

ГОРОДСКОЙ КОМАР

Е. Б. Виноградова, И. А. Захаров-Гезехус

Елена Борисовна Виноградова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Зоологического института РАН. Руководитель проекта 98-04-49684.

Илья Артемьевич Захаров-Гезехус, член-корреспондент РАН, заместитель директора Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. Руководитель проекта 00-15-9777.

Первую публикацию статьи см.: *Природа*. 2003. №12. С. 3—9.

Известно довольно много животных, приспособившихся к городским условиям; некоторые из них доставляют немало хлопот человеку. Городские комары — это не только зуд от укусов, аллергия, бессонные ночи и испорченное настроение, но и серьезная социальная проблема, которая касается санитарного состояния городов и, в конечном счете, здоровья населения. Кроме того, эти насекомые представляют большой биологический интерес, поскольку до сих пор ведутся научные споры об их происхождении, распространении и даже положении на иерархической лестнице систематики.

Систематический ранг

Род кровососущих комаров *Culex* включает более 400 видов, обитающих в основном в тропиках. В нашей стране наиболее распространен вид *C. pipiens* (рис. 1). Впервые его описал К. Линней еще в 1758 г. Спустя 17 лет его ученик, менее знаменитый шведский естествоиспытатель П. Форсколь, по собранным в Египте экземплярам описал другого, внешне схожего с *C. pipiens*, но более агрессивного комара — *C. molestus*. Кстати, «*molestus*» в переводе с латинского означает «докучливый, назойливый, доставляющий беспокойство», что вполне соответствует характеру насекомого. Впоследствии именно этот комар получил известность как городской, или подвальный. Со временем представление о его таксономическом статусе менялось, и до сих пор на этот счет нет единого мнения. Однако никто в настоящее время не удостаивает его видового статуса, обычно городского комара относят к подвиду *C. pipiens*, мы же и вовсе называем его *Culex pipiens pipiens f. molestus*, что на языке систематики соответствует внутривидовой форме (еще точнее экотипу), приспособившейся к обитанию в определенных экологических условиях.

В 1964 г., когда *C. pipiens* уже считали политипическим видом, включающим несколько подвидов, по инициативе Всемирной организации здравоохранения в Женеве был созван международный семинар, на котором обсуждались систематика, экология, физиология, генетика, устойчивость к инсектицидам и меры контроля численности комаров всего комплекса *C. pipiens*. Тем не менее, за прошедшие с тех пор годы так и не сформировалось общего представления о составе комплекса и таксономическом статусе его членов. По нашему мнению, комплекс *C. pipiens* состоит из четырех подвидов — *C. p. pipiens*, *C. p. quinquefasciatus*, *C. p. pallens* и *C. p. australicus* и близких к ним видов *C. torrentium* и *C. vagans* (таблица). Два первых подвида, таксономический ранг которых иногда повышают до вида, приурочены к разным климатическим зонам: *C. p. pipiens*, часто называемый в иностранной литературе северным домовым комаром, обитает в основном в зоне умеренного климата, тогда как южный *C. p. quinquefasciatus* — в субтропиках и тропиках. На территории СНГ встречается только *C. p. pipiens*, представленный двумя формами — пипиенс (*C. p. pipiens f. pipiens*) и молестус (*C. p. pipiens f. molestus*).

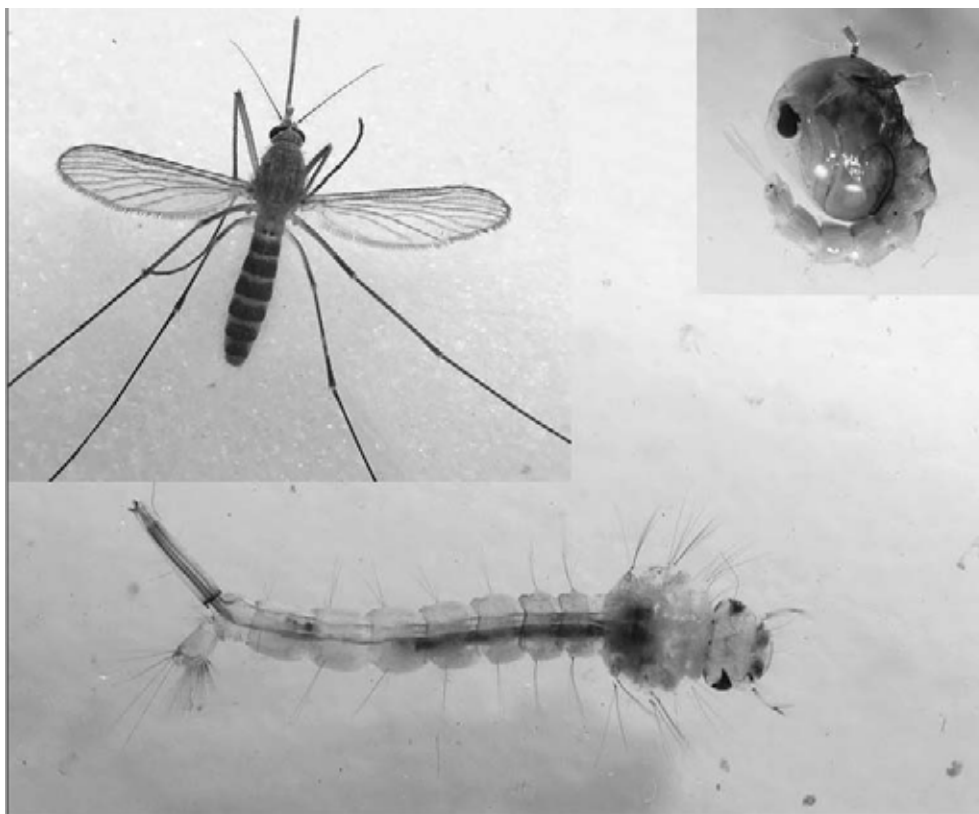


Рис. 1. Городской комар на разных стадиях развития: личинка (внизу), куколка (вверху справа) и взрослая особь.

О морфологических различиях между подвидами обычно судят по двум признакам: генитальному индексу (соотношению между размерами определенных структур гениталий самцов) и сифональному индексу личинок (отношению длины дыхательной трубки личинки к ее ширине у основания). Однако эти морфометрические признаки подвержены изменчивости — индивидуальной, географической, комбинативной (как следствие гибридизации) и модификационной (возникающей под воздействием факторов внешней среды), что снижает их диагностическую ценность.

Биологические различия между подвидами и внутривидовыми формами, напротив, выражены сильнее, и в качестве диагностических используют три основных признака. Первый — способность откладывать первую порцию яиц без кровососания, за счет питательных резервов, накопленных на личиночной стадии (автогения); этой способностью обладают лишь немногие виды или отдельные популяции. Второй — спаривание во время роения (эвригамия) или, наоборот, спаривание без роения (стеногамия). Понятно, что роение возможно лишь на открытом пространстве, поэтому в замкнутых биотопах (пещерах, подвалах, туннелях и т. д.) обитают комары, спаривающиеся без роения. И, наконец, третий признак — способность к формированию репродуктивной диапаузы, позволяющей шей комарам переживать неблагоприятный осенне-зимний сезон в условиях умеренного климата. Сочетание названных признаков характеризует тот или иной подвид, а случается и форму. Наиболее интересен в этом смысле подвид *C. p. pipiens*, две формы которого наделены альтернативными признаками: молестус — автогенией, стеногамией и способностью обходиться без диапаузы, у пипиенса же все наоборот. Признак автогении столь важен для идентификации этих форм, что нередко понятия «автогенная» и «неавтогенная» формы употребляются в качестве синонимов молестуса и пипиенса.

Географическое распространение, морфометрические и биологические характеристики комаров подвидов и форм комплекса *C. pipiens*

	А	С, Э	Д	Ан	DV/D	ССИ	Распространение
<i>C. pipiens</i>							Европа, Африка, нетропическая часть Азии
f. <i>pipiens</i>	-	Э	+	- +	<0.3	≥4.7	Америка (севернее 39°с.ш. и 32—50°ю.ш.)
f. <i>molestus</i> (городской комар)	+	С	-	+		<4.5	Там же, где и пипиенс, а также в Австралии
<i>C. p. quinquefasciatus</i>	-	С	-	+	>0.4	<3.5	Субтропическая и тропическая Африка, Америка, Ю.-В. Азия, Австралия.
<i>C. p. pallens</i>	-	С	+	+	0.2—0.4	4.0	Америка (36—39°с.ш.), Китай (28—32°с.ш.), Япония
<i>C. p. australicus</i>	-	Э	+	-		6.0—7.0	Австралия

Примечание. А — автогения; С — стеногамия; Э — эвригамия; Д — диапауза; Ан — антропофилия; DV/D — генитальный индекс самцов; ССИ — средний сифональный индекс личинок.

Естественно, что на практике дифференцировать популяции автогенных и неавтогенных форм северных домовых комаров довольно сложно. Поэтому настоящей удачей стало обнаружение достоверной корреляции между величиной среднего сифонального индекса личинок и автогенностью самок, полученной на основании анализа 259 природных популяций *C. pipiens* из разных частей его ареала [1]. В результате мониторинга, проведенного в городах и поселках Карелии, Северного Кавказа, Дальнего Востока и Узбекистана, выяснилось, что неавтогенный пипиенс предпочитает размножаться в разнообразных открытых наземных водоемах, тогда как автогенный молестус освоил специфические подземные биотопы (подтопленные подвалы домов, туннели, подземные кол лекторы и т. п.). Исключения из этого правила редки. Таким образом, две формы — пипиенс и молестус — существуют бок о бок, но занимают разные экологические ниши [2].

Петербургская популяция

Как ни странно, до сих пор изучение особенностей популяционной экологии и жизненной стратегии городского комара нигде не проводилось. В Санкт-Петербурге из-за неудовлетворительного состояния жилищно-коммунального хозяйства подвалы большинства домов оказались подтопленными, там сложились благоприятные условия для круглогодичного размножения комаров. В 1997—2002 гг. мы обследовали множество таких домов в разных частях города, а в 10 из них вели постоянные наблюдения [3]. Личинки комаров были обнаружены только в отапливаемых подвалах со стоячей водой довольно высокой степени загрязнения, причем не только органического, служащего для личинок пищей. Как оказалось, они устойчивы к высокому содержанию тяжелых металлов: например, в иле одного из подвалов в центре города их концентрация превышала допустимую норму в несколько раз (кадмия — в 12, свинца — в 5, меди — в 3 и цинка — в 2 раза).

Лишенный от природы способности зимовать молестус в течение всего года может размножаться только в условиях более или менее стабильных положительных температур (10—37°C). Во время отопительного сезона температура воды в городских подвалах поднимается до оптимального для развития личинок уровня (16—22°C, иногда даже до 27—34°C). В результате на свет появляются друг за другом несколько поколений, численность комаров быстро растет, что сразу отмечают горожане. После отключения отопления, когда температура воды опускается до 12—13°C, а порой и ниже, развитие комаров заметно замедляется, соответственно снижается их численность.

В отличие от большинства видов обсуждаемого рода комаров, нуждающихся для воспроизводства в кровососании, жизненный цикл молестуса в подвальных биотопах (даже полностью изолированных) максимально упрощен и сокращен. Численность популяции может поддерживаться бесконечно долго исключительно за счет автогенных яйцекладок при условии оптимальной температуры и загрязнения воды органикой. Высокий уровень автогении — важная особенность петербургской популяции комаров. Средний размер автогенных яйцекладок в зависимости от условий в подвале и сезона варьировал примерно от 31 до 106 яиц (судя по литературным данным, это рекордная величина даже для природных популяций), а доля автогенных самок в 26 из 29 сборов была близка к 100%, что свидетельствует об их хорошем питании на личиночной стадии развития. Едва родившись, самки спариваются, а после откладки яиц стремятся вылететь, чтобы насосаться крови для созревания следующей порции яиц. Зимой взрослые самки попадают в квартиры через лестничные проемы и вентиляционные отверстия, а при повышении температуры воздуха до 10°C могут вылетать из подвала наружу и проникать в жилые помещения через окна. Свою жертву комары находят благодаря сложному поисковому поведению; пищевыми аттрактантами для них служат углекислый газ, молочная кислота и некоторые другие соединения.

Проведенный мониторинг показал, что петербургская популяция городского комара благоденствует, признаков каких-либо инфекций у личинок и заметной их смертности не отмечено. Соотношение полов (другая важная популяционная характеристика) примерно соответствует нормальному (1:1), по совокупности всех сборов, из куколок отрождилось в среднем 55% самцов. Высокая экологическая и физиологическая пластичность городского комара позволила ему развиваться в воде разного химического состава, включая органическое и техногенное загрязнение. Естественно, что после осушительных и истребительных мероприятий, а также вследствие понижения температуры и уровня органического загрязнения воды подвальные популяции молестуса деградируют.

Происхождение и распространение

Первоначально найденный в субтропиках в XVIII в., молестус успешно расселился в XX в. по городам умеренного пояса. В 1921 г. его обнаружили в Лондоне и еще в трех городах Англии, в 30х годах — в Стокгольме, Осло, Париже, Тихани и Метреверебили, а чуть позднее — в городах Германии, Чехии, Словакии и других европейских стран. Сейчас молестус встречается почти повсеместно, однако детально его распространение изучено только в бывшем СССР и Японии.

В СССР впервые городского комара нашли в 1926 г. в Днепропетровске, а в 1939 г. его обнаружили еще в Ленинграде и Москве (в туннелях метро). В 1990 г., по данным опроса медицинских энтомологов, молестус зарегистрирован в более чем 300 городах и поселках городского типа практически во всех ландшафтно-климатических зонах страны — от Мурманска, Архангельска и Воркуты на севере до Еревана и Баку на юге, от западных границ государства до Владивостока и Петропавловска-Камчатского на востоке [1, 4] (рис. 2).

С какой скоростью городской комар, появившись однажды в одном из подвалов, завоевывает город? Таких сведений, к сожалению, мало, так как долгое время эта информация была засекреченной. Но даже немногочисленные опубликованные данные весьма впечатляют. Например, в Москве в 1950—1965 гг. существовало только 20 подвалов, где плодились комары, а к 1977 г. их число возросло почти до 1600. В Екатеринбурге в 1983 г. отмечено 25 домов с комарами, к 1987 г. их было 175, а к 1992 г. — 325 [2]. В Ленинграде в 1954 г. было всего три таких подвала, куда В. Г. Федоров, энтомолог Городской санитарной эпидемиологической станции, привел меня, тогда еще студентку Ленинградского государственного университета, для сбора материала. Сейчас практически все районы города заселены комарами.

Как расселяются комары внутри города — более или менее ясно. Известно, что комарам свойствен определенный суточный ритм активности — лёта, спаривания, кровососания и яй-

цекладки [1]. У большинства видов это происходит во время вечерних или утренних сумерек, а также ночью. Перед вылетевшей из подвала самкой стоит довольно трудная задача — быстро найти место, подходящее для развития ее будущего потомства. Благодаря хорошо развитой системе органов чувств комар находит добычу, чтобы напиться крови, и отыскивает подвал, подходящий для откладки яиц; дистантные хеморецепторы позволяют ему по запаху

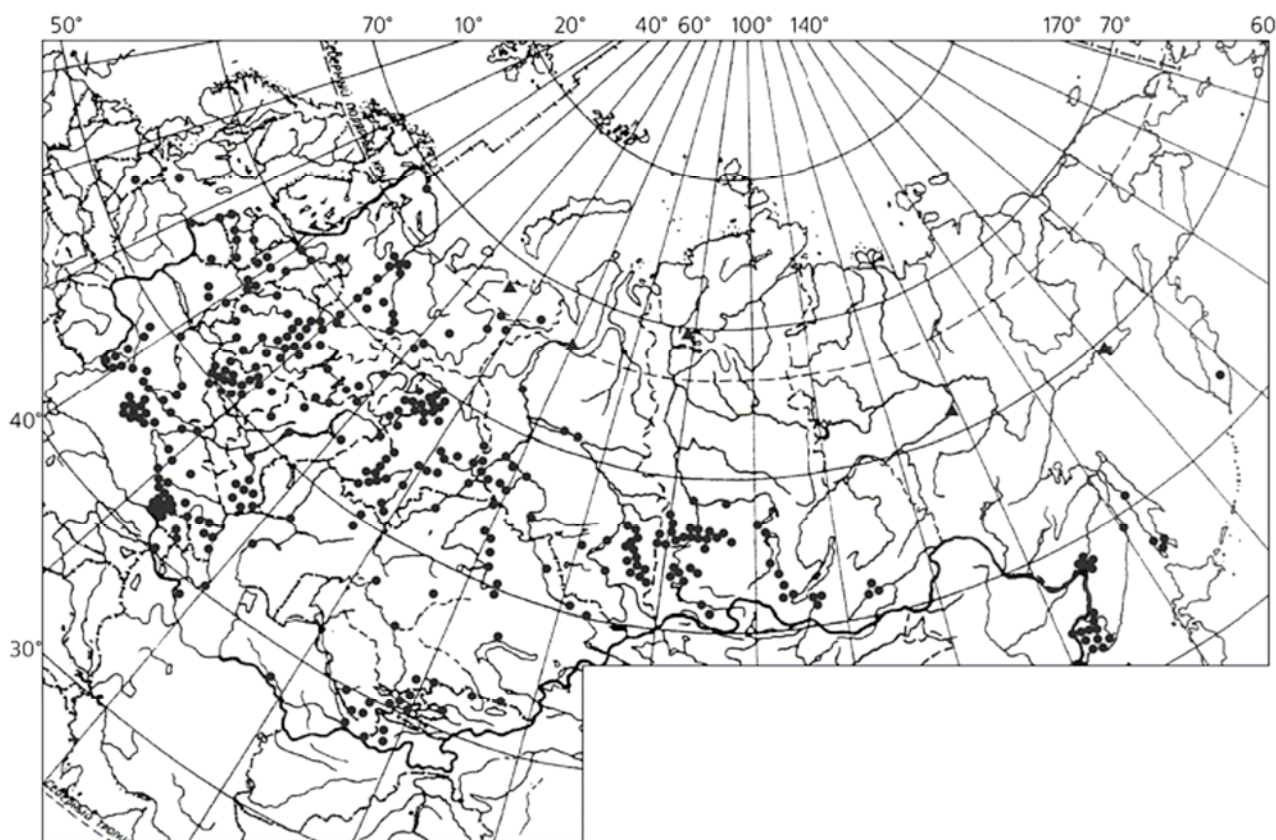


Рис. 2. Распространение городского комара на территории бывшего СССР [4]. Треугольниками обозначены места, вполне пригодные для размножения комара, однако он там не обнаружен.

оценивать качество воды на расстоянии, а контактные — при непосредственном с ней соприкосновении. Большое количество таких рецепторов находится на ротовых органах и лапках. Экспериментально доказано, что комары способны различать в воде разную концентрацию некоторых солей, а главное — содержание разных органических веществ. Сейчас известны как аттрактанты, так и репелленты, соответственно стимулирующие или тормозящие откладку яиц [2]. Наши эксперименты по изучению аттрактивности разных сред выполнены на городских комарах из подвалов Петербурга [5]. Выяснилось, что самки предпочитают чистой воде загрязненную из подвальных водоемов (95. 9% яйцекладок), культуральную среду (77%), а также воду, в которой до этого в течение двух дней находилось небольшое количество личинок (76. 5%) или яйцекладок (77. 5%). Наши результаты подтверждены в экспериментах других ученых. Более того, японцам удалось вы делить из яиц молестуса белок, стимулирующий яйцекладку. Таким образом, обладая таким комплексом «навигационно-поискового оборудования», самки весьма быстро осваивают новые территории.

Гораздо труднее понять, как молестус попадает из одного города в другой и расселяется по странам и континентам. Кто он — пришелец, перебравшийся в Европу и Северную Америку, например, из Египта, или местный житель, до какого-то времени не обнаруживший себя? Расселение насекомых в новые для них места и формирование стабильных, способных к самовоспроизводству популяций может происходить по-разному. Естественный путь включает миграции, за нос ветром и т. д., а искусственный связан со всеми современными транспортными средствами. Известно много примеров случайного завоза вредных насекомых с одного

континента на другой. Один из них — недавняя экспансия комара *Aedes albopictus*, кровососа и переносчика инфекций, уроженца Юго-Восточной Азии. За последние 10—15 лет он заселил Северную и Южную Америку, часть континентальной Африки и Южную Европу [6]. Это стало возможно благодаря его выдающимся биологическим особенностям — способности откладывать яйца и развиваться в разных контейнерах, наличию диапаузы яиц, которые, будучи значительно обезвоженными, долгое время сохраняют жизнеспособность. В США, например он попал с использованными автопокрышками, в больших количествах переправляемыми морским и воздушным транспортом для дальнейшей переработки.

Перемещения вредных насекомых, в том числе и комаров из страны в страну отслеживают карантинные службы, которые есть в каждой стране. Из немалочисленных комаров, судя по литературным данным, больше всех любит путешествовать *C. p. quinquefasciatus*. Предположительно в XIX в. он был завезен на Гавайские о-ва, а во время второй мировой войны на некоторые острова центральной части Тихого океана. При осмотре 4436 вагонов из 113 поездов, прибывших в 1958—1960 гг. из Мексики в США, было собрано 3162 экземпляра комаров, из которых 98,7% составлял *C. p. quinquefasciatus*. В 1948—1960 гг. были обследованы также самолеты, прибывавшие в четыре крупных аэропорта США, а также в Гонолулу и Пуэрто-Рико. Тогда собрали 20693 экземпляра 51 вида комаров, в том числе 4796 особей *C. p. quinquefasciatus*, из них только 1362 — живых. Таким образом, за год только названным путем завозили в среднем по 100 комаров. Такая успешная «иммиграция» *C. p. quinquefasciatus* возможна лишь в пределах тропического пояса — в зоне умеренного климата он обречен на вымирание, поскольку не способен зимовать.

Что же касается молестуса, то его расселение с транспортом в зоне умеренного климата теоретически возможно, хотя надежного подтверждения тому пока нет. Во всяком случае, для успешного освоения комарами нового города, очевидно, необходим неоднократный завоз.

Известно, что в Мельбурне (Австралия) городской комар появился после второй мировой войны, и считается, что он был завезен туда морским путем, но та кому способу расселения противоречат особенности биологии этого комара.

Американские специалисты Д. Кицмиллер и А. Барр независимо друг от друга высказали иную гипотезу, объясняющую появление молестуса в городах умеренного пояса. Они предположили, что городской комар происходит от местных популяций пипиенса. Теоретически это возможно, но лишь в случае, если в популяции есть автогенные и стеногамные особи, способные развиваться в условиях городских подвалов. Канадские ученые, исследовав типичную популяцию пипиенса, установили, что в ней встречаются, хоть и очень редко, такие особи, которые могли бы стать основательницами будущих популяций городского комара.

Взаимоотношения экотипов

К настоящему времени уже не осталось сомнения в том, что экспансия городского комара в умеренном поясе обусловлена урбанизацией. Однако урбанизация — это лишь одна из форм многообразной хозяйственной деятельности человека. Она оказывает мощное воздействие на естественные биоценозы, сопровождается формированием совершенно новых типов биотопов, в том числе и разнообразных искусственных водоемов, часто с высоким уровнем биогенного и техногенного загрязнения. Многие организмы успешно адаптируются к новым экологическим условиям, в результате появляются синантропные популяции и виды. Городской комар относится к облигатным синантропам, так как тесно связан с жильем человека и за пределами его поселений (по крайней мере, в умеренном поясе) не встречается. Неавтогенный пипиенс — факультативный синантроп, поскольку также приспособился к существованию в городских условиях (личинки развиваются в полисапробных водоемах, таких как сточные каналы, поля фильтрации и т. п., а взрослые особи питаются кровью животных, в том числе человека), но может жить и вне городов. Такие антропофильные популяции пипиенса были впервые обнаружены в 1956—1959 гг. в городах Северного Кавказа и на Украине (в Одессе),

а затем — в окрестностях Москвы (в 1964 г.) и на юге Карелии (в 1973 г.). Сейчас их ареал значительно расширился. Таким образом, в ряде городов население зимой страдает от нападения молестуса, а летом к нему присоединяется и антропофильный пипиенс.

На протяжении почти всего ареала экотипы северного домового комара могут сосуществовать вместе. Естественно возникает вопрос, насколько они репродуктивно изолированы друг от друга и есть ли механизмы, поддерживающие их самостоятельность?

Собственные исследования и анализ литературы позволяют нам выделить по крайней мере, три механизма, обеспечивающих изоляцию между пипиенсом и молестусом в умеренном поясе [2]. Первый механизм заключается в их биотопической, или экологической, разобщенности. Как мы уже отмечали, молестус размножается в подземных биотопах, а пипиенс — в наземных, открытых водоемах.

Второй механизм связан с характером наследования диапаузы при скрещивании автогенной и неавтогенной форм [2]. У гибридов первого поколения диапауза отсутствует, но проявляется у незначительной части самок второго поколения. Без диапаузы комары не способны пережить зиму, а редкие перезимовавшие насекомые не могут обеспечить стабильное существование гибридных популяций. Все это обеспечивает обособленность экотипов.

Третий механизм обусловлен различиями в поведении при спаривании (эвригамия и стеногамия), а также пространственным разобщением мест спаривания: неавтогенная форма спаривается в роях на высоте двух-трех метров, автогенная — вблизи поверхности земли. Получено и фактическое доказательство отсутствия гибридизации между ними в эксперименте с выпуском автогенных особей в природную неавтогенную популяцию *C. p. pipiens* [7]. Интересно, что степень изоляции между упомянутыми формами изменяется в пределах ареала, уменьшаясь с севера на юг. Так, детальное исследование энзимного полиморфизма у *C. p. pipiens* в Египте и Израиле не подтвердили существование там двух генетически изолированных форм, которые отмечены в северной части ареала подвида, т. е. в Европе [8].

Известно, что результат скрещивания может определяться не только хромосомами, но и цитоплазмой яйцеклетки. Это так называемое явление цитоплазматической несовместимости, при котором образуется нежизнеспособное потомство [9]. Все разнообразие результатов, полученных при скрещивании отдельных популяций и подвигов *C. pipiens*, укладывается в три варианта: двухсторонняя совместимость (фертильность), двухсторонняя (стерильность) и односторонняя несовместимости. Впоследствии выяснилось, что цитоплазматическая несовместимость связана с присутствием в цитоплазме половых желез *C. pipiens* симбиотических бактерий *Wolbachia pipientis*, передающихся трансовариально (т. е. через яйцо) от матери ее потомкам [10].

Наши исследования, проведенные на материале сборов, сделанных в Петрозаводске, Петербурге, Москве, Екатеринбурге, Томске и их окрестностях, показали, что большинство подвальных комаров заражены вольбахией, а комары, размножающиеся в открытых водоемах, — не инфицированы [11, 12]. При их скрещивании будет наблюдаться односторонняя несовместимость — еще один механизм репродуктивной изоляции форм молестус и пипиенс.

Молекулярногенетические характеристика экотипов

При изучении сотен подвальных комаров, собранных в крупных городах европейской части России и в Сибири, мы обнаружили, что большинство из них, около 95%, заражено вольбахией [11, 12]. Присутствие этой бактерии было установлено с помощью чувствительного метода анализа ДНК — так называемой полимеразной цепной реакции. В этих исследованиях ДНК выделялась из индивидуальных личинок или куколок и подвергалась соответствующему анализу. Поскольку 5% личинок из подвалов не были заражены вольбахией, предстояло выяснить, можно ли их считать типичными молестусами. Для этого мы постарались найти различия в геномах пипиенс и молестус, которые позволили бы однозначно отнести каждого собранного комара к тому или другому экотипу.

Такие различия (молекулярно-генетические маркеры) действительно были найдены. Это, во первых, различия в митохондриальной ДНК (мт-ДНК). При определении последовательности нуклеотидов в одном фрагменте молекулы мт-ДНК было найдено различие по 6 из 246 нуклеотидов между пипиенсом и молестусом. И все собранные в подвалах, но не зараженные вольбахией, личинки поэтому маркеру, безусловно, должны были быть отнесены к форме молестус.

Удалось найти и второй маркер. Участок хромосомной ДНК, относящийся к так называемому рибосомному кластеру (т. е. группе генов, определяющих последовательность РНК рибосом), у пипиенса и молестуса, как оказалось, имеет разную длину, что наглядно выявляется с помощью электрофореза фрагментов ДНК. Во всех проанализированных случаях оба маркера давали согласованный и однозначный ответ — принадлежит ли данный комар к форме пипиенс или к форме молестус. До сих пор с помощью этих маркеров нам не удалось найти в природе гибридов между двумя экотипами, хотя такие гибриды были получены в лаборатории.

Использование методов молекулярно-генетического анализа позволило нам дать определенный ответ и на старый вопрос о происхождении подвальных комаров (по крайней мере, комаров из северных городов; на юге ситуация может быть другая). Безусловно, эти комары — мигранты, привнесенные в города человеком из каких-то дальних регионов, а не переселенцы из водоемов окружающей сельской местности. Комары мигранты принесли на север и своего симбионта — бактерию вольбахию, не встречающуюся среди обитающих здесь комаров открытых водоемов. Это, кстати, говорит и о возможности переноса на север отнюдь не столь безвредных, как вольбахия, бактерий и вирусов.

* * *

Постоянный интерес медицинских энтомологов и эпидемиологов к комарам *C. p. pipiens*, в том числе и городским, вполне понятен и оправдан. Они служат переносчиками многих возбудителей заболеваний человека и животных, в том числе энцефалитов (западного лошадиного — в США, японского — в Юго-Восточной Азии, Сан-Луи в США и Южной Америке), лихорадки долины Рифт в Африке. Западно-нильская лихорадка, первоначально известная из Африки, недавно появилась в Европе, Чехии и Румынии, вспышки этого заболевания зарегистрированы в 1999 г. в России (в Волгоградской обл.) и в США (в Нью-Йорке). А недавно из автогенной формы комаров была выделен возбудитель болезни Лайма (бореллия), получившей широкое распространение в США и Европе.

Кроме того, развивающийся в грязной воде подвалов домов и подземных кол лекторов вездесущий и назойливый городской комар оказался еще и очень интересен фундаментальной науке, стал популярным лабораторным объектом. Внимание ученых к нему не ослабевает, о чем красноречиво свидетельствует число публикаций. Во всемирной паутине в 1999 г. насчитывалось 5800 работ, и ежегодно этим комарам посвящается примерно по 100 статей.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Виноградова Е. Б. Комары комплекса *Culex pipiens* в России. СПб., 1997.
- 2 Vinogradova E. B. *Culex pipiens pipiens mosquitoes: taxonomy, distribution, ecology, physiology, genetics, applied importance and control*. Sofia; Moscow, 2000.
- 3 Vinogradova E. B. // *Proc. Zool. Inst.* 2001. V. 289. P. 167–172.
- 4 Маркович Н. Я., Заречная С. Н. // *Мед. паразитология*. 1992. №1. С. 5–9.
- 5 Vinogradova E. B. // *Int. J. Dipterol. Res.* 2001. V. 12. №1. P. 3–7.
- 6 Knudson A. B. // *Europ. J. Epidemiology*. 1995. V. 11. №3. P. 345–348.
- 7 Bullini Z., Coluzzi M. // *Monitore Zoolog. Ital.* 1980. V. 14. №1–2. P. 99–101.
- 8 Villani F. et al. // *Biol. J. Linnean Soc.* 1986. V. 29. P. 49–62.
- 9 Laven H. *Speciation and evolution in Culex pipiens* // *Genetics of insect vectors of disease*. Amsterdam; L.; N. Y., 1967. P. 251–275.
- 10 Yen J. H., Barr A. R. // *Nature*. 1971. V. 232. P. 657–658.

11 Vinogradova E. B., Zakharov I. A., Shaikevich E. V. // *Proc. Zool. Inst. Acad. Sci.* 2002. T. 296. C. 157–162.

12 Виноградова Е. Б., Федорова М. В., Шайкевич Е. В., Захаров И. А. // *ДАН.* 2003. Т. 389. С. 837–841.

