. Условия выращивания и приготовления рабочих суспензий описаны ранее (Бурлак, Сибатаев, 1995).

Биотесты на чувствительность к *Bti* проводили в пластиковых кюветах  $21 \cdot 10$  см<sup>2</sup> в двух вариантах. В первом рассаживали по 100 личинок на 200 мл воды и инфицировали клоном P(7) *Bti* (табл. 1). Во втором — личинок предварительно однократно сортировали по способности к обскребыванию или реакции избегания, затем рассаживали по

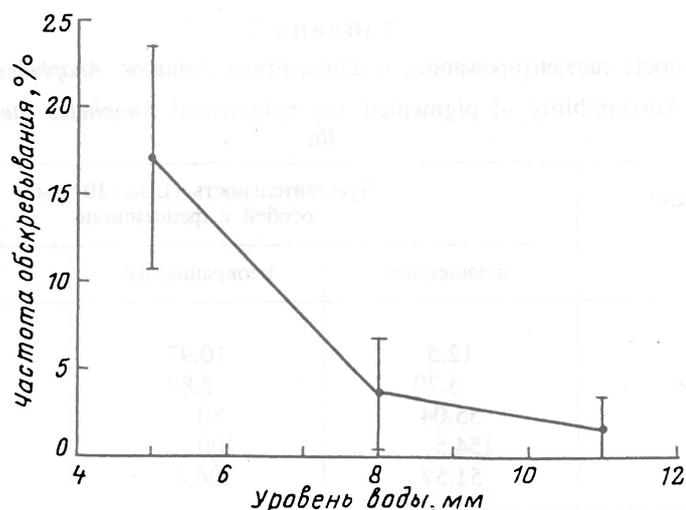


Рис. 1. Зависимость частоты обскребивания от уровня воды в эксперименте в 30-минутном тесте, 140 личинок на повторность. Указан 95%-ный доверительный интервал. Популяция Томска.

Fig 1. Dependence of frequency of scraping upon a water level in the 30 minute test; 140 larvae, p-95 %. Population from Tomsk.

50 на повторность (200 мл воды) или индивидуально в биохимические планшеты (1 личинка на 2 мл воды) и обрабатывали клоном P(36) *Vti*.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные эксперименты показали, что способ питания личинок изменялся в зависимости от плотности их в выборке, продолжительности голодания и уровня воды. Так, более высокая плотность личинок активировала обскребивание. Особи начала—середины 4-го возраста обскребивали чаще. Склонность к обскребиванию увеличивалась при продолжительном голодании и низком уровне воды в кювете (рис. 1). Последнее, по всей видимости, связано с контактом плавника личинки с поверхностью субстрата, «запускающим» механизм поведенческого акта «обскребивание».

В кюветах личинки *An. messeae* обскребивали неохотно, даже если были сутки неокормленными. В то же время на растениях личинки обскребивали постоянно, поскольку сами растения или скопившийся на поверхности их листьев детрит, по-видимому, обладали пищевой привлекательностью, а постоянный контакт особей с растением (посредством плавника) стимулировал их обскребивательную активность.

Как показали эксперименты, опущенное в кювету растение вызывало направленное перемещение личинок к его листьям (таксис). При этом локомоторная активность личинок имела дифференциальную выраженность. Особи с белым пигментом на дорсальной стороне значительно активнее перемещались на листья растений, чем неокрашенные. Среди переместившихся в течение получаса на растение таких личинок оказалось  $47.7 \pm 4.46$  %, среди непереместившихся — всего  $27.9 \pm 3.95$  % ( $\chi^2 = 9.84$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ).

Это позволяет думать о криптическом (защитном) характере пигментации личинок. Наличие полосы на дорсуме личинок определяется геном *stripe*, который наследуется как простой доминантный аллель (Kizmiller, Mason, 1967). Белый пигмент представляет собой отложения мочевой кислоты в амебоидных клетках жирового тела, сходных с урочитами. Предполагается, что пигмент имеет адаптивное значение, предохраняя окрашенных личинок от избыточной инсоляции (Benedict

Таблица 2

Чувствительность пигментированных и атипигментных личинок *Anopheles messeae* к *Bti*  
 Table 2. Susceptibility of pigmented and apigmented *Anopheles messeae* larvae to *Bti*

Популяция	Чувствительность ( $LD_{50} \cdot 10^{-6}$ , мл) особей с фенотипами		
	окрашенные	неокрашенные	отношение
Шарташ	12.5	10.97	1.1395
на мг массы:	3.79	2.89	1.3114
Корчино 1а	55.04	80	0.688
Корчино 2а	154.5	200	0.7725
Ермачиха	51.57	26.4	1.9534

Примечание. а — номер эксперимента.

Таблица 3

Чувствительность к *Bti* личинок *Anopheles messeae*, дифференцированных  
 по реакции избегания

Table 3. Susceptibility of *Anopheles messeae* larvae to *Bti* differentiated according to their avoidance reaction

Номер эксперимента	Тип личинок		Вариант сравнения	
	нырнувшие (А)	ненырнувшие (Б)	А/Б*	к/о(А)**
1. Опыт 1а	35.9 ± 3.03	57.8 ± 3.13	23.37	6.7
Опыт 2б	42 ± 4.94	—в		9.34
Опыт (1+2) г	16.4 ± 1.98	9.8 ± 2.12	4.85	
Контроль	21.2 ± 4.01	48 ± 5	15.13	
2. Опыт 13 ч	4.4 ± 1.29	11 ± 3.13	4.35	
Контроль	0	2 ± 2		
Опыт 18 ч	8 ± 1.71	21 ± 4.07	10.23	
Контроль	0	2 ± 2		
Опыт 3б ч	57.3 ± 3.11	67 ± 4.7	2.41	
Контроль	4.6 ± 2.25	13.2 ± 5.49	1.76	
3. Опыт	57.4 ± 3.46	60.7 ± 3.49	0.34	
Контроль	0.5 ± 0.5	5.1 ± 2.22	5.49	

Примечание. а — однократный отбор; б — двукратный отбор; в — не проводили; г — с учетом гибели в контроле. \* — значения критерия «хи-квадрат»,  $df=1$ ; \*\* — различия между контролем и опытом в варианте А.

е. а., 1996). По-видимому, в геноме малярийного комара *An. messeae* комплексы генов, ответственных за филлотаксис, довольно тесно сцеплены с геном stripe.

У личинок малярийных комаров отмечена способность к активному поиску подходящей (привлекательной) пищи (Aly, Mulla, 1986). Результаты наших экспериментов показывают, что поисковая активность неодинакова у разных особей в

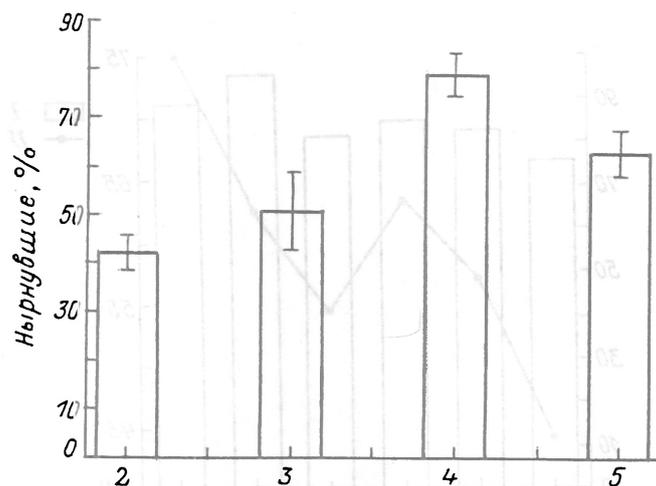


Рис. 2. Однократная реакция избегания у личинок 4-го возраста *Anopheles messeae* в популяции Томска. Указан 95%-ный доверительный интервал.

2—5 — внутривозрастные категории (объяснение см. в тексте).

Fig. 2. Avoidance reaction in 4-th stage larvae of *Anopheles messeae* from Tomsk, p-95 %.

популяции. Наличие полосы и ее отсутствие оказываются удобным маркером для наблюдений за локомоторной и поисковой активностью личинок.

Привлекательность водных растений оказалась неодинаковой для личинок *An. messeae*. Так, пузырчатка *Utricularia vulgaris* оказалась привлекательнее роголиста *Potamogeton* sp. За 10 мин на пузырчатку переместилось  $35.0 \pm 4.77$  % личинок, на роголист — всего  $16.0 \pm 3.67$  % ( $\chi^2 = 8.53$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ). Это подтверждается наблюдениями в природных водоемах: как правило, на пузырчатке концентрация личинок всегда оказывалась выше, чем на роголисте.

Фенотипическая изменчивость личинок по признаку окраски слабо коррелировала со способом их питания. Однако чувствительность пигментированных и апигментных особей *An. messeae* к *Bti* различалась. В двух популяциях более чувствительными оказались апигментные индивидуумы, в одной — пигментированные (табл. 2). Это показывает на независимое распределение этих признаков. Аналогичный результат получен по распределению генов non-strupe и dieldrin-resistance и DDT-resistance (Kizmilller, Mason, 1967).

Наличие белого пигмента у личинок также коррелировало с реакцией избегания (нырка) на сотрясение поверхности воды. Пигментированные личинки проявили при этом меньшую реакционную способность. В эксперименте среди нырнувших личинок ( $35.1 \pm 2.45$  %) оказалось  $47.4 \pm 4.33$  % окрашенных особей, среди нырнувших ( $64.9 \pm 2.45$  %) — лишь  $25.6 \pm 2.73$  % ( $\chi^2 = 17.45$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ).

Дифференциальная чувствительность к *Bti* личинок, однократно отобранных по реакции избегания, проявлялась только при низком уровне смертности в эксперименте (табл. 3).

Наиболее «нервными» при однократном отборе оказались особи *An. messeae* категории 4. Более старшие и более младшие личинки проявляли меньшую реактивность (рис. 2).

Внутривозрастные различия могут быть обусловлены динамической активностью гормонов. Начало 4-го возраста характеризуется повышенной смертностью, его конец — переходом к предкулолочному состоянию и надвигающимся метаморфозом. Это снижает не только их реактивность, но и увеличивает чувствительность к *Bti* (Бурлак, Сибатаев, 1995). На этой стадии онтогенеза в их организме экспрессируется

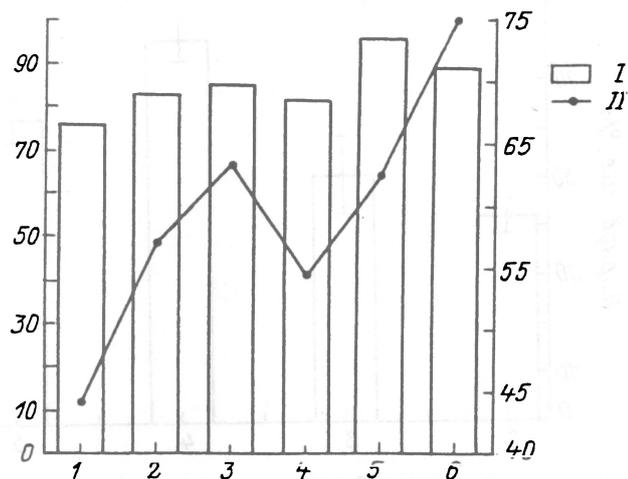


Рис. 3. Доля фильтраторов (в %) среди личинок *Anopheles messeae* с различными аутосомными комбинациями хромосомы 3 и их чувствительность к кристаллообразующей бактерии *Bti*, популяция Томска.

По оси абсцисс — аутосомные комбинации: 1 — 3R<sub>00</sub>-3L<sub>00</sub>; 2 — 3R<sub>01</sub>-3L<sub>00</sub>; 3 — 3R<sub>11</sub>-3L<sub>00</sub>; 4 — 3R<sub>00</sub>-3L<sub>01(11)</sub>; 5 — 3R<sub>01</sub>-3L<sub>01(11)</sub>; 6 — 3R<sub>11</sub>-3L<sub>01(11)</sub>; I — смертность; II — доля фильтраторов; по оси ординат: слева — доля фильтраторов (в %), справа — смертность (в %).

Fig. 3. Quota of filtrators (%) among *Anopheles messeae* larvae with different autosome combinations in the chromosome 3 and their susceptibility to *Bti*, population from Tomsk.

р-эстераза, снижающая титр ювенильного гормона (Корочкин, 1987), отмеченного в качестве фактора, повышающего устойчивость насекомых к патогенам (Исси, Онацкий, 1984).

Чувствительность к *Bti* личинок комаров разных видов в значительной степени зависела от скорости проглатывания ими пищи (Алу, 1988). Одинакова ли взаимосвязь этих свойств на внутривидовом и межвидовом уровнях? Для ответа на этот вопрос провели анализ с привлечением инверсионного полиморфизма.

У малярийного комара *An. messeae* отмечено наличие сбалансированного инверсионного полиморфизма по 5 парацентрическим инверсиям, имеющего адаптивный характер (Стегний, 1991). Исследования показывают, что особи *An. messeae* с генотипами 3L<sub>01</sub> быстрее проглатывали патоген (*Bti*) в групповом варианте эксперимента, чем с генотипами 3L<sub>00</sub>, следствием чего явилась их более высокая гибель (Бурлак, Гордеев, 1996). Личинки с генотипами 2R<sub>00</sub> медленнее поглощали пищу, чем с генотипами 2R<sub>11</sub> (Сибатаев, 1996). Чувствительность последних к *Bti* существенно превосходила восприимчивость первых (Бурлак, 1996), что указывает на прямую зависимость между этими свойствами на внутривидовом уровне. Однако личинки *An. beklemishevi* Stegny et Kabanova значительно быстрее заполняли кишечник, чем *An. messeae*, и оказались при этом менее восприимчивыми к *Bti* (Бурлак, Сибатаев, 1995). Это свидетельствует о том, что внутривидовые и межвидовые закономерности могут не совпадать.

Связана ли чувствительность личинок *An. messeae* к *Bti* с их склонностью к обскребыванию? Косвенные сопоставления показали, что «обскребыватели» с инверсионными генотипами 3R<sub>00</sub>-3L<sub>00</sub> и самцы XL<sub>1</sub>-3R<sub>00</sub> из популяции Томска ( $\chi^2 = 4.24$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$  и  $\chi^2 = 7.86$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$  соответственно) имели также и сниженную чувствительность к *Bti* ( $\chi^2 = 4.09$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$  и  $\chi^2 = 5.58$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$  соответственно; рис. 3, 4). Аналогично «обскребыватели» из Те-

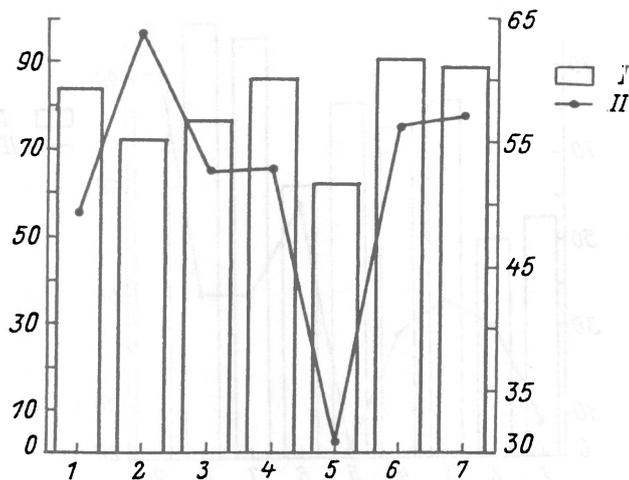


Рис. 4. Доля фильтраторов среди личинок *Anopheles messeae* с различными вариантами хромосомных комбинаций XL-3R и их устойчивость к *Bti*, популяция Томска.

По оси абсцисс — комбинации хромосом: 1 — XL<sub>00(01.0)</sub>-3R<sub>00</sub>, 2 — XL<sub>00(01.5)</sub>-3R<sub>01(11)</sub>, 3 — XL<sub>11</sub>-3R<sub>00</sub>, 4 — XL<sub>11</sub>-3R<sub>01(11)</sub>, 5 — XL<sub>1</sub>-3R<sub>00</sub>; 6 — XL<sub>1</sub>-3R<sub>01(11)</sub>, 7 — XL<sub>12(2)</sub>-3R<sub>01(11)</sub>.

Остальные обозначения такие же, как на рис 3.

Fig. 4. Quota of filtrators among *Anopheles messeae* larvae with different variations of chromosome combinations XL-3R and their resistance to *Bti*, population Tomsk.

гульдетской популяции, например самки XL<sub>11</sub>-3L<sub>00</sub>, оказались менее восприимчивыми к патогену ( $\chi^2 = 5.64$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ; рис. 5).

Способность к обскребыванию у личинок *An. messeae* коррелировала преимущественно с инверсионными генотипами по хромосомам X (плечо XL) и 3 (плечо 3R), а также с их взаимодействием. При этом скорость фильтрации и способ добывания пищи регулировались независимо (Бурлак, 1994, 1996). Чувствительность к *Bti* у личинок *An. messeae* коррелировала в основном с инверсионными генотипами по плечам 2R и 3L (Гордеев, Бурлак, 1991, 1992а, 1992б; Бурлак, 1994, 1996; Бурлак, Гордеев, 1995а, 1995б, 1996). Это показывает, что регуляция способности к добыванию пищи и чувствительности к *Bti* у личинок *An. messeae* также носит независимый характер.

Эксперименты по непосредственному определению чувствительности к *Bti* особей с различными способами добывания пищи показывают, что «фильтраторы» обычно несколько восприимчивее «обскребывателей» (рис. 6). Это может определяться как частотно-зависимым проявлением обоих признаков, так и влиянием генотипа на чувствительность личинок (Бурлак, 1994, 1996).

Также можно назвать еще одну причину, имеющую особый вес в природных популяциях. Речь идет об инфицированных естественными паразитами и патогенами особях, пищевая активность которых, по-видимому, изменена. Так, при отборе на биотесты личинок по способу добывания пищи среди «обскребывателей» оказалось  $3.0 \pm 0.98$  больных, среди «фильтраторов» —  $9.5 \pm 1.84$  % ( $\chi^2 = 9.23$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.01$ ). При тестировании на избегание среди ненырнувших личинок обнаружили особи с поражением слюнных желез грибом *Penicillium* sp. Среди нырнувших личинок с микозами не оказалось. Смертность в контроле у ненырнувших личинок превышала гибель в контроле у нырнувших (табл. 3). Эти данные показывают, что при проведении экспериментов на особях из природных популяций часть из них имеет измененную реакционную способность в связи с болезнями.

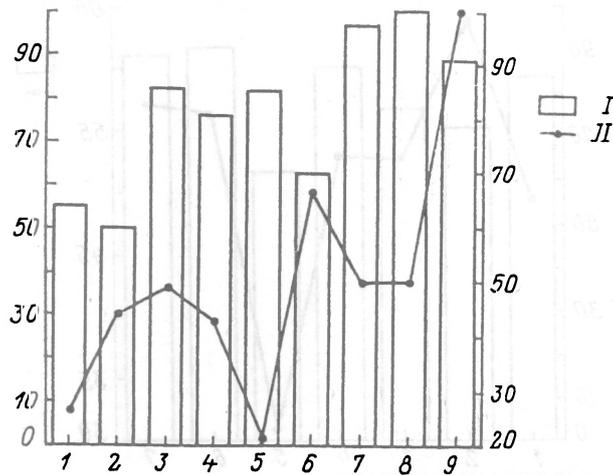


Рис. 5. Доля фильтраторов среди личинок с различными вариантами хромосомных комбинаций XL-3L и их устойчивость к *Bti* в популяции пос. Тегульдет.

По оси абсцисс — комбинации хромосом: 1 — XL<sub>11</sub>-3L<sub>00</sub>, 2 — XL<sub>11</sub>-3L<sub>01(11)</sub>, 3 — XL<sub>1</sub>-3L<sub>00</sub>, 4 — XL<sub>1</sub>-3L<sub>01(11)</sub>, 5 — XL<sub>12</sub>-3L<sub>00</sub>, 6 — XL<sub>12</sub>-3L<sub>01(11)</sub>, 7 — XL<sub>2</sub>-3L<sub>00</sub>, 8 — XL<sub>2</sub>-3L<sub>01(11)</sub>; 9 — XL<sub>22</sub>-3L<sub>00</sub>.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 3.

Fig. 5. Quota of filtrators among larvae with different variations of chromosome combinations XL-3L and their resistance to *Bti*, population from Teguldet.

Исходя из литературных данных, а также учитывая полученные нами результаты, выводы Расницына и др. (1991) относительно связи способов питания у личинок комаров и их чувствительности к *Bti* следует признать несколько преждевременными. Чувствительность личинок разных видов малярийных комаров следует связывать прежде всего со скоростью проглатывания пищи, а не со способностью их к обскреживанию, хотя не исключено, что такая связь все-таки имеется, поскольку склонность к обскреживанию и скорость фильтрации коррелируют с шириной головы (Маслов, 1967; Суханов, Лопатин, 1990). У этой проблемы есть еще одна сторона:

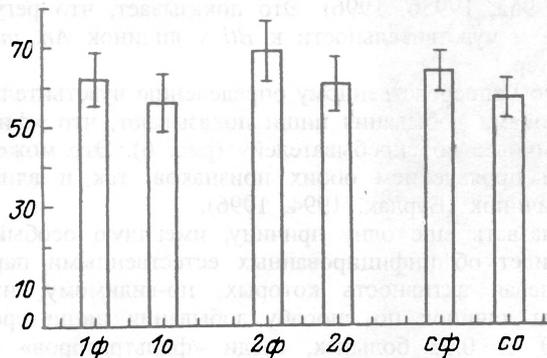


Рис. 6. Смертность «обскребивателей» и «фильтраторов» *Anopheles messeae* после однократного отбора. Указан 95%-ный доверительный интервал. Популяция Томска.

По оси абсцисс — вариант эксперимента; по оси ординат — смертность (в %). о — обскребиватели; ф — фильтраторы; с — сумма двух экспериментов; 1 — группа; 2 — индивидуально.

Fig. 6. Death rate of «scrapers» and «filtrators» of *Anopheles messeae* larvae after one selection. p-95 %. Population from Tomsk.

внутривидовые и межвидовые закономерности могут не совпадать. Отсюда и противоречивые, на первый взгляд, результаты.

Работа поддержана грантом INTAS-93-22.

### Список литературы

- Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара *Anopheles maculipennis* Mg. М.: Медгиз, 1944. 299 с.
- Бурлак В. А. Связь пищевого поведения и хромосомного полиморфизма у личинок *Anopheles messeae* Fall. // Генетика. 1994. Т. 30 (приложение). С. 20.
- Бурлак В. А. Влияние кристаллообразующей бактерии *Bacillus thuringiensis* подвида *israelensis* на инверсионно-полиморфные популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. (Diptera: Culicidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1996. 17 с.
- Бурлак В. А., Гордеев М. И. Клоновые особенности действия *Bacillus thuringiensis* подвида *israelensis* на личинок малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. с разными кариотипами // Сибир. эколог. журн. 1995а. Т. 2, № 5. С. 432—437.
- Бурлак В. А., Гордеев М. И. Некоторые аспекты взаимодействия кристаллообразующих бактерий с природными популяциями малярийных комаров на уровне инверсионного полиморфизма // Актуальные вопросы биологии. Барнаул: Изд-во АГУ, 1995б. С. 12—15.
- Бурлак В. А., Гордеев М. И. Влияние плотности на чувствительность личинок малярийных комаров с разными кариотипами к кристаллообразующей бактерии в популяциях севера ареала // Экология. 1996. № 2. С. 211—217.
- Бурлак В. А., Сибатаев А. К. Абсолютная и относительная чувствительность личинок двух видов малярийных комаров из двух популяций к *Bacillus thuringiensis israelensis* и *Bacillus thuringiensis fukuokaensis* // Сибир. эколог. журн. 1995. Т. 2, № 5. С. 448—456.
- Гордеев М. И., Бурлак В. А. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. Сообщ. X. Устойчивость личинок с различными генотипами к токсинам кристаллообразующей бактерии *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* (серовар H14) // Генетика. 1991. Т. 27, № 2. С. 238—246.
- Гордеев М. И., Бурлак В. А. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. Сообщ. XI. Групповой эффект при инфицировании личинок бактерией *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* // Генетика. 1992а. Т. 28, № 7. С. 82—88.
- Гордеев М. И., Бурлак В. А. Структура популяции и устойчивость личинок малярийного комара *Anopheles messeae* (Diptera; Culicidae) к кристаллообразующей бактерии *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* // Зоол. журн. 1992б. Т. 71, вып. 12. С. 69—76.
- Исси И. В., Онацкий Н. М. Особенности взаимоотношений микроспоридий и насекомых на ранних этапах заболевания // Паразито-хозяйинные отношения. Л., 1984. С. 102—113. (Паразитология. Вып. 9).
- Корочкин Л. И. Генетика изоферментов и проблема адаптации // Экологическая генетика и эволюция. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 135—146.
- Мантейфель Б. П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 1987. 272 с.
- Маслов А. В. Кровососущие комары подтрибы *Culisetina* мировой фауны. Л.: Наука, 1967. 182 с.
- Расницын С. П., Войчик А. А., Ясюкевич В. В. Сравнение нескольких видов комаров по реакции на бактериальные инсектициды // Мед. паразитол. 1991. Вып. 4. С. 6—9.

- Сибатаев А. К. Морфологический и экологический анализ личинок малярийных комаров видов-сиблингов Западной Сибири. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1996. 16 с.
- Стегний В. Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1991. 136 с.
- Суханов В. В., Лопатин О. Е. Математическая модель индивидуального развития хирономид // Журн. общей биол. 1990. Т. 51, № 2. С. 217—226.
- Aly C. Filter feeding of mosquito larvae (Diptera: Culicidae) in the presence of the bacterial pathogen *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* // Z. angew. Entomol. 1988. Vol. 105, N 2. P. 160—166.
- Aly C., Mulla M. S. Orientation and ingestion rates of larval *Anopheles albimanus* in response to float particles // Entomol. Exp. Appl. 1986. Vol. 42, № 1. P. 83—90.
- Aly C., Mulla M. S., Xu B.-Z., Schnetter W. Rate of ingestion by mosquito larvae (Diptera: Culicidae): as a factor in the effectiveness of a bacterial stomach toxin // J. Med. Entomol. 1988. Vol. 25, N 3. P. 191—196.
- Benedict M. Q., Cohen A., Cornel A. J., Brummet D. L. Uric acid in *Anopheles* mosquitoes (Diptera: Culicidae): effects of collarless, stripe and white mutations // Ann. Entomol. Soc. Am. 1996. Vol. 89, N 2. P. 261—265.
- Kizmillier J. B., Mason G. F. Formal genetics of *Anofelines* // Genetics of insect vectors of disease (J. W. Wraight and R. Pal, eds). 1967. P. 3—15.
- Merritt R. W., Dadd R. H., Walker E. D. Feeding behaviour, natural food, and nutritional relationships of larvae mosquitoes // Annu. Rev. Entomol. 1992. Vol. 37. P. 349—376.
- Wallace J. B., Merritt R. W. Filter-feeding ecology of aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. 1980. Vol. 25. P. 103—132.

Институт систематики и экологии  
животных СО РАН, Новосибирск,  
630091

Поступила 13.03.1997

CORRELATION OF BEHAVIOURAL ACTIONS OF THE MALARIA MOSQUITO  
*ANOPHELES MESSEAE* LARVAE (DIPTERA: CULICIDAE) WITH  
SUSCEPTIBILITY TO THE ENTOMOPATHOGENIC BACTERIUM *BACILLUS*  
*THURINGIENSIS ISRAELENسيس*

V. A. Burlak

Key words: *Anopheles messeae*, larvae, feeding and protective behaviour, susceptibility, *Bacillus thuringiensis israelensis*.

SUMMARY

Behavioural actions of the malariae mosquito *Anopheles messeae* larvae and their correlations with the susceptibility to the entomopathogenic bacterium *Bacillus thuringiensis israelensis* (*Bti*) were studied. The larvae were differentiated according to their feeding mode («filter-feeders» and «scraper-feeders») and to their avoidance reaction on a concussion of water surface by water drops («divers» and «undivers»). The «scraper-feeders» and «divers» showed a tendency of decreased susceptibility to *Bti*, while the «filter-feeders» and «undivers» did not. The presence of the white pigment (striped genotypes) on a dorsum of the larvae correlated with the reaction of avoidance and fillotaxis but not with the susceptibility to *Bti*.