РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Л.С. Некрасова, Ю.Л. Вигоров

ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

ГОЦИЦКИЙ
ЕКАТЕРИНБУРГ
2011

УДК 591.5+595.771
ББК

Н 48 **Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л**. Видовые особенности популяционных и биотических реакций кровососущих комаров. — Екатеринбург: Гощицкий, 2011. 144 с.
Табл. 15. Ил. 33. Библиогр. 252 назв.

В этой книге впервые описано видовое разнообразие реакций кровососущих комаров на перенаселенность сообществ личинок, которая сильно влияет на количество и на свойства взрослых комаров. Впервые в отечественной литературе собраны и обсуждены данные о разнообразии экологических характеристик комаров разных таксонов — условий их развития, особенностей распределения по природным зонам и экосистемам, доминирования и других свойств. Интересные связи выявлены между адаптациями комаров и особенностями их участия в жизни разнообразных типов лесных, лесостепных и степных экосистем. Впервые исследована структура сообществ комаров в «островных» лесах Южного Урала, в лесных и степных экосистемах Уральского региона. Видовое разнообразие адаптаций и других признаков комаров разных таксонов обсуждено в свете представлений о причинной связи между неравномерностью темпов эволюционного преобразования реакций и признаков и, с другой стороны, экологической пластичностью.

Для биологов всех специальностей, в первую очередь для экологов, энтомологов, паразитологов, эпидемиологов, для студентов и преподавателей биологических специальностей и всех тех, кто интересуется проблемами окружающей среды.

Ответственный редактор — *профессор, доктор биологических наук* В.Д. Богданов
Рецензент — *профессор кафедры экологии и экологического образования УрГПУ, кандидат биологических наук* В.Н. Ольшванг

ISBN

© Л.С. Некрасова, Ю.Л. Вигоров, 2011
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2011
© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2011

ВВЕДЕНИЕ

Сравнительное изучение признаков и адаптаций кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) на популяционном, видовом и ценотическом уровнях важно для выявления разнообразия, описания его структуры, лучшего понимания устойчивости и эмерджентных свойств сообществ, адаптивных возможностей входящих в сообщества видов.

Изучать адаптационный потенциал и межтаксонное разнообразие приспособлений кровососущих комаров следует не только ввиду большой практической значимости гнуса и появления новых синантропных форм, но и потому, что на разных стадиях развития эти гетеротопные насекомые являются компонентами разных экосистем. Личинки кровососущих комаров населяют водные экосистемы, а взрослые насекомые, вылетая на сушу, способствуют распределению вещества, энергии, возбудителей заболеваний (вирусов, бактерий, патогенных простейших и гельминтов), весьма осложняя жизнь людям, многим домашним и диким животным.

Разнообразие и характеристики сообществ, включающих эти гемипопуляции комаров (Беклемишев, 1970), почти не сравнивали. Тем не менее можно предполагать, что у личиночных и имагинальных сообществ комаров какой-либо местности различаются не только характеристики локального разнообразия. Также различаются структура, параметры жизнедеятельности таких сообществ во времени, в градиентах среды и в ценотическом пространстве, отражая разнообразие приспособлений сообществ к разным средам, преобладание тех или иных адаптаций в сообществе, взаимодействие и конкурентные отношения между особями и видами, разграничение ресурсов и экологических ниш. Важен и практический аспект проблемы. Учитывая действие многих факторов при борьбе с кровососущими комарами, при построении моделей популяционных процессов необходимо уделять внимание и реакциям комаров на плотность их населения (Тамарина, 1975; Тамарина, Максимов, 1980; Расницын, 1985; Rogers, 1983; Dye, 1984; Reeves et al., 1990; Service, 1993, Lord, 1998; Teng Hwa-Jen, Apperson, 2000; Dutton, Sinkins, 2004).

Сопоставляя результаты своих опытов (Некрасова, 1990, 1997; Некрасова, Вигоров, 2000) с данными других исследователей, удалось выяснить, что реакции комаров на повышенную плотность населения (в диапазоне природных плотностей) проявляются на нескольких уровнях — от генетико-физиологического до популяционного и ценотического.

У комаров изменяются состояние синаптической передачи, окислительный обмен, выживаемость, плодовитость, продолжительность жизни имаго, соотношение полов, происходит как неизбирательная, так и дифференциальная гибель насекомых.

Сила и направление эффектов плотности зависят от физиологической и морфологической неоднородности, стадии онтогенеза (в частности от возраста личинок), видовой и подвидовой принадлежности комаров, от видовых адаптаций к другим факторам среды (например, температуре воды). Связь между разными реакциями на плотность (например, между задержкой развития и уменьшением выживаемости или размеров вылетающих комаров) неодинакова у комаров разных видов и зависит от уровня плотности, созданного в эксперименте. Реакции комаров на экзометаболиты личинок во многом не совпадают с реакциями на плотность. Это объясняется тем, что реакции комаров на более сложный фактор, чем экзометаболиты, совершаются на разных уровнях (от физиологического до популяционного) и неодинаково специфичны в отношении этого фактора. Ряд факторов, влияющих на личинок (повышенная плотность, холод), судя по графикам смертности, почти одинаково изменяют продолжительность жизни имаго в садках (Некрасова, 1990).

В природе пищевая конкуренция личинок, действие хищников, ветра, колебаний температуры воды, микро- и альгофлоры планктона и бентоса, инсоляция и гидрохимические условия действуют как синергентно, так и антагонистично плотности (Гоженко, Титова, 1982; Service, 1973; Carpenter, 1983; Stiling, 1988). Все это весьма усложняет картину, разнообразит возможности биоценотической регуляции качества и количества комаров, взаимодействия их с другими компонентами водных и наземных сообществ, а, с другой стороны, затрудняет анализ приспособлений и взаимоотношений особей и видов.

Реакции комаров на повышенную плотность, регулируя взаимоотношения, количество и условия жизни личинок в сообществах, вероятно, участвуют в обеспечении локального своеобразия и пространственной разнокачественности гемипопуляций. Такая возможность создается благодаря сдвигам темпов развития комаров в перенаселенных водоемах, изменениям синхронности вылета и длительности жизни имаго. Тому же способствуют меньшая плодовитость самок (из-за меньших, чем в нормальных условиях, размеров тела), неодинаковая выживаемость «ранних»

и «поздних» комаров, изменения доли самок, склонных к автогенному развитию яичников. К такому же результату, т.е. увеличению локального разнообразия, приводят вызванные повышенной плотностью перемены в пропорциях и жилковании крыльев, влияющие на разлет комаров, изменения поведения имаго (возврат их к местам выплода) и то обстоятельство, что из года в год плотность нередко оказывается высокой в одних и тех же водоемах. Дальность и равномерность переноса комарами веществ из водных экосистем, контакты внутри функционального комплекса популяций (Беклемишев, 1970) и даже эпидемиологическую опасность комаров стоит считать зависящими от плотности.

Назрела необходимость изучения реакций на плотность и других адаптаций комаров в сравнительном аспекте с учетом таксономической принадлежности и экологического своеобразия комаров, присущего видам и таксонам более высокого ранга (Шварц, 1980). Это актуально и в практическом отношении ввиду большой экологической пластичности представителей Culicidae, появления среди них синантропных и устойчивых к ядам форм (Виноградова, 1997). Важен и теоретический аспект проблемы, поскольку одним из условий экологической пластичности представителей того или иного крупного таксона, создающей возможность освоения новых адаптивных зон, считают неравномерность темпов филогенеза разных структур и функций (Тахтаджян, 1966; Северцов, 1990).

Одной из целей нашей работы было обобщение данных о реакциях Culicidae на плотность поселений личинок, о дифференциации этих реакций у комаров экологических групп и разных таксонов. Наряду с тем мы изучали соотношения между разными проявлениями разнообразия — видовых особенностей реакций комаров на перенаселенность и другие условия развития, а также других биологических характеристик. Стоило изучить соотношения межтаксонной изменчивости адаптаций и биоразнообразия комаров в градиентах природных факторов и в неравновесных экосистемах. Для этого провели исследования ценотических параметров комаров в лесных и степных биогеоценозах и в серии «островных» боров Южного Урала и Приуралья.

Материалы монографии подготовлены при поддержке Президиума УрО РАН (программа «Биологическое разнообразие» № 09-П-4–1029), Программы ОБН РАН № 09-Т-4–1001 и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08–04–00297-а).

ГЛАВА 1

РАЗНООБРАЗИЕ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМЫХ РЕАКЦИЙ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Результаты экспериментальных и полевых наблюдений свидетельствуют о том, что видовые реакции кровососущих комаров на высокую плотность населения весьма разнообразны (Некрасова, 1990, 1997; Некрасова, Вигоров, 2000). Одна из вероятных причин этого кроется в следующем: разные коллективы исследователей проверяли действие плотности на комаров в неидентичных условиях, диапазоны плотности в их опытах различались (от нескольких личинок на литр до нескольких особей в миллилитре среды). Кроме того, зависимости типа «плотность–эффект» часто не линейны и могут подчиняться правилу фазовых реакций, частным случаем которого является «правило Олли» (Allee et al., 1949; Одум, 1975). Однако наиболее важной причиной этого разнообразия плотностных реакций комаров, скорее всего, является выявленная Л. Г. Раменским и Г. Глизоном экологическая индивидуальность видов (Раменский, 1971). В данном случае это присущая каждому виду интенсивность и форма реагирования на многократно встречающийся за время существования вида биотический фактор — плотность поселений животных. Свой вклад в разнообразие эффектов может вносить географическая и биотопическая изменчивость реакций комаров. Даже в тех случаях, когда реакции комаров изучались в одной лаборатории (Nayar, Sauerman, 1968–1973; Гоженко, Титова, 1982), видовые различия в реакциях на одинаковую плотность были хорошо заметны. Мы тоже нашли весьма четкие различия между комарами *Ochlerotatus dorsalis, Oc. communis, Oc. flavescens, Culex pipiens pipiens* и *Cx. p. molestus* по реакциям на повышенную плотность (Некрасова, 1990, 1997).

В табл. 1 сведены основные реакции на повышенную плотность трех десятков видов и видовых форм кровососущих комаров. Чтобы сравнивать свои данные с данными других исследований, мы изучали знак и величину реакций в относительно узком диапазоне плотностей (до 0.3 экз/мл). Если реакции какого-либо вида комаров были изучены в большем диапазоне, мы выбирали данные только для диапазона до 1.0 экз/мл.

В табл. 1 содержатся данные о том, насколько и в какую сторону и во сколько раз изменялись в результате перенаселенности по сравнению с

Таблица 1. *Реакции кровососущих комаров на перенаселенность*

Вид	Оптимальная плотность		Природные плотности, экз/м^2	Величина отношения характеристик комаров из перенаселенности к контролю		
	экз/мл	экз/м^2		Выживаемость преимагинальных стадий	Масса личинок	Масса куколок
1	2	3	4	5	6	7
Aedes aegypti L.	0.5–2.0	–	–	<1.06–1.17 >1.07	–	>1.6 >1.9
Ae. albopictus Skuse	–	–	–	>3.16 >3.24	–	–
Ae. sierrensis	–	–	–	–	–	>
Anopheles albimanus Wied.	–	10000	–	<	–	–
An. culicifacies Giles.	–	7000	–	–	–	–
An. messeae Fall.	0.0024	20–30	–	на три порядка	не изменен	–
An. quadrimaculatus Say	0.3	293	–	>1.07 1.15	–	>2.7
An. sacharovi Favre	0.1	2000	–	>4 в десятки раз	–	–
An. stephensi List.	0.7	7000	–	<1.27	–	–
An. superpictus Grassi	–	3000–5000	–	–	–	–
Cx. p. pallens Coq.	0.02–0.3	–	–	–	–	–
Culex pipiens fatigans Wied.	–	–	–	>1.058	–	–
Cx. p. molestus Forsk.	0.2–0.4	–	10480 58500 65000	>1.48	–	1.17 >1.22
Cx. p. pipiens L. (Алма-Ата)	0.05–0.1	–	8284 4975	>1.49	–	–
*Cx. p. pipiens**	–	–	–	>1.2 1.4	>1.13 1.5	>1.15 1.2
Cx. tarsalis Coq.	–	–	–	>	>1.29 3.3	–
Cx. tritaeniorhynchus Giles	0.5–1.0	5000–10000	186	>1.115 >	–	–
Ochlerotatus cantans Mg.	–	–	30–180	>1.18 >3.01	сифон >	–

Продолжение таблицы 1.

Вид	Оптимальная плотность		Природные плотности, экз/м^2	Величина отношения характеристик комаров из перенаселенности к контролю		
	экз/мл	экз/м^2		Выживаемость преимагинальных стадий	Масса личинок	Масса куколок
1	2	3	4	5	6	7
Culiseta bergrothi Edw.	–	–	2000	>2.8	>1.33 длина головы	–
Oc. caspius Pall.	0.1	–	–	>1.47	–	>1.5
Oc. cataphylla Dyar.	–	–	–	–	–	>1.2–1.3
Oc. communis Deg.	0.3	–	2802	1.58	–	>1.2 >1.24–1.28
Oc. dorsalis Mg.*	0.14	750 4000	120, 2000 12000	>3.75	>2	–
Oc. flavescens Mull.**	–	–	–	>12.9	–	>1.225
Oc. sticticus Mg.	0.053	–	–	<	–	–
Prosophora columbiae	–	–	–	–	>1.06	>1.03
Wyeomyia smithii Coq.	–	–	–	–	1.28 длина	1.13

Вид	Величина отношения характеристик комаров из перенаселенности к контролю					Порог компенсации, экз/мл	Авторы данных
	Масса имаго	Длительность преимагинального развития	Продукция, экз/сосуд (биомасса)	Выживаемость имаго	Доля самок		
	8	9	10	11	12	13	14
Ae. aegypti	–	<1.34 <1.025	–	–	не изменено	нет	1, 2, 3, 25
Ae. albopictus	> крыло	<1.86 1.93	–	–	–	0.08	16
Ae. sierriensis	–	–	–	–	–	нет	38
Ae. taeniorhynchus	>1.78	–	–	–	–	–	42

Продолжение таблицы 1.

Вид	Величина отношения характеристик комаров из перенаселенности к контролю					Порог компенсации, экз/мл	Авторы данных
	Масса имаго	Длительность преимагинального развития	Продукция, экз/сосуд (биомасса)	Выживаемость имаго	Доля самок		
	8	9	10	11	12	13	14
An. albimanus	–	<	–	–	–	–	30, 31, 32
An. culicifacies	–	–	–	–	–	–	29
An. messeae	–	<1.41	> <	–	–	–	13
An. quadrimaculatus	–	<1.8	–	–	–	нет	18
An. sacharovi	–	<1.2	–	–	не изменено	0.26-2.1	12
An. stephensi	>1.13 самцы >1.26 самки	<1.06 1.6	–	>1.25	–	–	20, 28, 29
An. superpictus	–	–	–	–	–	–	24
Cx. pallens	–	< не изменено	–	–	–	–	21, 22
Cx. pipiens fatigans	–	–	–	–	–	–	5
Cx. pipiens molestus	>1.06–1.28	1.23	–	–	>	0.4–0.8	26, 27
Cx. p. pipiens (Алма-Ата)	>	<1.54	–	–	не изменено	нет	7, 8, 9
Cx. p. pipiens[*]	<1.15 1.21	<1.2	<2.7 7	<	не изменено	нет	8
Cx. tarsalis	–	–	–	–	–	–	36
Cx. tritaeniorhynchus	<крыло	<1.12 <	–	–	не изменено	0.5–1.0	6, 37
Cs. bergrothi	>1.18	>1.55	–	–	–	0.71	19
Cog. richiardii	–	–	–	–	–	>	7
Oc. cantans	>	<1.16[*] <1.4[**]	–	–	–	0.5–2.0	10

Продолжение таблицы 1.

Вид	Величина отношения характеристик комаров из перенаселенности к контролю					Порог компенсации, экз/мл	Авторы данных
	Масса имаго	Длительность преимагинального развития	Продукция, экз/сосуд (биомасса)	Выживаемость имаго	Доля самок		
	8	9	10	11	12	13	14
Oc. caspius	>	<1.24	–	–	–	0.25–1.0	7, 9
Oc. cataphylla	>1.1	–	–	–	–	–	43
Oc. communis	>1.28 >1.37	<1.04 >	<8.3 <4.8	–	слабо >	0.14	8, 11
*Oc. dorsalis**	>1.11 1.15	<1.6–1.8	<2.8 <2.6	–	<1.7 2.3	0.14–0.3	8, 35, 44
*Oc. flavescens***	–	<1.125 самцы 1.143 самки	–	<1.102	–	–	8
Oc. sticticus	–	<	–	–	–	0.053–0.12	17
Prosophora columbiae	–	<1.08	–	–	–	нет	39
Wy. smithii	–	1.14	–	–	–	–	40

** — диапазон плотности 0.03–0.3 экз/мл; ** — диапазон плотности 0.3–1.0 экз/мл.*

Примечание. Авторы: 1. Barbosa, Peters, 1972. 2. Расницын, Волкова, 1982. 3. Moore, Whitacre, 1972. 4. Seawright et al., 1977. 5. Rajogopalan et al., 1976. 6. Siddiqui et al., 1979. 7. Гоженко, Титова, 1982. 8. Некрасова, 1990. 9. Лопатин, 1982, 1986. 10. Renshaw et al., 1993. 11. Николаева, 1980. 12. Захарова и др., 1990. 13. Олифан, 1934. 14. Новиков и др., 1983. 15. Волозина, 1977. 16. Mori, 1979. 17. Trpis, Horsfall, 1969. 18. Terzian, Stahler, 1949. 19. Маслов, 1955. 20. Reisen, 1975. 21. Migi, Okazawa, 1990 (по: Renshaw et al., 1993). 22. Ishii, 1963. 23. Gullies, Shute, 1954. 24. Расницын и др., 1990. 25. Wada, 1965. 6. Skierska, 1973. 27. Тамарина, 1975. 28. Gerber et al., 1968 (по: Nayar, Sauerman, 1970 a). 29. Reisen et al., 1979. 30. Dame et al., 1978. 31. Ford, Green, 1972. 32. Savage et al., 1980. 33. Reisen et al., 1979. 34. Ainsley, 1976. 35. Parker, 1979. 36. Reisen et al., 1989. 37. Reisen, Siddiqui, 1979. 38. Hawley, 1985. 39. Andis, Meek, 1984 (по: Reisen et al., 1989). 40. Istock et al., 1975. 41. Beckel, 1958. 42. Nayar, 1969. 43. Некрасова, 1997. 44. Тамарина, Георгиева, 1987.

контролем (минимальной плотностью) следующие параметры: выживаемость преимагинальных стадий, масса (живой вес) комаров, средняя длительность преимагинального развития (не считая стадии яйца), доля самок среди имаго.

В эту же таблицу сведены данные по оптимальной плотности экспериментальных культур, оцениваемой на единицу площади и объема, и средней (по данным разных авторов) плотности, при которой личинки обитают в природе. В нее также помещены данные о «пороговой плотности», начиная с которой «интенсивность смертности» *k* была достаточной, чтобы компенсировать дальнейшее увеличение плотности. Значение «*k*» определено как логарифм отношения начальной и конечной плотностей (Haldane, 1949; Varley, Gradwell, 1970, по: Бигон и др., 1989).

Данные табл. 1 послужили для сравнения изменчивости плотностных реакций в разных родах и экологических группах комаров, для расчета корреляционных связей между реакциями на плотность, а также связей между ними и реакциями комаров на другие факторы среды. С помощью таблицы выделили группы видов, почти одинаково реагирующих на повышенную плотность населения. В табл. 2 показана межвидовая дифференциация реакций на плотности у кровососущих комаров, принадлежащих разным родам. Эту дифференциацию оценили по данным табл. 1. Единого мнения по вопросу о составе комплекса *Cx. pipiens* и таксономическом статусе не достигнуто (Виноградова, 1997). Мы не затрагиваем вопроса о том, являются ли видовые формы *Cx. p. pipiens* и *Cx. p. molestus* подвидами, вариететами или формами и придерживаемся традиционных для отечественной литературы названий (Виноградова, 1997; Горностаева, Данилов, 1999; Гуцевич и др., 1970). Данные по этим двум формам так же, как и для *Cx. p. fatigans* и *Cx. p. pallens*, использовали в расчетах, не усредняя, как для независимых видовых форм наряду с другими видами.

Судя по коэффициентам вариации (см. табл. 2), межвидовая дифференциация комаров внутри семейства Culicidae по разным реакциям на плотность велика и весьма различается. Сильнее всего варьирует кратность изменений выживаемости (коэффициент вариации CV = 438%), а меньше всего — оптимальная плотность (CV = 108%) и пороговая плотность (CV =102%), начиная с которой дальнейшее ее возрастание компенсируется смертностью. Наименьшее разнообразие видов наблюдается по кратности изменений массы комаров (CV = 32%) и темпов преимагинального развития (CV = 19%).

Комары родов *Ochlerotatus, Culex* и *Anopheles* различаются по интенсивности межвидовой дифференциации реакций на повышенную плотность поселений. При этом порядок расположения родов по межвидовой вариабельности разных плотностных реакций чаще всего совпадает. Так, коэффициент вариации величины, на которую в плотных культурах в сравнении с контролем изменялась выживаемость комаров *Culex*, составил всего 15.5%. Виды комаров *Ochlerotatus* (CV = 131%) и *Anopheles* (CV = 199%) оказались на порядок более разнообразными. В такой же последовательности

Таблица 2. *Разнообразие реакций комаров разных родов на плотность личиночных поселений*

Параметр	Род			Все виды вместе*
	Anopheles	*Ochlerotatus*	*Culex*	
Изменение выживаемости, число раз				
M	250.96	3.12	1.335	49.66
±m	249.7	1.49	0.087	47.52
σ	499.4	4.21	0.212	217.76
CV,%	199.0	134.7	15.9	438.5
n	4	4	6	21
Задержка развития, число раз				
M	1.435	1.353	1.224	1.327
±*m*	0.13	0.12	0.073	0.059
σ	0.258	0.318	0.18	0.256
CV,%	18.0	23.5	14.7	19.3
n	4	5	6	19
Изменение массы тела, число раз				
M	1.947	1.399	1.185	1.405
±*m*	–	0.106	–	0.126
σ	–	0.279	–	0.453
CV,%	–	20.0	–	32.3
n	2	5	2	13
Оптимальная плотность, экз/мл				
M	0.276	0.369	0.344	0.332
±*m*	0.154	0.224	0.144	0.1
σ	0.309	0.501	0.287	0.361
CV,%	112.1	136.0	83.6	108.5
n	4	4	4	13
Порог компенсации плотности смертностью, экз/мл				
M	0.754	1.145	2.85	1.721
±*m*	0.63	0.625	0.85	0.44
σ	1.087	1.765	1.7	1.765
CV,%	144.1	154.3	59.6	102.5
n	3	3	4	16

* — *включая кровососущих комаров из других родов*

Примечание: M — среднее значение, ±m — ошибка среднего, σ — среднее квадратическое отклонение, CV — коэффициент вариации, n — число видов комаров.

можно расположить роды комаров по вариабильности величин, на которые в плотных культурах в сравнении с контролем уменьшалась масса живых насекомых. По величинам оптимальной плотности культур и пороговой плотности, начиная с которой ее компенсировала смертность, а также по кратности задержки темпов развития комары *Culex* тоже отличались наименьшей вариабельностью. По этим параметрам и реакциям разнообразнее других оказались комары *Ochlerotatus*.

Сравнивая средние значений реакций (см. табл. 2), легко заметить, что в загущенных поселениях развитие личинок *Culex* меньше задерживается и смертность их увеличивается меньше, чем у личинок и куколок *Ochlerotatus* и особенно *Anopheles*. Уровень пороговой плотности, после превышения которого гибель личинок компенсирует дальнейший экспериментальный прирост плотности, у комаров *Culex* в среднем выше. Эти различия не достоверны из-за небольшого числа видов и видовых форм, по которым имеются данные, а также из-за разброса данных. Однако главная причина того, что различия не проявляются по средним величинам реакций на плотность, кроется, вероятно, в параллелизмах реакций.

Таблица 3. *Параллельная изменчивость комаров по выживаемости в плотных поселениях*

Род	Увеличение	Уменьшение выживаемости в преимагинальных стадиях			
		в 1.0–1.3 раза	в 1.47–1.6 раза	в 2.7–4 раза	в 13 и более раз
	I	II	III	IV	V
Aedes	*aegypti*	*aegypti* *sierriensis*			
				albopictus	
Anopheles	*albimanus* *stephensi*	*quadrimaculatus*		*sacharovi*	*messeae*
Culex		*fatigans* *pipiens* (Урал) *tritaeniorhynchus*	*molestus* *pipiens* (Алма-Ата) *pipiens* (Украина)		
Culiseta				*bergrothi*	
Ochlerotatus	*sticticus*		*caspius* *communis*	*cantans* *dorsalis*	*flavescens*
Prosophora		*columbiae*			
Wyeomyia		*smithii*			

Примерами параллелизма этих фенотипических характеристик комаров, принадлежащих разным родам, являются ряды видов, расположенные по величине любой из шести реакций комаров на повышенную плотность. Например, по знаку и величине обусловленных плотностью изменений преимагинальной выживаемости можно составить ряды и выделить в них следующие группы видов: 1) увеличивающие выживаемость, 2) уменьшающие ее не более чем в 1.3 раза, 3) уменьшающие ее в 1.47–1.6 раза, 4) уменьшающие ее в 2.7–4 раза и 5) уменьшающие ее более чем в 13 раз (табл. 3). У комаров разных родов, особенно полно — у *Ochlerotatus* и *Anopheles*, такие группы видов образуют параллельные ряды.

Для родов комаров можно составить параллельные ряды видов, располагая их по величине, на которую в результате обитания в плотных культурах уменьшается по сравнению с контрольными условиями (малая плотность) масса тела комаров (табл. 4), замедляется преимагинальное развитие (табл. 5), изменяется соотношение самцов и самок (табл. 6). Располагая виды по оптимальной плотности экспериментальных поселений (табл. 7) или «порогу компенсации» (табл. 8), тоже можно составить параллельные ряды.

Таблица 4. *Параллельная изменчивость комаров по изменению массы тела*

Род	Уменьшение массы тела комаров		
	в 1.0–1.3 раза	в 1.31–1.6 раза	в 1.9–2.7 раза
	I	II	III
Aedes			*aegypti* *taeniorhynchus*
Anopheles	*stephensi*		*quadrimaculatus*
Culex	*molestus* *pipiens* (Урал)		
Ochlerotatus	*cataphylla* *communis* *dorsalis* *flavescens*	*caspius*	
Wyeomyia	*smithii*		

Несмотря на то, что комары разных родов неодинаково разошлись в реакциях на плотность, в каждом из них по любой из шести характеристик различимы группы слабо, умеренно и сильно реагирующих видов. Ранг видов по одной из плотностных реакций может не совпадать с рангом видов, определенным по другой характеристике. Например, к группе комаров, сильно уменьшающих выживаемость в перенаселенных культурах, можно отнести *Oc. flavescens* и *An. messeae*. Среди видов,

Таблица 5. *Параллельная изменчивость комаров по замедлению развития в плотных поселениях*

Род	Задержка развития		
	в 1.02–1.35 раза	в 1.4–1.6 раза	в 1.8 раза
	I	II	III
Aedes	*aegypti*		*albopictus*
Anopheles	*sacharovi* *stephensi*	*messeae*	*quadrimaculatus*
Culex	*molestus* *pallens* *pipiens* (Украина) *pipiens* (Урал) *tritaeniorhynchus*	*pipiens* (Алма-Ата)	
Culiseta		*bergrothi*	
Ochlerotatus	*cantans* *caspius* *communis* *flavescens*	*dorsalis*	
Wyeomyia	*smithii*		

Таблица 6. *Параллельная изменчивость комаров в сдвигах соотношения полов, вызванных плотностью*

Род	Доля самок		
	уменьшилась	не изменилась	увеличилась
	I	II	III
Aedes		*aegypti*	*aegypti*
Anopheles	*sacharovi*		*stephensi*
Culex	*molestus*	*pipiens* (Алма-Ата) *pipiens* (Украина) *pipiens* (Урал) *tritaeniorhynchus*	
Ochlerotatus	*caspius* *communis*		*dorsalis* *flavescens*
Coquillettidia	*richiardii*		

преимагинальное развитие которых в этих условиях замедлялось больше всего, оказались *Ae. albopictus* и *An. quadrimaculatus*. Масса *Ae. aegypti*, *Ae. taeniorhynchus* и *An. quadrimaculatus* в результате развития в плотных культурах уменьшилась по сравнению с массой комаров в контроле резче, чем у остальных видов. Набор видов комаров, у которых сильнее, чем у других, менялось соотношение полов в пользу самок, был иным: *Ae. ae-*

Таблица 7. *Параллельная изменчивость комаров по оптимальной плотности населения*

Род	Оптимальная плотность, экз/мл		
	до 0.14	до 0.2–0.3	до 0.5–0.7
	I	II	III
Aedes			*aegypti*
Anopheles	*messeae* *sacharovi*	*quadrimaculatus*	*stephensi*
Culex	*pipiens* (Алма-Ата)	*molestus* *pallens*	*tritaeniorhynchus*
Ochlerotatus	*caspius* *dorsalis* *sticticus*	*communis*	

Таблица 8. *Параллельная изменчивость комаров по порогу компенсации плотности смертностью*

Род	Пороговая плотность, экз/мл				
	0.05–0.12	0.25–0.62	0.4–2.0	2.01–3.0	больше 3
	I	II	III	IV	V
Aedes	*albopictus*				*sierriensis* *aegypti*
Anopheles		*sacharovi*		*stephensi*	*quadrimaculatus*
Culex			*molestus*	*tritaeniorhynchus*	*pipiens*
Culiseta			*bergrothi*		
Ochlerotatus	*communis* *dorsalis* *sticticus*	*caspius*	*cantans*		

gypti, Oc. dorsalis, Oc. flavescens и *An. stephensi*. У комаров *Ae. albopictus, Oc. sticticus, Oc. communis* и *Oc. dorsalis* смертность, компенсирующая дальнейшее увеличение плотности, «включалась» при меньшей, чем у других видов, пороговой плотности личиночных популяций. Величины оптимальной плотности были меньше всего тоже у другого набора видов*: Oc. sticticus, Oc. caspius, Oc. dorsalis, Cx. pipiens* (г. Алма-Ата), *An. messeae* и *An. sacharovi*.

Используя дифференциацию комаров по реакциям на плотность, мы искали такие сочетания реакций, которые характеризовали бы эти группы видов. Величины реакций сопоставляли с помощью двумерных графиков (рис. 1–3), выделяя группы видов с похожими реакциями.

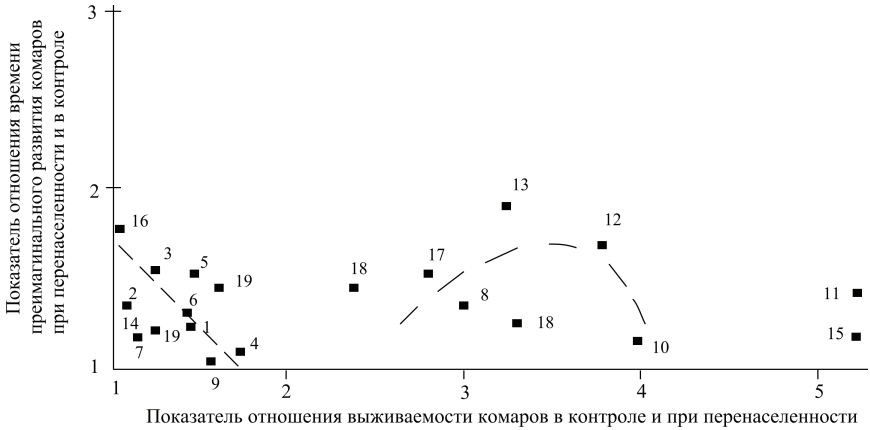

Рис. 1. Соотношение выживаемости и развития разных видов комаров в опытах с перенаселенностью:

1 — Cx. p. molestus, 2 — Ae. aegypti, 3 — An. stephensi, 4 — Cx. tritaeniorhynchus, 5 — Cx. p. pipiens (Алма-Ата), 6 — Oc. caspius, 7 — Oc. cantans (0.01–0.5 экз/мл), 8 — Oc. cantans (0.1–1.0 экз/мл), 9 — Oc. communis, 10 — An. sacharovi, 11 — An. messeae, 12 — Oc. dorsalis, 13 — Ae. albopictus, 14 — Cx. p. pipiens (Урал), 15 — Oc. flavescens, 16 — An. quadrimaculatus, 17 — Cs. bergrothi, 18 — Cx. pipiens (Украина), 19 — Wy. smithii

По соотношению величин изменения выживаемости и длительности развития различаются следующие 4 группы видов (см. рис. 1):

1) вызванное высокой плотностью увеличение выживаемости сопровождается замедлением преимагинального развития (в 1.2–1.3 раза). В эту группу отнесены комары *Ae. aegypti*, *An. stephensi*;

2) вызванное плотностью уменьшение выживаемости в 1.1–2.3 раза сопровождается задержкой развития в 1.1–1.3 раза. Эту группу образуют комары *Cx. tritaeniorhynchus*, *Cx. p. pipiens* (Средний Урал), *Cx. p. molestus, Oc. caspius, Oc. cantans, Oc. communis* и *Wyeomyia smithii*;

3) уменьшение выживаемости в 1.5–3.75 раза сопровождается замедлением развития в 1.55–1.9 раза. В эту группу входят комары *Cx. p. pipiens* (г. Алма-Ата), *Cs. bergrothi, Oc. dorsalis* и *Ae. albopictus*;

4) уменьшение выживаемости в 4–1000 раз сопровождается замедлением развития в 1.2–1.4 раза. К этой группе относятся *An. sacharovi*, *An. messeae* и *An. quadrimaculatus*.

Пять групп, которые можно выделить по соотношению между смертностью и живой массой комаров (см. рис. 2), отличаются от перечисленных выше групп. Это следующие группы:

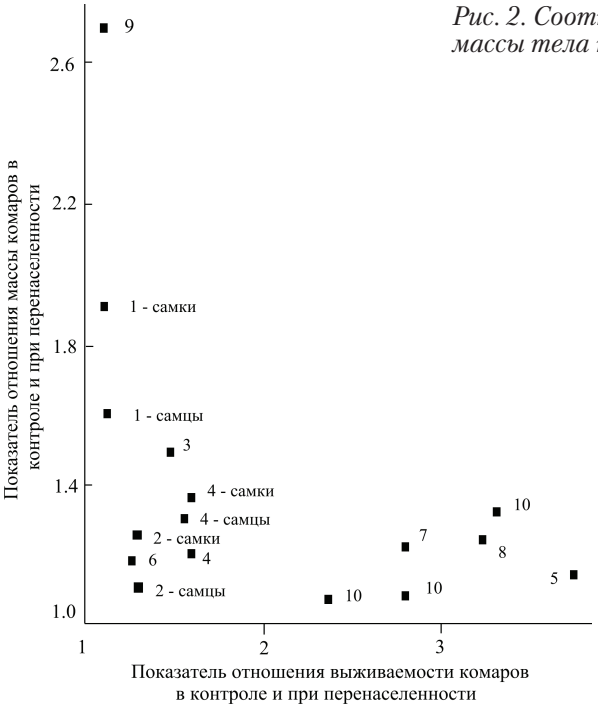

Рис. 2. Соотношение выживаемости и массы тела комаров разных видов:
1 — Ae. aegypti,
2 — An. stephensi,
3 — Oc. caspius,
4 — Oc. communis,
5 — Oc. dorsalis,
6 — Cx. p. pipiens (Урал),
7 — Cs. bergrothi,
8 — Ae. albopictus,
9 — An. quadrimaculatus,
10 — Wy. smithii

1) *Ae. aegypti, An. stephensi.* У них увеличение выживаемости сопровождается задержкой роста, в результате чего масса тела меньше контрольной в 1.3–1.75 раза;

2) *An. quadrimaculatus.* Вызванное высокой плотностью уменьшение преимагинальной выживаемости комаров сопровождается уменьшением массы (по сравнению с контролем) в 2.7 раза;

3) *Oc. caspius, Oc. communis, Cx. p. molestus и Cx. p. pipiens* (Средний Урал). Выживаемость особей преимагинальных стадий развития у этих комаров уменьшается в 1.3–1.6, а масса тела — в 1.2–1.5 раза;

4) *Oc. dorsalis* и *Wy. smithii.* Выживаемость преимагинальных стадий в 2.3–3.75 меньше, чем в контроле, а масса тела — в 1.1–1.13 раза;

5) *Oc. flavescens.* Выживаемость меньше, чем в контрольных условиях, в 12.9, а масса тела — в 1.22 раза.

Группы видов комаров, почти одинаково реагирующих на повышенную плотность, можно выделить также по соотношению других реакций, например, задержки преимагинального развития и уменьшения массы тела на-

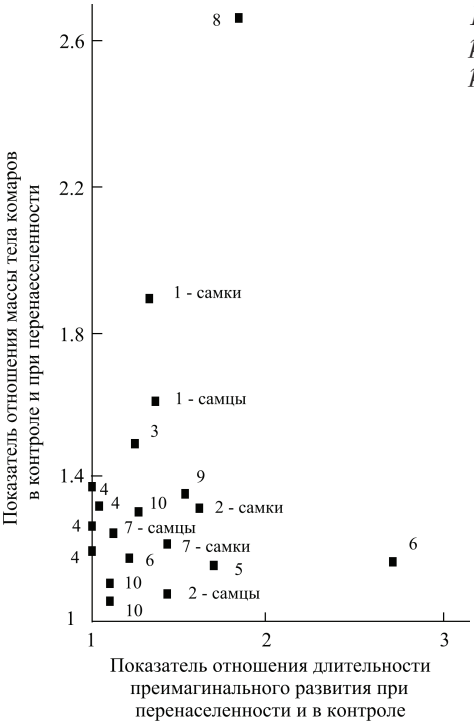

Рис. 3. Соотношение длительности развития и массы тела комаров разных видов: 1 — Ae. aegypti, 2 — An. stephensi, 3 — Oc. caspius, 4 — Oc. communis, 5 — Oc. dorsalis, 6 — Cx. p. pipiens (Урал), 7 — Cs. bergrothi, 8 — Ae. albopictus, 9 — An. quadrimaculatus, 10 — Wy. smithii

секомых по сравнению с ее величиной в контрольных условиях (см. рис. 3). Это следующие группы видов:

1) *Oc. communis, Oc. flavescens, Cx. p. molestus, An. stephensi* и *Wy. smithii*. Задержка развития в 1.04–1.33 раза у этих видов сопровождается задержкой роста, в результате чего масса тела оказывается меньше контрольной не более чем в 1.3 раза;

2) *Ae. aegypti, Oc. caspius*. Развитие преимагинальных стадий задерживается по сравнению с контролем в 1.18–1.24, а масса тела оказывается меньше контрольной в 1.5–1.75 раза;

3) *Oc. dorsalis*. Развитие замедляется в 1.7, а масса тела оказывается меньше контрольной в 1.13 раза.

Видно, что состав групп видов и видовых форм комаров, выделенных по разным плотностным реакциям, не совпадает. Во многом одинаковые сочетания реакций наблюдаются у комаров, которые принадлежат к разным родам.

Выделение групп видов комаров по реакциям на плотность (см. табл. 3–8) дало возможность еще раз проверить, насколько одинаково реагируют

комары на повышенную плотность внутри одного рода при сравнении их с комарами другого рода. Для 24 видов подсчитали число случаев сходства и различия реакций. Оказалось, что роды *Culex, Anopheles* и *Ochlerotatus* отличаются друг от друга по соотношению между числом случаев различий видов и числом случаев видовых сходств (22.4, 4.25 и 1.77 соответственно). Сходства между реакциями видов *Culex* чаще проявляются по величине замедления преимагинального развития, а различия — по сдвигам уровня преимагинальной смертности, величинам оптимальной и пороговой плотности, начиная с которой дальнейшее увеличение числа личинок, если бы оно происходило в природе, сдерживается («компенсируется») смертностью. Виды комаров *Ochlerotatus* чаще походили друг на друга величиной задержки развития, вызванной плотностью, а также величиной порога компенсации. Различия между видами *Ochlerotatus* чаще заметны по вызванным плотностью сдвигам выживаемости и сроков развития, порогу компенсации. Случаи сходства видов *Anopheles* по реакциям на повышенную плотность редки, а видовые различия наиболее заметны по сдвигам выживаемости, задержке развития и величинам оптимальной плотности. У комаров *Anopheles* на эти три реакции пришлось более 83% случаев межвидовых различий.

В целом роды комаров семейства Culicidae различаются друг от друга по интенсивности реакций на повышенную плотность, их разнообразию (см. табл. 2), сочетаниями реакций на плотность и направлениями их межвидовой дифференциации. Хорошо выраженная межтаксонная (на уровне видов и родов) дифференциация реакций на плотность сопровождается и проявлениями синхронного параллелизма (Яблоков, Юсуфов, 1998), примеры которого мы привели выше. Известно, что схожие приспособления к одинаковому образу жизни и близким условиям внешней среды возникают на разной филогенетической основе в результате конвергентного развития и, наоборот, внешне похожие морфофункциональные приспособления возникают в близких филетических линиях в результате параконвергенции — приспособлений к разным комплексам условий (Иорданский, 1990). Поэтому интересно было выяснить, насколько похожи реакции на плотность у комаров, личинки которых обитают вместе в одних и тех же водоемах и приспособлены к одному комплексу условий.

В качестве первого шага на пути к выяснению этого вопроса мы выписали случаи совместного обитания личинок (по данным Трухан, Пахолкиной, 1984; Кухарчук, 1981). Затем для каждого из массовых и средних по обилию видов рассчитали частоту совместного его обитания с другими видами. Например, в 23% из 75 случаев *Oc. communis* соседствовал с *Oc. cantans*, в 21% — с *Oc. punctor*, в 17% — с *Oc. intrudens*, в 8% — с *Oc. cataphylla* или с *Oc. excrucians*.

В водоемах Беларуси личинки *Oc. dorsalis* в 12.7% случаев обитали в одних водоемах вместе с личинками *Oc. cantans* или *Oc. communis* (т.е. каждого из этих видов), в 11.3% случаев — с *Oc. flavescens* или с *Oc. excrucians*, в 10% случаев — с *Oc. cataphylla* или *Ae. vexans*), в 7% случаев — с *Cx. pipiens* или *An. maculipennis*.

Сравнение этих групп соседствующих видов комаров с группами, выделенными по сочетаниям реакций на плотность, показало, что соответствия между ними нет. Например, по характеру вызванных плотностью изменений выживаемости и темпов развития *Oc. dorsalis* относится к другой (третьей) группе, чем обитающие вместе с ним комары *Ae. cantans, Oc. communis* и *Cx. pipiens* (вторая группа). По вызванной плотностью задержке развития и роста личинки комара *Oc. dorsalis* оказались в другой группе, чем его соседи по водоемам — личинки *Oc. communis* и *Oc. flavescens*. Комары *Oc. communis* реагируют на повышенную плотность, увеличивая смертность и задерживаясь в росте, почти так же (группа 7), как обитающие отдельно от них комары *Cx. p. pipiens* и *Cx. p. molestus*, и, наоборот, живущие в одних водоемах *Oc. communis* и *Oc. dorsalis* оказались по этим реакциям на плотность в разных группах. С другой стороны, у *Oc. communis* и *Oc. cantans*, личинки которых в Беларуси встречаются вместе в одних водоемах, сочетания реакций на плотность поселений были одинаковыми (группа 2).

ГЛАВА 2

ПОИСКИ СХОДСТВА РЕАКЦИЙ НА ПЕРЕНАСЕЛЕННОСТЬ У РАЗНЫХ ВИДОВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Проводя эксперименты на личинках кровососущих комаров, мы замечали, что высокая плотность их населения неодинаково влияет на популяционные, морфологические, эколого-физиологические или поведенческие признаки у комаров разных видов и родов (Некрасова. 1979, 1990). Например, в результате развития личинок в условиях повышенной плотности у *Oc. dorsalis* увеличивается изменчивость морфологических и физиологических признаков — длительности нырка личинок, сроков наступления эфирного наркоза, массы куколок и имаго, длины хоботка самок, длины и ширины крыла самцов. В таких же условиях у *Cx. nigripalpus* возросла изменчивость длины крыла самцов и самок, но уменьшилась вариабельность других признаков — ширины крыла, длины груди, длины заднего бедра и др. У *An. quadrimaculatus* становились более изменчивыми размеры плавника куколок и частота нападений на жертву (Nayar, 1968; Terzian, Stahler, 1949).

В литературе о Culicidae рассеяно немало сведений о видовых различиях комаров. Они видны по самым разным, причем неиспользуемым в систематике биологическим признакам личинок и имаго, т.е. их толерантности к физическим или гидрохимическим условиям обитания, сухоустойчивости, дальности разлета, особенностям размножения, динамики численности, способам охоты за временным хозяином, фотопериодическим реакциям, способности комара перезимовывать на стадии личинки или имаго и по другим свойствам. Известны классификации комаров по характеру обитания их личинок (Кухарчук, 1981; Laird, 1988, по: Виноградова, 1997). Они имеют практическое значение для прогнозов ненамеренного расселения комаров с помощью людей, для более широкого изучения видовой специфичности в выборе жертвы — донора и реципиента инфекции (Балашов, 2009), в частности, при контактах комаров с птицами, переносящими возбудителей трансмиссивных инфекций.

Тем не менее классификационные построения, основанные на нетрадиционных, не используемых в систематике признаках кровососущих комаров, весьма редки, несмотря на назревшую необходимость лучше ори-

ентироваться в разнообразии этих важных для здоровья людей и в природе насекомых. Нужны такие классификации, которые основаны также на корреляционных ансамблях признаков комаров. По ним легче было бы прогнозировать величину и направления согласованной изменчивости комаров в новых условиях или при нарушениях в экосистеме.

Наши опыты по изучению реакций комаров на повышенную плотность населения были проведены всего на нескольких видах (Некрасова, 1990). Условия опытов, поставленных другими исследователями на иных видах комаров, не могли быть идентичными нашим и, тем более, природным условиям тех стран, где ставили опыты, например, на *Wy. smithii*. Несмотря на это, мы попробовали классифицировать кровососущих комаров по реакциям на плотность населения наряду с реакциями на другие экологические факторы, преследуя цель найти какие-нибудь новые подходы к изучению межтаксонного разнообразия комаров.

Изучая сочетания реакций комаров на повышенную плотность, чтобы выделять группы одинаково реагирующих видов по нескольким признакам сразу, мы воспользовались возможностями кластерного анализа (программы SYSTAT, PAST, vers. 1.96–2.10). Несмотря на очень большие, почти качественные различия между комарами *Cx. p. pipiens* и *Cx. p. molestus* по образу жизни, другим приспособлениям (наличие стеногамии, автогенности, зимней диапаузы и антропофильности), найденные, помимо этого, также с помощью морфологического дискриминантного анализа (Kruppa, 1987, по: Виноградова, 1997) и по генетической изоляции в местах совместного обитания, статус этих комаров — экотипы и внутривидовые «формы» или же виды-двойники — по-прежнему спорен. В своих расчетах мы принимаем этих комаров за отдельные виды.

Одна из дендрограмм, полученная при расчетах методом средней связи (UPGMA) по нескольким реакциям на повышенную плотность поселений, приведена на рис. 4.

При ее построении учтены три реакции для 15 видов и видовых форм комаров — величина изменения выживаемости личинок и куколок, уменьшение массы тела комаров и замедление развития. На этой содержащей четыре кластера и не иерархически устроенной дендрограмме можно видеть несколько интересных несоответствий между реакциями на плотность поселений личинок, другими экологическими особенностями и таксономической близостью комаров. Так, например, в одном кластере благодаря сходству реакций на плотность оказались три совершенно несхожих по распространению, биологическим параметрам и образу жизни вида: 1) палеарктический, широко распространенный в тундровой и таёжной зоне комар *Cs. bergrothi*, эвритопные личинки которого обитают в очень холодных α- и β-мезосапробных водоемах; 2) полизональный на Урале, полицикличный и

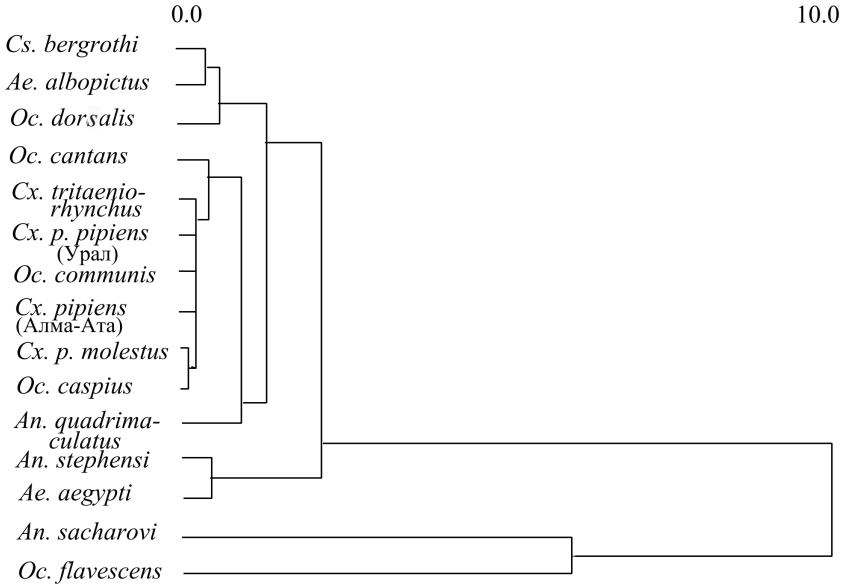

Рис. 4. Результат кластерного анализа (методом средней связи) реакций комаров на повышенную плотность населения по трем признакам: изменения выживаемости, массы тела и длительности развития. Эвклидовы дистанции

эвригалинный голаркт *Oc. dorsalis*, распространенный в лесу, в горах, степи и, особенно обильно в лесостепи и 3) *Ae. (Stegomya) albopictus* — массовый вид в Восточной Азии и Океании, обитатель небольших естественных и, особенно, искусственных водоемов с более щелочной, чем у двух первых видов, водой.

В состав центрального кластера, объединяющего 7 видовых форм, тоже вошли совершенно разные по экологическим характеристикам комары. Это интразональный орнитофил *Cx. p. pipiens*, резко отличающийся от него по важнейшим биологическим признакам инвазионный комар *Cx. p. molestus* и *Cx. tritaeniorhynchus*. Последний вид — обитатель слабо засоленных водоемов юга Палеарктики — от Малой Азии до Японии, летне-осенний термофильный комар, переносчик японского энцефалита. Сюда также вошли виды из других родов — североамериканский переносчик плазмодиев грызунов, не достигающий в водоемах высоких плотностей комар *An. quadrimaculatus*, два лесо-лесостепных, судя по нашей классификации (Некрасова и др., 2008), вида комаров *Oc. cantans* и *Oc. caspius* и полизональный *Oc. communis*.

На рис. 5 показан другой результат кластерного анализа, выполненного для 10 видов комаров по четырем признакам (перечисленные выше реакции, а также изменения в соотношении полов). Как и на предыдущей дендрограмме видно, что комплексом из трех плотностных реакций более всего от других видов отличаются *Oc. flavescens* (его выживаемость при высокой плотности уменьшается в 13 раз) и *An. sacharovi* (в 4 и более раз). Среди остальных видов сочетанием реакций на плотность выделяется *Oc. dorsalis.* Остальные 7 видов комаров можно распределить на две группы, в каждую из которых входят одинаково реагирующие на плотность комары 1) *Cx. tritaeniorhynchus, Cx. p. pipiens* (Средний Урал, Алма-Ата), *Cx. p. molestus, Oc. communis, Oc. caspius*; 2) *Ae. aegypti* и *An. stephensi.*

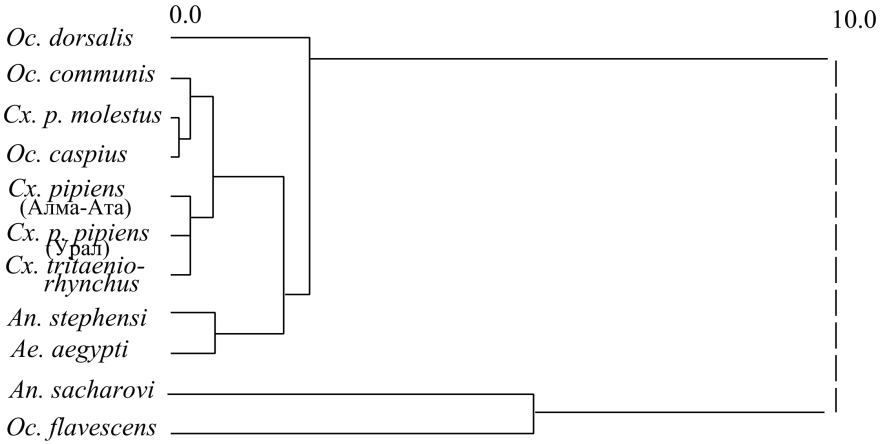

Рис. 5. Результат кластерного анализа по четырем признакам реакций комаров на повышенную плотность поселения. Признаки: величина изменений выживаемости, массы тела личинок, длительности развития и соотношения полов

Проведя несколько вариантов кластерного анализа и сравнив результаты с дифференциацией комаров по отдельным признакам, мы убедились в том, что комары разных родов могут приблизительно одинаково реагировать на повышенную плотность населения, и видовые различия по комплексам реакций на плотность не предопределены систематической принадлежностью комаров. Не связаны они и с другими видовыми параметрами, отражающими особенности их биологии. Чтобы убедиться в этом, мы сравнили результаты кластерного анализа по реакциям на плотность с дендрограммой, которую построили для 14 видов комаров по 10 признакам личинок и имаго, взятых из определителей и руководств (рис. 6).

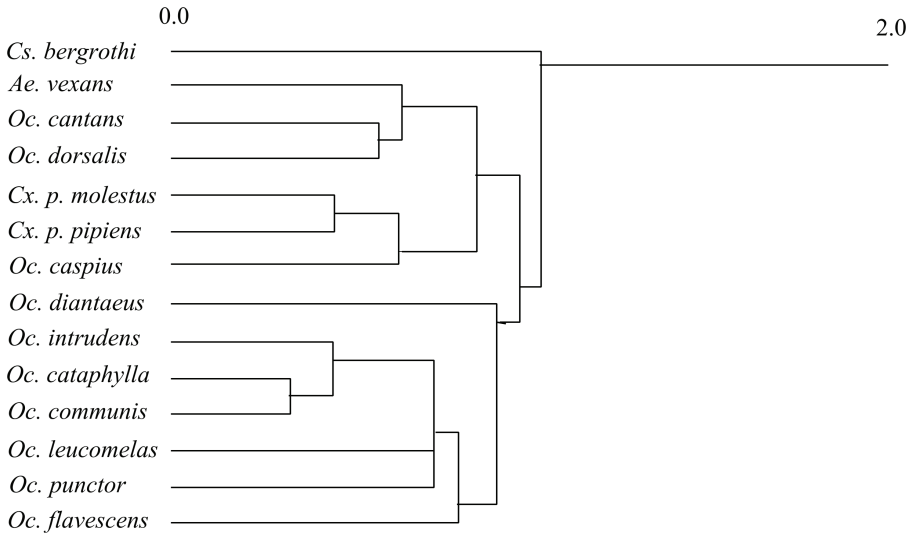

Рис. 6. Дендрограмма для комплекса из 10 признаков кровососущих комаров (Мончадский, 1951; Гуцевич и др., 1970; Руководство по мед. энтомологии, 1974)

В этом расчете мы учли а) характеристики водоемов с личинками (временные, постоянные, открытые, затененные, с чистой, соленой или загрязненной водой); б) число поколений комаров или пиков на сезонной кривой численности; в) фенологическую характеристику вида (ранневесенний, летний и т.д.); г) обилие (массовый, обычный, редкий); д) стадию развития, на которой происходит зимовка (яйца или взрослые самки); е) наиболее характерные места обитания вида (леса умеренного пояса, тайга, от степей до тундр, безлесные, аридные районы и др.). Эти «типичные» характеристики комаров взяты из ряда монографий о комарах (Мончадский, 1951; Гуцевич и др., 1970; Дубицкий, 1970; Кухарчук, 1981; Руководство по мед. энтомологии, 1974) и закодированы для анализа в баллах.

В дендрограмме (см. рис. 6), нетрудно увидеть несколько свидетельств большой гетерогенности этого набора видов комаров. Наиболее обособлен по комплексу признаков лесной комар с палеарктическим распространением *Cs. bergrothi*. Другой характерный для лесной зоны Евразии голарктический вид *Oc. diantaeus* весьма удален в эвклидовом пространстве значений признаков как от *Cs. bergrothi*, так и от комаров своего же рода. В составе групп, заметных на дендрограмме, оказались комары, которые, судя по их распространению на Урале, обладают разной экологической специализацией (Некрасова и др., 2008). Например, в один из кластеров вошли по-

лизональные голаркты *Ae. vexans* и *Oc. dorsalis*, лесо-лесостепной палеаркт *Oc. cantans*. Они реагируют по-разному и на повышенную плотность поселений, что отражено их положением на соответствующих дендрограммах (см. рис. 4 и 5). В другом кластере на рис. 6 две видовые формы весьма распространенных в мире интразональных комаров *Cx. p. pipiens* и *Cx. p. molestus* объединены вместе с сухоустойчивым, характерным для лесостепных и степных мест Евразии и Северной Африки комаром *Oc. caspius*. Он распространен в Уральском регионе лишь в 3 природных зонах из семи. Эти комары похожи друг на друга также и по сочетаниям реакций на повышенную плотность населения личинок. На этой же дендрограмме (см. рис. 6) видно еще одно яркое явление — большое разнообразие биологических и экологических параметров среди комаров *Ochlerotatus*. В пространстве взятых для анализа признаков они образуют разные сочетания с другими представителями своего рода и объединяются по набору своих свойств даже с представителями других родов — *Aedes* и *Culex*. Обсуждение причин этого уведет читателя от главной темы книги. Однако в последующем (см. гл. 3) мы воспользуемся этим межтаксонным разнообразием кровососущих комаров, чтобы наметить подходы к количественному изучению результатов неравномерности преобразования разных систем признаков.

Итак, не только в опытах с повышенной плотностью населения, но и по другим важнейшим биологическим свойствам и признакам между видами кровососущих комаров проявляется больше различий, чем совпадений. Комары, одинаково реагирующие на плотность, в большинстве случаев различаются друг от друга общебиологическими признаками. При этом экологически схожие виды комаров различаются сочетаниями своих реакций на повышенную плотность населения.

Сходство реакций комаров на повышенную плотность населения не предопределено их принадлежностью к одному роду (*Aedes, Anopheles, Culex* или *Ochlerotatus*) или одному и тому же личиночному сообществу. Ни у одного из видов кровососущих комаров не видно такого развития всех приспособлений к высокой плотности, которые выражались бы в крайних или хотя бы средних значениях всех реакций на данную плотность. Такие свидетельства гомеостаза могут быть отражением относительного совершенства приспособлений личинок комаров к кратковременному пребыванию их в этих условиях. Они могут быть также отражением закономерности, согласно которой излишняя приспособляемость не поощряется отбором (Лекявичус, 1986). Могут быть они и результатом неравномерности темпов филогенетического преобразования физиологических и популяционных адаптаций личинок комаров, которые имеют высокую плотность населения.

Анализируя собранный для этой книги материал, мы имеем дело с разнообразием видовых ответов комаров на высокую плотность населения

как в природных, так и большей частью экспериментальных ситуациях. Поэтому без специальных опытов, например, с применением ингибиторов синтеза РНК и белков — актиномицина *D* и оливомицина, нереально распознать среди этих реакций приспособления разного уровня: негенетические адаптации комаров, акклимационные и акклиматизационные изменения организмов или видовые приспособления, обусловленные историей рода. Пока мы не видим надежных подходов к тому, чтобы научиться отличать адаптации комаров к высокой плотности от тех реакций, основой которых могли быть преадаптации. Поэтому факты несогласованной межвидовой дифференциации разных реакций комаров на плотность пока не дают нам возможности судить о единстве системы реакций и уровнях специализации звеньев единой приспособительной системы с такой же уверенностью, как это было возможно, например, в отношении органов пищеварительной системы грызунов (Воронцов, 1967).

Скоординированы ли между собой биологические реакции на плотность, можно косвенно судить, изучая корреляции между ними. Изучение корреляций дает также возможность говорить о дискретности таксонов, о наличии или отсутствии таксономического континуума по данному набору признаков (Заренков, 1988). На индивидуальном уровне несогласованность реакций на плотность хорошо заметна при изучении внутривидовой изменчивости реакций. По результатам опытов на *Oc. dorsalis* и *Cx. p. pipiens* (Некрасова, 1990) для каждого уровня плотности мы изучили связь между реакциями. В расчетах использовали не кратность изменений (как, например, в табл. 1 и 2), а конкретные значения выживаемости, массы тела комаров, длительности развития. Оказалось, что средняя длительность развития личинок *Oc. dorsalis* при плотности 0.029 и 0.14 экз/мл отрицательно коррелирует (r от –0.67 до –0.92; $p < 0.05$) с массой личинок. Только при плотности 0.29 экз/мл она была почти достоверно связана с выживаемостью личинок и массой самцов имаго ($r = 0.601$ и 0.603 соответственно). У *Cx. p. pipiens* связи между реакциями оказались другими. При малой плотности поселений длительность развития личинок отрицательно коррелирует с массой тела. При средней и большой плотности проявились четкие ($p < 0.05$) отрицательные связи между длительностью развития комаров, размерами куколок, самцов и самок имаго, а также с преимагинальной выживаемостью комаров. Реакции на повышенную плотность у *Oc. dorsalis* интенсивнее, чем у комаров *Cx. p. pipiens*, испытанных как в Казахстане (в г. Алма-Ате, Лопатин, 1986), так и на Среднем Урале (в Екатеринбурге, Некрасова, 1997). Это было заметно по уменьшению (по сравнению с контрольными значениями) выживаемости личинок и куколок, массы личинок и задержке их развития. Тем не менее на популяционном уровне (благодаря индивидуальной изменчивости) реакции на плотность (замедление разви-

тия и роста личинок) одинаково коррелируют у обоих видов комаров. В дополнение к этому у комаров *Cx. p. pipiens* проявилась отрицательная связь между величиной задержки развития и выживаемостью личинок. Поэтому можно предполагать, что у обоих видов комаров в плотных культурах имела место дифференциальная гибель тех насекомых, рост и развитие которых были задержаны.

Чтобы получить представление о дискретности таксонов по реакциям на высокую плотность для предположительных суждений о том, был ли скоординирован филогенез этих реакций, мы рассчитали по данным табл. 1 ранговые коэффициенты корреляции Спирмена между видовыми параметрами во всех сочетаниях. Значения первых 8 признаков взяли непосредственно из табл. 1. Значения девятого признака (изменения доли самок) ранжировали и использовали для расчета в баллах: 1) доля самок уменьшилась; 2) не изменилась; 3) увеличилась. Значения десятого признака (порога компенсации) были ранжированы следующим образом: 1) от 0.08 до 0.1; 2) от 0.1 до 1.0; 3) в интервале от 1.0 до 3.0; 4) отсутствует. Случаи достоверной корреляции при $p < 0.05$ представлены в табл. 9.

Оказалось, что с оптимальной плотностью, рассчитанной на единицу объема (экз/мл), и с максимальными величинами плотности, достигаемой в природе, коррелирует кратность уменьшения массы личинок, а с опти-

Таблица 9. *Коэффициенты ранговой корреляции Спирмана между реакциями комаров Culicidae на повышенную плотность*

Признаки	Признаки*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1		0.83	–	–0.78	1.0	–	–	–	–	–
2			–1.0	–	1.0	–1.0	1.0	–	–	–
3				–	1.0	–	–	–	–	–
4					–	–	–	–	–	–0.61
5						1.0	–1.0	1.0	1.0	–
6							–	0.79	–	–
7								–	–	–
8									0.80	–

**Признаки и реакции (по горизонтали и вертикали таблицы): 1 — оптимальная плотность (экз/мл); 2 — оптимальная плотность (экз/м²); 3 — максимальная природная плотность (экз/м²); 4 — изменение выживаемости личинок и куколок; 5 — изменение массы тела личинок; 6 — изменение массы куколок; 7 — изменение массы имаго; 8 — изменение длительности развития; 9 — изменение доли самок; 10 — порог компенсации. Величину реакций 4–8 оценили по отношению к контрольному уровню.*

мальной плотностью, рассчитанной на единицу поверхности водоема (экз/м^2), — также и величина уменьшения массы имаго в сравнении с контролем. В свою очередь, с величиной уменьшения массы тела личинок, вызванного жизнью в уплотненных культурах, статистически связано несколько характеристик — величина уменьшения массы куколок, увеличение длительности развития и перемены в соотношении долей самок и самцов. С величиной уменьшения массы куколок коррелирует величина изменений длительности преимагинального развития, а та, в свою очередь, связана с увеличением доли самок.

В пяти случаях знак коэффициентов корреляции был отрицательный. С оптимальной плотностью (экз/мл) отрицательно коррелируют величина изменения преимагинальной выживаемости, величина уменьшения массы куколок и максимальная природная плотность личинок в водоемах. Значения «порога компенсации» отрицательно связаны с величиной уменьшения выживаемости личинок и куколок, вызванной повышенной плотностью населения.

Среди 42 попарных сочетаний признаков достоверные связи между ними проявились лишь в 14 случаях (33%). Это можно объяснить разной направленностью видовых приспособлений к плотности у проанализированной группы видов комаров и диапазоном межвидовой дифференциации признаков, не всегда достаточным для того, чтобы проявилась статистическая связь. Вероятно и то, что участвующие в реакциях на плотность функциональные системы могли подвергаться отбору в разной степени. Этот результат может свидетельствовать о неравномерности темпов филогенетического преобразования системы приспособлений к высокой плотности населения в подсемействе Culicinae. Одну из причин несогласованной дифференциации реакций комаров на повышенную плотность населения можно видеть в разном времени возникновения родов в подсемействе, разнообразии условий обитания предковых форм комаров, не всегда требующих большой численности и скученности личинок. Могло иметь значение и разнообразие условий, факторов и путей эволюции адаптаций комаров, включая предковые формы тех 28 видов и видовых форм (см. табл. 1), для которых проведен расчет.

Причины временно высокой плотности населения личинок в водоемах бывают самыми разными. К ним можно отнести неравномерное распределение подходящих биотопов, условия предыдущего и текущего года, успешность зимовки имаго и отложенных в прошлом году яиц, изменчивость поведенческих реакций самок, которые ищут подходящее место для откладки яиц после успешного кровососания, вынужденная разными обстоятельствами автогенность, влияющая на число яиц, и др.

Межвидовое и межродовое разнообразие реакций кровососущих комаров на высокую плотность населения личинок и относительно небольшое число выявленных корреляций между реакциями на плотность позволяют предположить, что эволюционное развитие приспособлений с высокой плотности шло несогласованно. Неравномерность преобразования реакций и сопричастных функциональных систем могла быть обусловлено историей ценозов, где развиваются личинки комаров, особенностями тех биотопов, в которых развивались предковые формы комаров, нестабильностью и непредсказуемостью их среды обитания особенно у таких голарктических и циркумполярных видов, которые впоследствии значительно расширили свой ареал. Лишь в трети случаев, судя по корреляциям и результатам кластерного анализа, проявляются общие для комаров этого подсемейства тенденции. Их можно предположительно объяснить близкой историей и специализацией видов, а также гомологической изменчивостью таких реакций и приспособлений, действующих в условиях повышенной плотности населения.

Нередко в связи с отношением к тем или иным абиотическим факторам среды выделяют группы эври- и стеногалинных, эври- и стеноионных, олиго- и эвритермных, сухоустойчивых, эври- и стенотопных видов (Виноградская, 1969; Дубицкий, 1970; Кухарчук, 1981; Руководство по медицинской энтомологии, 1974). Характеристиками пределов толерантности комаров к некоторым факторам среды обитания (особенно к температуре) подчас пользуются для объяснения того или иного распространения комаров (Беклемишев, 1970), хотя, как вытекает из многочисленных случаев инвазий комаров, факт совпадения температурных предпочтений и возможностей вида с его ареалом или предпочитаемым биотопом ничего не доказывает. Диапазоны толерантности к разным факторам не обязательно коррелируют (Одум, 1975). Например, стенотопные виды бывают широко распространены, «великолепно используя вариации микроклимата в пространстве и времени, как бы выравнивая для себя среду» (Чернов, 1975; Чернышев, 1996).

Тем не менее интересно было узнать, насколько дифференциация комаров по реакциям на повышенную плотность соответствует разнообразию тех же видов по реакциям на абиотические факторы среды, насколько связаны между собой адаптации к абиотическим факторам.

Дело в том, что многие адаптации к климатическим и физико-географическим зонам, так же как и к условиям жизни в сообществе, имеют сложное происхождение. Известны предваряющие и перекрестные адаптации (Слоним, 1979). С другой стороны, известны разнообразные конфликтные взаимоотношения между функциями и структурами, отражающие в общей форме тот факт, что иерархия функций не бывает предельно строгой. Стратегии, преследуемые отдельными структурами, могут входить

в конфликт одна с другой (феномен «селфинга»), а излишняя приспособленность не поддерживается отбором (Лекявичус, 1986). Охарактеризовать разнообразие отношений между адаптациями у комаров — это значит в какой-то мере разобраться в ограничениях былого и дальнейшего совершенствования их приспособительных возможностей, найти пройденные предками нынешних комаров и «запрещенные» для них пути межтаксонной дифференциации признаков.

Матрицу для расчета корреляций нам удалось составить для 12 признаков местообитаний 78 видов комаров (табл. 3 приложения). В нее мы внесли данные о средних и предельных значениях минерализации, температуры и pH воды в местах обитания личинок комаров, которые удалось собрать в литературе. Если для какого-нибудь параметра в литературе имелись данные нескольких авторов, то их усредняли, понимая, что теряем при этом часть информации о признаке вида. Расчеты ранговых коэффициентов корреляции Спирмена провели для всех сочетаний признаков. Для *Ochlerotatus* и для комаров других родов расчеты провели отдельно.

При расчетах по признакам только комаров *Ochlerotatus* выявили несколько групп достоверных корреляций. Одни из них отражали статистические связи между межвидовым варьированием параметров минерализации воды, т.е. минимальными, максимальными и средними показателями солености, а также — лимитами (разностями между максимальным и минимальным для личинок этого вида значением, выражаемых в промилле). Такие же группы связей выявляли между характерными для комаров значениями pH и температуры воды. В меньшем числе случаев статистические связи найдены между разными параметрами водной среды, например, характеристиками минерализации и pH, минерализацией и температурой воды. Лишь в трех случаях проявилась связь между гидрохимическими показателями и максимальной плотностью населения личинок.

Межвидовая изменчивость разных характеристик минерализации воды в местах обитания личинок в пяти случаях из 12 коррелировала. Связи между признаками были положительными. Приведем значения коэффициентов корреляции Спирмена, уровни значимости и число видов комаров.

Минимум и максимум минерализации — $r = 0.59$; $p < 0.01$; $n = 22$.

Минимальная и средняя минерализация — $r = 0.66$; $p = 0.03$; $n = 22$.

Максимальная и средняя минерализация — $r = 0.94$; $p < 0.0001$; $n = 23$.

Максимальная и диапазон (*max* — *min*) — $r = 0.98$; $p = 0.0004$; $n = 23$.

Средняя минерализация и диапазон — $r = 0.77$; $p < 0.003$; $n = 24$.

Гораздо меньше статистических связей выявлено для этой же группы видов (см. табл. 3 приложения) между видовыми характеристиками температурных условий обитания личинок и pH воды. Оказалось, что минимальное значение pH связано с приемлемым для тех или иных видов диапазоном

pH отрицательной зависимостью ($r = -0.90$; $p = 0.007$; $n = 15$). Между температурными характеристиками условий обитания личинок *Ochlerotatus* удалось обнаружить лишь одну статистическую связь. Причиной этого могли быть малое число видов, для которых были данные, либо особенности и диапазон варьирования признаков. Коэффициент корреляции Спирмена при подсчете связи между верхней предельной температурой и диапазоном температур воды был равен 0.73 ($p < 0.03$; $n = 12$). На уровне тенденции наметилась связь между средней и верхней предельной температурами воды ($r = 0.61$; $p = 0.07$; $n = 12$).

Больше статистических связей найдено между другими характеристиками водной среды обитания личинок комаров. Например, максимальная минерализация воды, приемлемая для личинок, положительно коррелирует со средним значением pH ($r = 0.47$; $p = 0.04$; $n = 23$), а видовой диапазон минерализации воды, т.е. эвригалинность комаров, коррелирует с максимумом значения pH ($r = 0.62$; $p = 0.04$; $n = 16$). Интересны положительные корреляции между гидрохимическими параметрами и температурой воды, выдерживаемой личинками комаров, например, между максимальными ($r = 0.76$; $p = 0.03$; $n = 23$) или предельными ($r = 0.93$; $p = 0.02$; $n = 16$) значениями минерализации и максимальной температурой воды. С максимальным уровнем плотности личинок в природе связана минерализация (соленость) воды. Так, значения максимальной и средней минерализации воды положительно коррелируют с максимумом плотности поселений личинок, достигаемым в природе ($r_{\text{Spearman}} = 0.66$; $p = 0.02$; $n = 23$ и $r = 0.60$; $p = 0.025$; $n = 24$). Эту связь можно выразить экспоненциальной функцией.

В результате этих расчетов обнаружены группы корреляций между видовыми характеристиками кровососущих комаров. Одни из них проявились между признаками, отражающими приспособления вида к одному и тому же абиотическому фактору. Так, средние, т.е. вероятно, и оптимальные величины минерализации воды в местах обитания личинок оказались положительно связанными с минимальными и максимальными значениями минерализации, а также величиной интервала между минимумом и максимумом минерализации. Между характеристиками минерализации обнаружено наибольшее число положительных статистических связей (83% от всех возможных сочетаний).

Статистическая связь между величинами «активной реакции воды», т.е. четырьмя параметрами концентрации водородных ионов в местах обитания личинок комаров, проявилась лишь в одном случае. Оказалось, что приемлемый для личинок тех или иных видов комаров диапазон pH отрицательно коррелирует с минимальным значением pH. График данной связи линейный. Это означает, что эвриионность присуща тем видам комаров (например, *Oc. excrucians* и *Oc. punctor*), личинки которых способны развиваться

в очень кислой среде. Она не характерна для *Oc. cantans*, *Oc. hexodontus*, *Oc. subdiversus*, *Oc. nigrinus* и др., предпочитающих щелочные и нейтральные воды. Для их нормального развития необходимо значение pH не ниже 6.8.

Такое же явление (мало корреляций между «своими» признаками, больше — с «чужими») наблюдается и для характеристик температуры воды в биотопах, где развиваются личинки. Верхний температурный предел, допустимый для относительно благополучного развития личинок, положительно коррелирует с диапазоном температур, приемлемым для личинок в разных биотопах, т.е. с разницей между верхним и нижним пределами температуры. Верхний предел температур статистически связан с максимальными и средним значениями минерализации воды и с диапазонами солености, выдерживаемыми личинками этих видов. С этими же параметрами минерализации коррелируют средние и максимальные величины плотности населения, достигаемые личинками комаров в природе. Например, максимальные значения минерализации, пригодные для личинок 20 видов комаров и максимальные значения плотности населения личинок в природе (экз/м^2) связаны ($r = 0.557$; $p = 0.031$) экспоненциальной зависимостью типа $Y = exp\ (a + bX)$, где пересечение $a = 0.46$, наклон $b = 0.079$.

Характер статистических связей между теми же характеристиками видов, подсчитанные для всех видов Culicidae, для которых найдены соответствующие данные (см. табл. 3 приложения) был несколько другим. Например, статистическая связь между максимальной минерализацией воды в биотопах и максимальной плотностью населения личинок, рассчитанная для 26 видов этого семейства (15 видов *Ochlerotatus*, 1 вид *Aedes*, 4 вида A*nopheles*, 4 вида *Culex*, 2 вида *Culiseta*), оказалась недостоверной ($r_{\text{Spearman}} = 0.374$; $p = 0.06$). Для группы из 9 видов *Ochlerotatus, Anopheles* и *Culex* нам не удалось найти достоверной связи между характеристикой окисляемости воды и, с другой стороны, средними значениями минерализации, pH и температуры воды, известными для этих же видов комаров. Несмотря на небольшое число видов, данные по которым использованы в расчетах, можно сделать вывод, что пространство этих признаков у комаров *Ochlerotatus* более структурировано, чем у Culicidae. Причину этого, вероятно, удастся определить, если привлечь для такого анализа сведения о различиях в специализации видов комаров, об их обитании в бедных или богатых видами сообществах, в аридных зонах или, наоборот, в высоких широтах и т.д.

Статистические связи как между средними, так и предельными характеристиками условий в биотопах, где развиваются личинки комаров, могут отражать собой возникшие в результате эволюции параллельные приспособления к оптимальным и предельно допустимым значениям абиотических факторов. Судя по характеру связей, эти абиотических фактора (минерализация, температура и pH) по-разному ограничивают жизнь личинок кома-

ров. Можно предположить, что в истории приспособления к первым двум факторам биологические координации между органами и функциями имели большее значение. pH среды имеет большое, хотя и не первостепенное значение в распределении многих водных насекомых (Кожанчиков, 1961). Несмотря на сходство оптимальных значений этого параметра, приемлемые для комаров условия могут быть выбраны таким образом, чтобы не дать абсолютных преимуществ ни одному из видов ценоза. На ценотическое значение этого фактора в жизни личинок комаров указывают данные О.Н. Сазоновой (1959) и статистические связи между значениями pH и ценотическими параметрами комаров, описанные в гл. 5 этой книги.

Как и в предыдущем расчете, проявилась группа связей между некоторыми реакциями на повышенную плотность. Значения оптимальной плотности, оцененной на объем и поверхность водоема, оказались связанными между собой и величиной других реакций. Оптимальная плотность (экз/м^2) отрицательно коррелирует с величиной, на которую в плотных культурах изменяется выживаемость личинок. Для ряда видов комаров это значит, что чем выше присущая им оптимальная плотность, тем слабее зависит от плотности гибель их личинок и куколок. Для таких видов комаров не выявляется пороговая плотность, начиная с которой дальнейший ее прирост сдерживался бы гибелью насекомых.

Оптимальная плотность (экз/м^2) положительно связана не только с вызванными плотностью морфологическими изменениями имаго, но также с изменениями размеров куколок, интенсивностью задержки преимагинального развития. Отрицательно коррелирует она с обилием вида в природе. Такой характер связи предположительно можно объяснить нелинейностью и двухфазностью кривой на графике, иллюстрирующем принцип Олли (Allee et al., 1949), а первые три корреляции — эволюционно сложившимися адаптациями, присущими отнюдь не *r*-стратегам (Пианка, 1981; Гордеев, 1997). Можно полагать, что в неблагоприятных условиях (перенаселенность и другие ситуации) некоторым видам немалярийных комаров (например, *Ae. aegypti, Cx. tritaeniorhynchus*) проще и «выгоднее» задерживаться в развитии или росте, чем терять в числе вылетающих особей из-за гибели личинок и действия механизма «компенсации плотности смертностью». Целесообразными нам кажутся и положительные статистические связи между задержкой развития и вызванным плотностью увеличением доли самок, а также отрицательная связь с уменьшением размеров имаго. Не исключено, что в процессе филогенеза комаров у некоторых из видов возникли наборы подменяющих друг друга приспособлений, действующие по принципу «не так, так эдак». В ситуации, когда неблагоприятные факторы замедляют развитие комаров, может оказаться выгодным выплод относительно большего числа самок, большего, чем обычно, размера и, бла-

годаря этому, более плодовитых, способных к автогенному развитию яичников или при необходимости более долго искать подходящую жертву для кровососания.

В результате расчетов нам удалось найти корреляции между приспособлениями кровососущих комаров к разным факторам. Минимальный и средний (оптимальный) уровни минерализации воды в местах выплода личинок, а также интервал между пределами минерализации оказались в положительной связи с оптимальной плотностью населения личинок (экз/м^2), а верхний уровень минерализации — в отрицательной связи. Нижний температурный предел и температура, оптимальная для развития личинок, отрицательно коррелируют со средней длительностью развития в обычных условиях, с вызванными высокой плотностью изменениями массы тела имаго. Минимальное значение pH воды в биотопах с личинками положительно коррелирует с вызываемыми плотностью изменениями массы тела имаго и доли самок, отрицательно коррелирует с оптимальной плотностью (экз/м^2). Значения верхнего предела pH, выдерживаемые личинками, тоже положительно коррелируют с изменениями доли самок, но отрицательно — с оптимальной плотностью.

Существование некоторых из таких корреляций можно объяснять разной экологической специализацией комаров, их приспособленностью, например, к жизни в торфяных болотах или солоноватых водоемах, благодаря чему диапазоны межвидовой изменчивости сравниваемых признаков достаточно широки, чтобы между ними проявлялась статистическая связь. Интересен факт разного уровня согласованности межвидовой дифференциации комаров в пространствах экологических факторов, замеченный при изучении связей между признаками комаров из разных родов семейства Culicidae, и видов только из одного рода *Ochlerotatus*, таксономический ранг которого, а, значит, и экологическое своеобразие, оспаривается.

Делать надежные выводы пока мешает разрозненность и скудность данных о реакциях комаров разных видов на биотические и абиотические факторы, об их межтаксонной и географической изменчивости. Даже для наиболее представленных в фауне Севера и умеренного климата видов *Ochlerotatus* совсем не просто сделать ординацию видов в соответствии с положением их оптимумов вдоль осей градиентов комплексных экологических факторов.

Тем не менее результаты проведенных нами поисковых расчетов позволяют сомневаться в правдоподобности объяснений того или иного зонального и географического распространения комаров с помощью вербальных, статистически не подтвержденных характеристик экологической валентности вида, как, например, олиго- или термофилия (Беклемишев, 1970; Бубликова, 1994; Виноградская, 1969; Маркович, 1974; Шарков и др. 1984). Даже

у таких широко распространенных, эвритопных, развивающихся даже при очень низких температурах воды комаров, как *Cs. bergrothi* и *Oc. communis,* длительность развития личинок при оптимальной температуре различается в полтора раза. На двумерном графике, отражающем связь между нижним температурным пределом и длительностью развития в оптимальных условиях, комары *Cs. bergrothi* «выпадают» из общей зависимости, характерной для других видов и видовых форм.

Эту кажущуюся совершенно естественной зависимость можно было попытаться объяснить необходимостью набрать определенную дозу тепла, которая требуется для развития насекомого. Однако она не объясняется так просто, по крайней мере, не определяется видовыми различиями в сумме эффективных температур. В оптимальных условиях длительность преимагинального развития у *An. messeae* и видовых форм *Cx. pipiens* различаются в 1.6–1.8 раза, нижние температурные пределы — в 1.8–1.9 раза, а суммы эффективных температур для *Cx. pipiens* и *An. maculipennis* различаются всего в 1.2 раза (Кожанчиков, 1961, табл. 17). Возможно, это указывает на неодинаковые стратегии развития комаров даже в близких температурных условиях.

Некоторые зоологи связывают температурные адаптации комаров с их географическим распространением, характером жизненного цикла, другими экологическими особенностями (Беклемишев, 1970; Бубликова, 1994; Виноградская, 1969; Маркович, 1974; Шарков и др. 1984). Тем не менее, судя по результатам проведенного нами непараметрического корреляционного анализа, оказалось, что частоты связи между разными характеристиками, отражающими приспособления комаров к тому или другому фактору, весьма различаются в зависимости от природы изучаемого фактора. Связь между признаками, отражающими предпочитаемые и переносимые личинками комаров уровни pH, проявились лишь в одном случае (в 17% случаев), между видовыми характеристиками минерализации воды — в 83% сочетаний, а между 9 реакциями на плотность населения — в 12.5% случаев (в 9 из 72).

Этот результат свидетельствует о неодинаковой согласованности приспособлений комаров, хорошо заметной на межвидовом уровне. Она, вероятно, обусловлена тем, что совершенствование систем адаптации личинок комаров к химизму воды, также как и к весьма сложному по своей природе (Некрасова, 1990) фактору плотности населения, шло у предковых форм современных видов комаров более согласованно, чем развитие адаптаций к температурным условиям. Причину этого интересного явления стоит исследовать, учитывая величину и характер межвидовой дифференциации разных систем признаков, случайность наборов видов, по которым имеются «сквозные» данные по реакциям на плотность и на другие факторы,

неодинаковую представленность родов и зоогеографических комплексов этими видами. На частоту выявляемых корреляций могла повлиять эволюционная история отряда Diptera и подсемейства Culicinae, разнообразие путей и темпов приспособления видов каждого рода к тем или иным комплексам условий.

Несмотря на известную противоречивость между процессами роста и развития, и на то, что некоторые корреляции из-за отсутствия данных мы изучали на разных наборах видов комаров, существование корреляций между реакциями на плотность населения и абиотические условия мест обитания личинок можно предположительно истолковывать как согласованность между темпами межвидовой дифференциации некоторых систем адаптации Culicidae к условиям обитания. Интересен факт отсутствия корреляций между реакциями роста и развития личинок комаров на повышенную плотность поселения, а их, в свою очередь, с характеристиками выживаемости личинок и куколок. Он может указывать на то, что поддержание присущего виду уровня выживаемости в том или ином диапазоне плотности населения относится к иной категории реакций, нежели истинные «адаптации», под которыми подразумевается только благоприятный исход (Лекявичус, 1986). Филетическая дифференциация этой категории популяционных ответов комаров на высокую плотность населения могла иметь иной темп, направление и масштаб из-за того, что избирательная и недифференцированная смертность личинок комаров в плотных культурах определяются другими причинами, чем изменения роста и развития. В число участвующих причин и ограничений, вероятно, входили допустимые для того или иного вида комара и соответствующие его эколого-ценотической стратегии уровни гибели при колебаниях плотности и неспецифические реакции (в отношении действующего фактора), подобные стрессовым (Раушенбах, 1990). Поэтому векторы отбора таких приспособлений, которые проявляются у личинок комаров при перенаселенности, также как и в существующем в природе разнообразии физических факторов среды, могли быть направлены в разные стороны.

Приведем пример того, какое значение дифференциация комаров по их отношению к абиотическим условиям среды может иметь в формировании личиночных сообществ (Некрасова и др., 2008). На основании материала о распределении личинок в 180 временных водоемах в окрестностях Екатеринбурга мы рассчитали частоты случаев совместного обитания личинок разных видов. Наиболее часто (10.4–13.4% от 1173 случаев сосуществования комаров разных видов) вместе с представителями других видов обитают комары *Ochlerotatus* и *Aedes* — *Oc. punctor*, *Oc. flavescens*, *Oc. intrudens* и *Ae. cinereus*, немного реже (5.4–8.2%) — *Oc. cantans*, *Oc. communis*, *Oc. dorsalis*, *Oc. cataphylla*, *Oc. excrucians*, а еще реже (0.08–2.5%) — малочис-

ленные виды комаров — *Oc. diantaeus*, *Oc. sticticus*, *Oc. cyprius*, *Oc. pullatus*, *Oc. riparius, Ae. vexans* и др. По относительным частотам встреч каждого вида с другими выделили 6 группировок:

1. Группировка «flavescens». С личинками комаров *Oc. flavescens* чаще других сосуществуют комары *Oc. punctor*, *Oc. intrudens*, *Ae. cinereus*, *Oc. communis*, *Oc. excrucians*, *Oc. cantans*, *Oc. dorsalis* и *Oc. euedes*.

2. Группировка «punctor». С личинками комара *Oc. punctor* чаще других обитают комары *Oc. flavescens*, *Oc. intrudens*, *Ae. cinereus*, *Oc. communis*, *Oc. dorsalis*, *Oc. cataphylla* и *Oc. leucomelas*.

3. Группировка «cinereus». С личинками *Ae. cinereus* чаще других соседствуют личинки комаров другого рода — *Oc. punctor*, *Oc. intrudens*, *Oc. flavescens*, *Oc. communis*, *Oc. cantans* и *Oc. leucomelas*.

4. Группировка «intrudens». С личинками *Oc. intrudens* обычно встречаются личинки *Oc. punctor*, *Ae. cinereus*, *Oc. communis*, *Oc. flavescens*, *Oc. cantans*, *Oc. cataphylla* и *Oc. euedes*.

5. Группировка «communis». С личинками *Oc. communis* сосуществуют личинки *Oc. punctor*, *Oc. intrudens*, *Oc. flavescens*, *Ae. cinereus*, *Oc. cantans* и *Oc. leucomelas*.

6. Группировка «euedes». С личинками *Oc. euedes* сосуществуют личинки комаров *Oc. flavescens*, *Oc. excrucians*, *Oc. punctor*, *Oc. intrudens* и *Oc. cantans*.

В отличие от комаров Беларуси (их группировки мы выделили по данным книги М.Н. Трухан, Н.В. Пахолкиной, 1984), в Екатеринбурге слабее выражены группировки «cantans» и «pipiens-maculipennis», отсутствует группировка «caspius», а в сообществах комаров Беларуси не заметна группировка «euedes».

Привлечение литературных данных по абиотическим условиям обитания комаров показало, что формирование таких группировок даже во временных водоемах может быть не случайным. Отчасти оно обусловлено тем, что в такие группировки подбираются комары со схожими требованиями к некоторым условиям, в которых развиваются личинки. Так, например, виды группировки «cinereus» способны переносить и предпочитают в среднем меньшую степень минерализации водоемов, предпочитают более прогретую воду, чем личинки группировок «flavescens» и «punctor». По отношению к степени минерализации и pH воды межвидовая изменчивость комаров, входящих в группировки, оказалась в 2–5 раз больше, чем по отношению к температуре воды. У видов, входящих в группировки «flavescens» и «punctor», изменчивость некоторых реакций на абиотические факторы (по отношению к температуре воды) оказалась одинаковой.

Интересен сам факт существования таких группировок видов комаров. Он свидетельствует о разных типах структур, возникающих даже в эфемерных сообществах личинок во временных водоемах.

Используя видовые признаки отношения личинок к абиотическим условиям среды и характеристики зональности, распространенности, обилия комаров на Урале (Некрасова, Вигоров, 2002), изучили соответствие этих признаков доминанта и первого субдоминанта во временных сообществах Екатеринбурга (Некрасова и др., 2008). Оказалось, что с апреля к июню с 34.3 до 53% увеличивается контраст между относительными обилиями доминанта и субдоминанта, причем это явление не обусловлено числом видов в сообществе комаров. В апрельских сообществах доминанты менее полизональны, чем субдоминанты, т.е. занимают на Урале на одну лесорастительную подзону меньше, а в мае, наоборот, они более полизональны. При анализе апрельских сообществ в 44% случаев оптимумы распространения доминантов и субдоминантов по растительным подзонам Урала (т.е. максимумов их встреч в фаунистических списках) совпали. В 32% случаев оптимум распространения доминантного вида комара располагался на Урале на одну–две подзоны южнее, чем у субдоминанта. С мая к июню уменьшается число случаев, когда оптимумом распространения доминанта и субдоминанта могла быть одна и та же подзона. В этот период среди доминантов увеличивалась доля более южных видов. В соответствии с этим у доминирующих комаров были в среднем выше, чем у субдоминантов, нижний и верхний температурные пределы развития личинок, нижнее и оптимальное значение предпочитаемой минерализации воды, больше выражена эвритермность. Знаки различий доминантов и субдоминантов по одним признакам не изменяются с апреля к июню (нижний температурный предел развития личинок) или с мая к июню (максимум и пределы минерализации воды, минимум и пределы pH). По другим признакам (оптимальная температура, минерализация, pH, диапазон температур) различия между доминантами и субдоминантами, заметные в апреле, исчезают в мае, возобновляются в июне.

Все это означает, что группировки видов личинок комаров, сосуществующих во временных водоемах Екатеринбурга, образуются не случайным образом. Факт их существования, вероятно, отражает как особенности местообитаний в мегаполисе, так и пока не изученные процессы формирования структуры в эфемерных сообществах. Вопреки непостоянной продолжительности существования эфемерных биотопов, эти группировки сосуществующих вместе личинок отражают существование разных вариантов структуры, поскольку отношение к абиотическим факторам водной среды и характеристики зональности у наиболее обильных из соседствующих видов соответствуют друг другу.

ГЛАВА 3

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ ВИДОВ КОМАРОВ И ПЛОТНОСТЬ ПОСЕЛЕНИЙ ИХ ЛИЧИНОК

Регуляция повышенной плотности населения за счет дифференциальной гибели особей и описанных нами раньше (Некрасова, 1990), не имеющих, вероятно, генетической природы гомеостатических перемен в физиологии комаров, повышает шансы на выживание остальной части популяции, оказавшейся в неблагоприятных условиях. Эти события совершаются в рамках унаследованных возможностей комаров и ограничений, которые создают им условия конкретного сообщества и биоценоза. Обе категории реакций, хотя и в разной мере, могут отражать особенности приспособлений вида к наиболее характерной для него и анцестральных форм среде обитания, поскольку каждый вид по-своему специализирован (Шварц, 1969). Уникальность биологических таксонов считают основой биологической таксономии и разнообразия жизни.

Собранный авторами материал о реакциях комаров на повышенную плотность населения личинок (см. табл. 1) давал возможность сопоставить дифференциацию видовых характеристик — реакций на температуру среды и гидрохимические условия водоемов, особенностей жизненного цикла и другие признаков комаров — с разнообразием реакций на плотность населения. Одной из наших задач было найти простые информативные подходы к количественной оценке межтаксонных различий комаров по тем или иным категориям признаков для классификаций и для того, чтобы связать экологическую пластичность кровососущих комаров с согласованной или, наоборот, независимой межвидовой дифференциацией их признаков.

С этой целью мы провели около 20 серий кластерного анализа разных наборов видовых характеристик комаров. Сравнивая их дифференциацию с дифференциацией реакций на плотность населения, мы рассматривали по отдельности три группы комаров, у которых выживаемость личинок и куколок в перенаселенных культурах четко различалась. Эти группы выделили по наклону полулогарифмических графиков (рис. 7) в диапазоне плотности поселений личинок комаров 0–0.3 экз/мл, а для некоторых видов — в диапазоне 0.3–12.0 экз/мл. К группе комаров, сильно реагирующих на плотность, отнесли *Ae. albopictus, An. sacharovi, Oc. dorsalis, Oc. sticticus,*

Oc. flavescens и *Cx. p. pipiens* (Средний Урал). К ней же отнесли и природную смесь личинок трех видов из рода *Ochlerotatus* (доминировал *Oc. dorsalis*). Во вторую группу комаров, у которых преимагинальная смертность умеренно зависела от плотности, причислили *Cx. tritaeniorhynchus, Cx. p. pipiens* (Алма-Ата), *Oc. caspius*, *Oc. cantans, Oc. communis* и *Cs. bergrothi*. В третью группу видов, у которых выживаемость личинок в диапазоне плотности до 0.3–1.0 экз/мл падала незначительно, поместили комаров *Ae. aegypti, Cx. p. molestus, Cx. p. fatigans* и *An. stephensi*, а при избыточном кормлении — также *Ae. albopictus*.

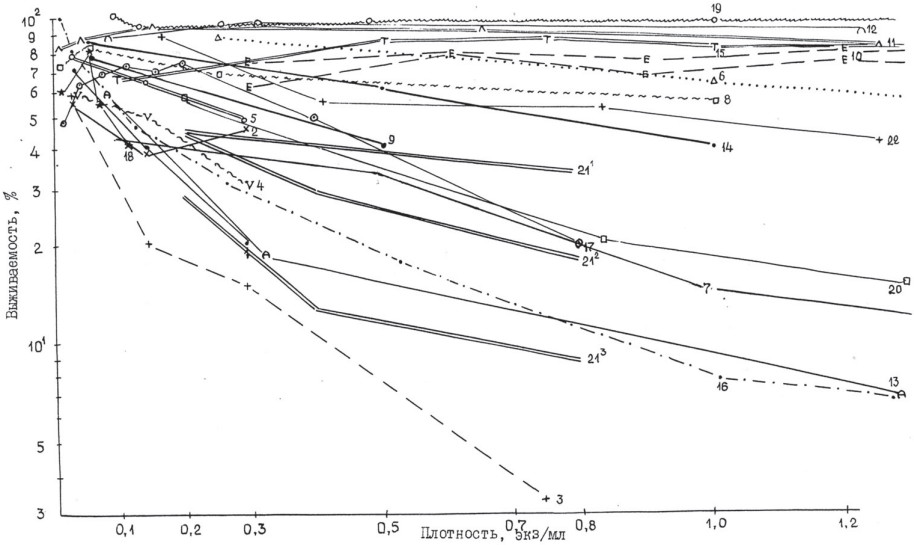

Рис. 7. Выживаемость личинок и куколок кровососущих комаров в опытах с перенаселенностью:

Виды комаров и авторы данных: 1 — Oc. dorsalis, 2 — Cx. p. pipiens, 3 — три вида рода Ochlerotatus, 4 — Oc. dorsalis и Cx. p. pipiens, 5 — Oc. communis, 6 — Oc. caspius (Лопатин, 1986), 7 — Oc. cantans (Renshaw et al., 1993), 8 — Cx. p. pipiens (Лопатин, 1982), 9 — Oc. communis и Cx. p. pipiens, 10 — Ae. aegypti (Bar-Zeev, 1957), 11 — Ae. aegypti (Wada, 1965), 12 — Ae. albopictus (Mori, 1979), 13 — Ae. albopictus (Mori, 1979), 14 — Cx. tritaeniorhynchus (Siddiqui et al., 1979), 15 — An. stephensi (Reisen, 1975), 16 — An. sacharovi (Захарова и др., 1990), 17 — Cx. p. molestus (Skierska, 1973), 18 — Oc. sticticus (Trpis, Horsfall, 1969), 19 — Cx. p. fatigans (Hooper, 1967, по: Machado-Allison, 1981), 20 — Cs. bergrothi (Маслов, 1955), 21 — Wy. smithii (Istock et al., 1975). Примечание: для 12 и 13 — разный режим кормления

Четыре варианта кластерного анализа провели по данным о географическом распространении видов комаров в Голарктике (Maire, 1980), Сибири (Кухарчук, 1981) и на Европейском Севере (Шарков и др., 1984). При построении одной из дендрограмм (рис. 8) для 8 признаков 14 видов комаров использовали данные таблицы из статьи A. Maire (1980). Для расчета дендрограммы (рис. 9) по 11 признакам видов рода *Aedes, Culex, Culiseta* и *Ochlerotatus* использовали данные табл. 2 книги Л.П. Кухарчук (1981) о встречаемости комаров в разных ландшафтных зонах и поясах Западной Сибири. Еще в одном варианте кластерного анализа (рис.10) учли 4 характеристики распространения комаров по регионам Сибири (из табл. 46 той же книги Кухарчук, 1981). Еще один кластерный анализ (рис.11) провели для 6 признаков 14 видов комаров по данным табл. 4 из книги А.А. Шаркова с соавторами (1984), где в баллах охарактеризовано обилие комаров в разных районах Карелии, Мурманской области и Средне-Печорской северной тайги.

По 13 признакам комаров из табл. 7 той же книги А.А. Шаркова с соавторами (1984), характеризующим места выплода кровососущих комаров Севера, провели классификацию 14 видов (рис.12). Это были данные о встречаемости (в баллах) личинок комаров в разных водоемах тундры, болот, озер, рек, пойм и других экосистем. Шестой вариант анализа при-

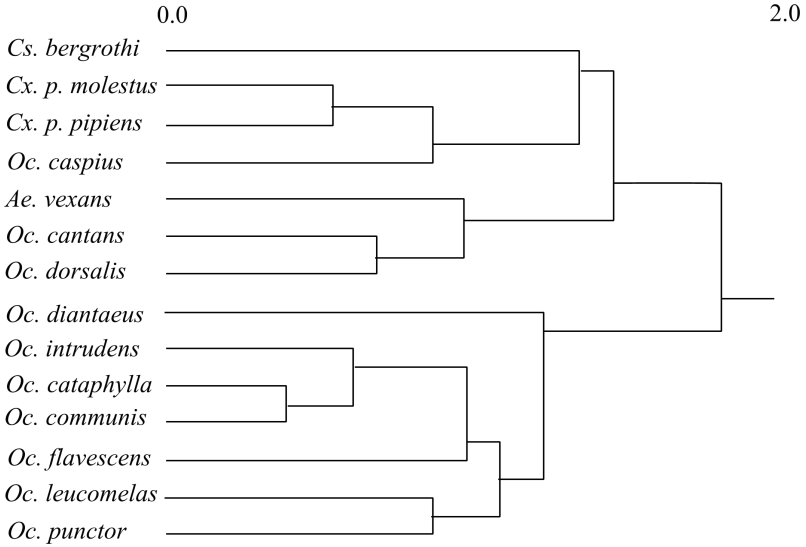

Рис. 8. Результат кластерного анализа данных о распространении комаров в Голарктике (Maire, 1980)

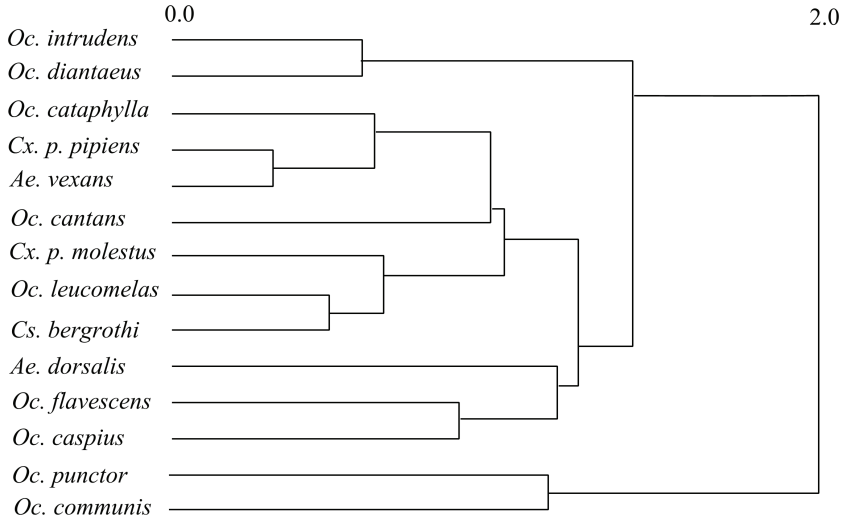

Рис. 9. Результат кластерного анализа данных о встречаемости комаров в разных ландшафтных зонах и поясах Западной Сибири (по данным Кухарчук, 1981)

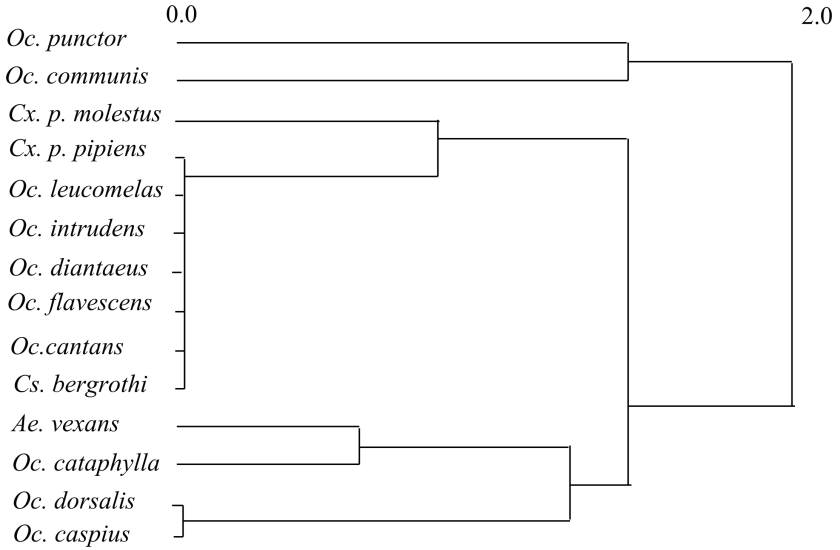

Рис. 10. Результат кластерного анализа данных о распространении комаров в регионах Сибири (по данным Кухарчук, 1981)

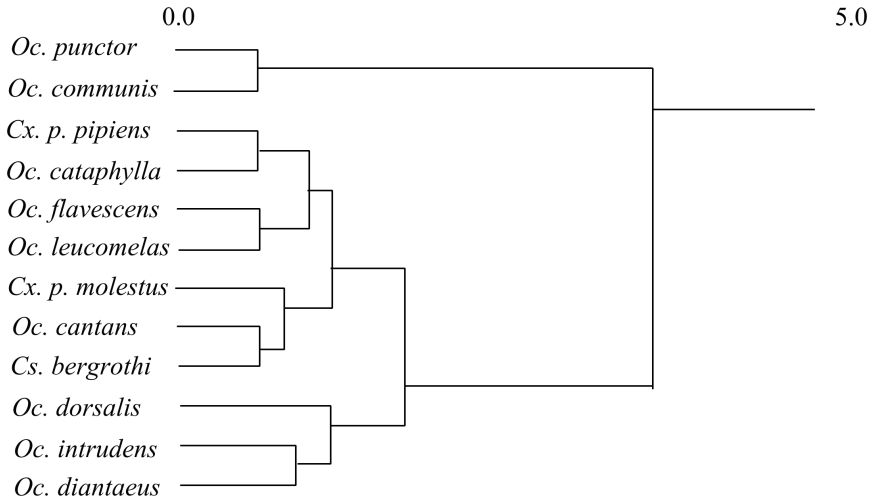

Рис. 11. Результат кластерного анализа данных по обилию комаров в разных районах Европейского Севера (по данным Шаркова и др., 1984)

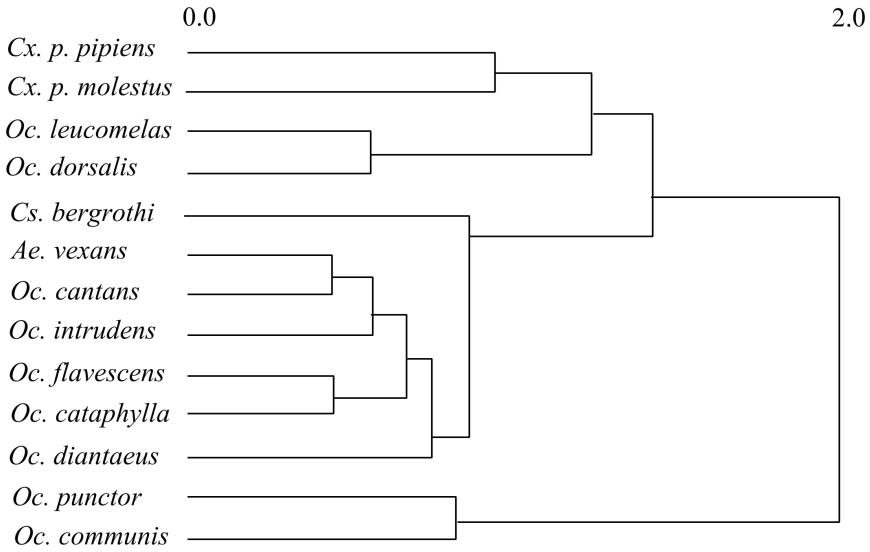

Рис. 12. Результат кластерного анализа данных о местах выплода кровососущих комаров Европейского Севера (по данным Шаркова и др., 1984)

знаков 11 видов комаров выполнили (рис. 13) по данным из табл. 47 книги Л.П. Кухарчук (1981). В качестве признаков взяли гидрохимические характеристики водоемов, где были личинки — гидрокарбонатные, сульфатные хлоридные, и величину минерализации воды.

Следующие три дендрограммы построили по данным из табл. 4, 5 и 6 «Руководства по медицинской энтомологии» (1974). В первом случае 13 видов комаров классифицировали с учетом процента отложенных в этом же сезоне яиц, из которых рождались личинки (рис. 14). Во втором случае 9 видов классифицировали с учетом двух признаков — нижнего температурного порога и верхнего предела для вылупления личинок из яиц (рис. 15). Еще одну классификацию проделали для 9 видов комаров по трем признакам — нижнему и верхнему температурным пределам развития личинок, а также значению температуры воды, оптимальной для развития (рис. 16).

В следующих трех вариантах кластерного анализа использовали характеристики имаго. В первом из них (рис. 17) пять видов комаров Ивановской обл. расположили по числу гонотрофических циклов (по данным из Руководства по мед. энтомологии, 1974). Во втором 9 видов *Aedes* и *Ochlerotatus* классифицировали по средней продолжительности лёта имаго (рис. 18). В третьем случае 8 видов комаров классифицировали по 6 признакам (рис. 19), характеризующим влаголюбивость и сухоустойкость имаго (данные Виноградской, 1969).

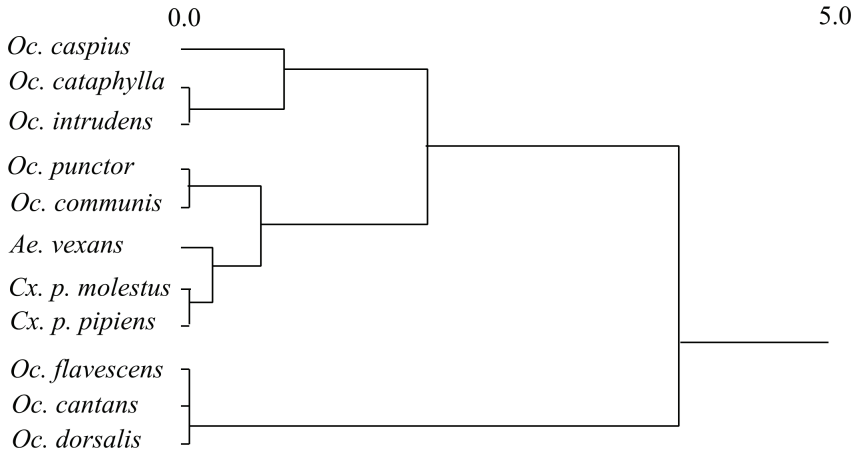

Рис. 13. Результат кластерного анализа данных по химизму воды в водоемах, где встречаются личинки комаров (по данным Л.П. Кухарчук, 1981)

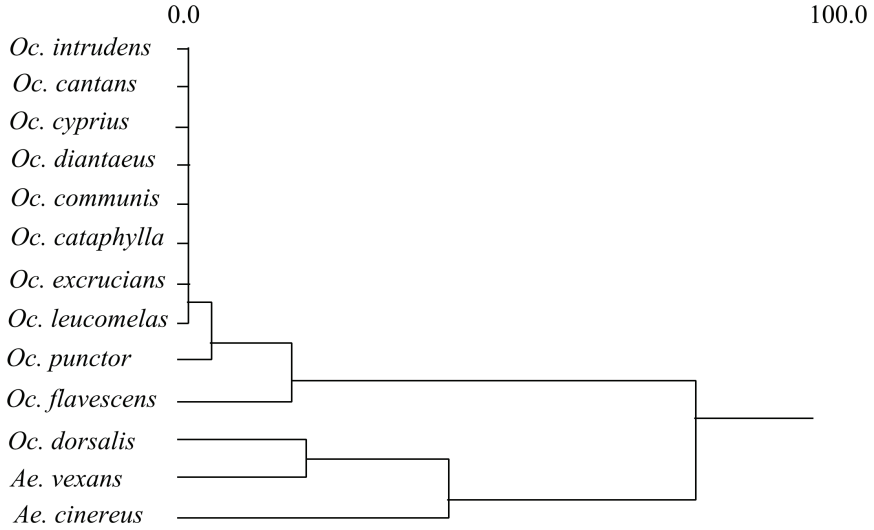

Рис. 14. Результат кластерного анализа данных о проценте отложенных в этом же сезоне яиц, из которых отрождались личинки комаров

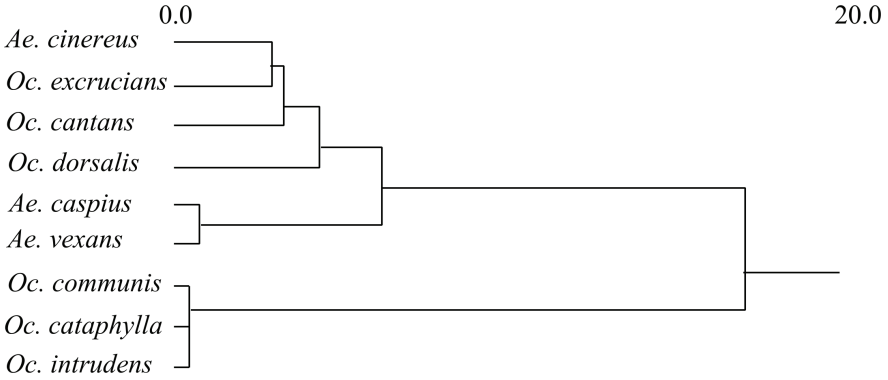

Рис. 15. Результат кластерного анализа данных о нижнем и верхнем температурном порогах вылупления личинок комаров из яиц

Еще одну дендрограмму (см. рис. 6, гл. 2) получили при кластерном анализе 10 признаков 14 видов комаров. Эти признаки были характеристиками (в баллах) особенностей водоемов, где встречаются личинки, числа поколений комаров или пиков на сезонной кривой численности, фенологических

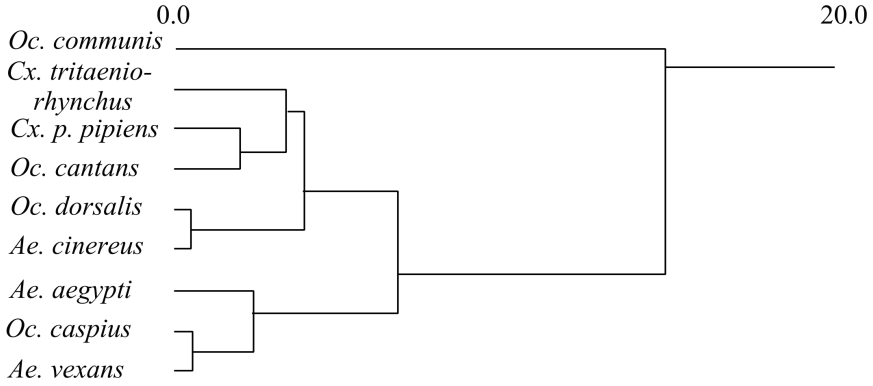

Рис. 16. Результат кластерного анализа данных о температурных пределах развития личинок комаров

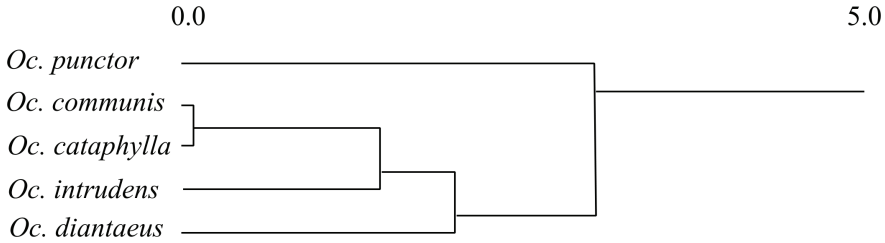

Рис. 17. Результат кластерного анализа данных по числу гонотрофических циклов у комаров Ивановской области

характеристик вида, его обилия, стадии развития, на которой зимуют комары, наиболее характерных мест обитания вида (см. рис. 6). Характеристики взяли из ряда руководств по кровососущим комарам (Мончадский, 1951; Гуцевич и др., 1970; Руководство по мед. энтомологии, 1974 и др.).

При расчете и построения дендрограмм везде использовали «метод средней связи» UPGMA (Sokal, Michener, 1958, по Олдендерфер, Блешфил, 1989).

Кластерный анализ не дает какой-либо возможности для проверки статистических гипотез об адекватности полученных классификаций. Наглядные результаты этого классификационного метода бывают спорными и служат лишь подспорьем для содержательного анализа. Однако он был для нас своеобразным скринингом, предназначенным для выявления призна-

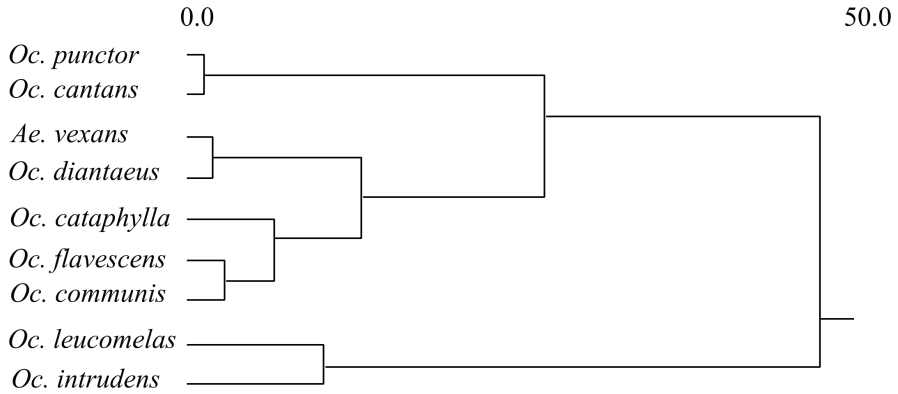

Рис. 18. Результат кластерного анализа данных о средней продолжительности лёта имаго комаров (данным из Руководства по мед. энтомологии, 1974)

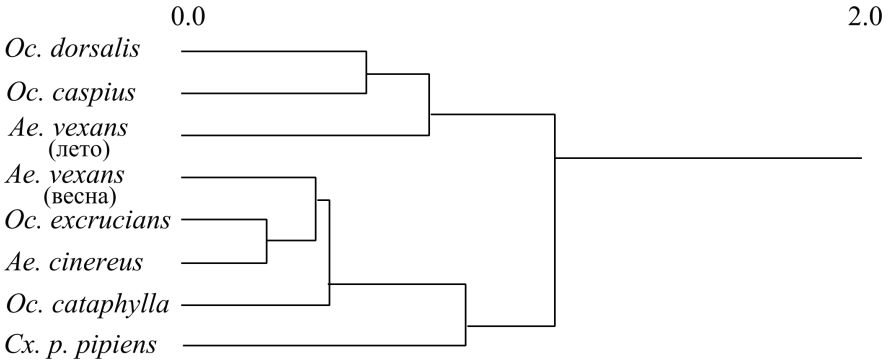

Рис. 19. Результат кластерного анализа данных о влаголюбивости и сухоустойчивости имаго комаров (данные Виноградской, 1969)

ков, которыми сильнее всего походили друг на друга или, наоборот, различались виды комаров. Дендрограммы получаемые в результате кластерного анализа, удобны для сопоставления и полезны для определения частоты сходств и различий между видами.

В табл. 10 отражено число случаев близкого сходства видов комаров, а также четких случаев их различного положения на дендрограммах. Различия учитывали лишь тогда, если виды по соотношению своих признаков попадали в далекие друг от друга кластеры, дистанция между которыми была не меньше трети от максимальной дистанции в эвклидовом пространстве.

Таблица 10. *Распределение случаев сходства (числитель) и различия (знаменатель) по признакам разных категорий*

Сравниваемые группы видов комаров*	Категории признаков				
	Характеристики водоемов	Температурные условия развития личинок	Фенологические и биологические характеристики имаго	Географическое распределение комаров	Комплекс биологических и экологических характеристик видов
Внутри группы 2	0/6	4/7	0/1	3/15	1/5
Внутри группы 3	1/6	0/1	0/1	6/8	0/5
Между видами 1 и 2 групп	2/3	1/4	0/0	2/5	1/2
Между видами 1 и 3 групп	2/4	0/2	0/0	3/1	6/2
Между видами 2 и 3 групп	2/15	2/5	2/1	13/25	2/8

**Группа 1 — значительная отрицательная зависимость от плотности в диапазоне 0–1.0 экз/мл — Ae. albopictus, An. sacharovi, Oc. dorsalis, Oc. sticticus, Oc. flavescens, Cx. p. pipiens.*
Группа 2 — умеренная зависимость выживаемости от плотности — Cx. tritaeniorhynchus, Cx. pipiens, Oc. caspius, Oc. cantans, Oc. communis, Cs. bergrothi.
Группа 3 — незначительная зависимость выживаемости от плотности — Ae. aegypti, Cx. p. molestus, Cx. p. fatigans, An. stephensi.

Случаи совпадения биологических свойств видов распределили по пяти категориям: 1) характеристики водоемов, 2) температурные условия развития яиц и личинок, 3) фенологические и биологические характеристики имаго, 4) географическое распределение комаров и 5) комплекс биологических характеристик личинок и имаго.

Частоту сходств и различий видов по этим признакам в табл. 10 подсчитали для тех трех групп видов комаров (см. рис. 7), которые выделили по интенсивности реакций комаров на повышенную плотность населения личинок. Число случаев сходства и различий внутри группы видов и между группами сравнивали, применяя критерий χ^2, а для отдельных категорий признаков — критерий достоверности разности долей (Лакин, 1980).

При сопоставлении частот сходств и различий между видами оказалось, что комары тех видов, у которых в условиях повышенной плотности поселения сильно или умеренно снижается выживаемость личинок, чаще от-

личаются друг от друга по условиям развития личинок, т.е. выбираемому самками типу водоемов, где будут развиваться их личинки, и гидрохимическим характеристикам водоемов. Виды комаров, у которых выживаемость личинок при перенаселенности снижалась больше, чем у других, чаще походили друг на друга по температурным условиям, благоприятным для развития яиц и личинок.

Этой закономерности не соответствуют некоторые виды и характеристики комаров. Так, группы видов, выделенные в результате кластерного анализа по коэффициенту температурного ускорения развития личинок Q_{10} (рис. 20), не совпали с группами видов, одинаково реагирующих на плотность.

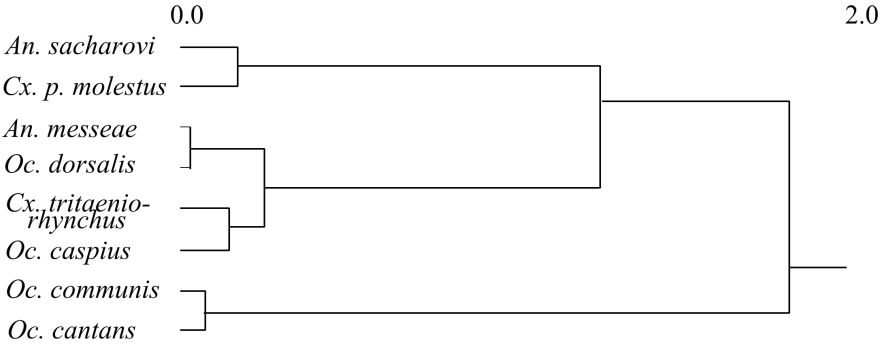

Рис. 20. Результат кластерного анализа величин коэффициента Q_{10} для длительности развития личинок кровососущих комаров

В целом данные сопоставления дендрограмм дополнили результаты корреляционного анализа, приведенные в гл. 2. Подтвердилось, например, что дифференциация видов по температурным условиям развития сопряжена с выживаемостью их личинок в загущенных поселениях, а вызванное высокой плотностью подавление роста комаров, судя по массе тела имаго, отрицательно связано с нижним температурным пределом и с температурой, оптимальной для развития личинок.

Результат этого многостороннего кластерного анализа сориентировал нас на поиск соответствий между отдельными плотностными реакциями личинок комаров и другими эколого-физиологическими и биологическими характеристиками личинок. Группы корреляций, которые удалось найти между приемлемыми или крайними условиями обитания личинок комаров (температура, соленость, pH, высокая плотность поселений), были охарактеризованы выше.

Сопряженность реакций комаров на крайние и средние значения одного и того же фактора и на разные факторы существенно различается. Это можно объяснить несколькими причинами. Одна из них — весьма случайные наборы видов, по которым удалось собрать данные о тех или иных реакциях или пределах толерантности, и возможность потери информации при усреднении данных разных авторов. Кроме того, виды комаров, данные о которых использованы в кластерном анализе, относятся к разным зоогеографическим комплексам, являются представителями разных эколого-ценотических стратегий Раменского-Грайма (Миркин, 1985). Виды, взятые в анализ, неодинаково полно представляют роды комаров (см. табл. 3 приложения). Другая вероятная причина неполноты корреляций — неодинаковая дифференциация комаров по их требованиям к тем или иным условиям обитания и выносливости к разным факторам. Из-за малочисленного набора видов, для которых удалось найти сведения о видовых особенностях, диапазон дифференциации признаков ограничен и не всегда достаточно широк для того, чтобы выявлять статистические связи между параметрами. Еще одной причиной можно считать несогласованность филетической дифференциации приспособлений комаров к условиям обитания, обусловленную различием путей идиоадаптивных приспособлений видов и родов Culicinae к водной среде (Кривошеина, 1969). Динамические и биологические координации (Шмальгаузен, 1984), комплексные приспособления комаров к благоприятным и неблагоприятным условиям и нарушениям, выявляемые в пространстве типов эколого-ценотических стратегий (Миркин, 1985, табл. 3), совсем не обязательно проявляются при неравномерном подборе видов.

Насколько по-разному дифференцированы виды комаров по реакциям на разные факторы среды указывает следующий пример. Известно несколько групп видов комаров, выдерживающих разную степень минерализации воды в водоемах (Кухарчук, 1981). Мы распределили виды комаров, для которых имелись данные о реакциях на плотность населения, на три категории. К первым, стеногалинным комарам, способным развиваться при минерализации от 0.07 до 0.77 $^{o}/_{oo}$, можно отнести *Oc. communis, Cx. p. pipiens, Cx. p. molestus* и *Wy. smithii*. Промежуточную группу составляют *Oc. caspius, Oc. cataphylla* и *Cs. bergrothi*. Их личинки обитают в водоемах с уровнем минерализации воды от 0.11 до 3.64 $^{o}/_{oo}$. К эвригалинным видам, личинки которых живут при минерализации от 0.11 до 8.36 $^{o}/_{oo}$, принадлежат *Oc. dorsalis, Oc. cantans, Oc. flavescens, An. sacharovi* и *An. messeae*. Подсчет коэффициентов корреляции между показателем минерализации водоемов и величиной реакции на плотность (по табл. 1) помог выявить лишь две статистические связи: первая — между минерализацией и оптимальной плотностью, а другая — между минимальной и средней соленостью воды. На уровне тенден-

ции проявилось соответствие между верхним пределом минерализации и величиной, на которую в плотных культурах возрастает смертность личинок. При переходе от стеногалинной к средней и эвригалинной группе видов заметно, как сильно повышается смертность личинок в условиях высокой плотности — в 1.62, 2.13 и 204.5 раза соответственно. Четыре из пяти эвригалинных видов — *Oc. dorsalis, Oc. flavescens, An. sacharovi* и *An. messeae* — значительно (в 4–1000 раз) снижают выживаемость преимагинальных стадий под действием плотности. Межвидовая дифференциация этой реакции на плотность при переходе от стеногалинных видов к эвригалинным тоже увеличивается (критерий Фишера — сравнение дисперсий). Стеногалинная, средняя и эвригалинная группы комаров различаются между собой и по величине, на которую задерживается развитие и рост личинок в перенаселенных культурах.

Следовательно, разнообразие реакций на плотность населения растет в рядах комаров, выстроенных по их выносливости к абиотическим факторам, например, к солености воды в биотопах с личинками. Можно думать, что в некоторых диапазонах плотностей, температур и других факторов, переносимых комарами, подобные связи между реакциями реализуются в природе, определяя использование разных ниш.

О том, что функциональные зависимости между такими адаптациями далеко не всегда и везде, даже в одинаковых физико-географических условиях, являются обязательным правилом, видно из другого примера. Результаты кластерного анализа, выполненного по комплексу признаков (см. рис. 6), показывают, что особенности водоемов, где обитают личинки комаров, отнюдь не коррелируют с комплексными общебиологическими характеристиками видов. Например, по разным кластерам этой дендрограммы распределились (в эвклидовом пространстве признаков) эвригалинные комары *Oc. dorsalis*, *Oc. cantans* и *Oc. flavescens,* к тому же причисленные нами к разным экологическим группам на основании их распространения вдоль Урала (Некрасова и др, 2008). Из обитающих вместе в гидрокарбонатных водоемах в Барабе комаров *Oc. flavescens*, *Oc. dorsalis, Oc. cantans* и *Oc. communis* лишь два последних вида оказались рядом в одном кластере. Комары *Oc. dorsalis, Oc. flavescens* и *Oc. cantans*, личинки которых живут в хлоридных водоемах в районе оз. М. Чаны, в результате классификации оказались в разных кластерах, так же как и виды, живущие вместе в сульфатных водоемах.

Одной из причин того, что не всегда удается найти четкие соответствия между признаками комаров, например, галофильностью их личинок и реакциями на повышенную плотность населения, могут быть случайные наборы видов. К примеру, в опыты с плотностью брали личинок широко распространенного голарктического комара *Oc. communis* и личинок комара

Wy. smithii, развивающихся в теплом климате в небольших скоплениях воды у оснований листьев растений. Тем не менее, соответствие между адаптациями к разным факторам иногда проглядывает у комаров одного рода. Так, галофильный широко распространенный по Евразии комар *An. messeae* (выдерживает до 9 $^{o}/_{oo}$; Шипицына, 1949) с бóльшим трудом выдерживает повышение плотности населения, чем один из наиболее выносливых к минерализации видов малярийных комаров — *An. sacharovi* (выдерживает до 20 $^{o}/_{oo}$), распространенный от Восточного Средиземноморья до Афганистана и Китая. Площадь ареала этого вида в 6.6 раз меньше, чем у *An. messeae*.

Важным условием для нормального развития личинок комаров является присущий виду температурный режим в водоемах. Изучая связь между реакциями на повышенную плотность населения и температуру воды, мы подразделили комаров на три категории: 1) олиготермофилы — *Oc. communis*, 2) мезотермофилы — *Oc. cantans, Oc. dorsalis, Cx. tritaeniorchynchus, Cx. p. pipiens* (три видовые формы со Среднего Урала, Украины и Алма-Аты), *Cx. p. pallens, An. messeae* и 3) термофилы — *Oc. caspius, Ae. aegypti, Ae. albopictus, An. stephensi, An. sacharovi, Wy. smithii*. В ряду олиго- мезо- и термофилов проявилась слабая тенденция: увеличение задержки развития комаров при повышенной плотности. Ни по выживаемости, ни по развитию, ни по массе тела в этих рядах и между этими группами видов достоверных различий не обнаружено.

Тем не менее, оказалось, что верхняя и нижняя температуры, предельные для развития личинок, а также оптимальная температура положительно связаны с величинами морфологических реакций на плотность — уменьшением массы тела комаров (r = 0.77–0.79). К сожалению, из-за небольшого числа сравниваемых видов (5–6) эти связи статистически незначимы. Оптимальная и нижняя температуры слабо связаны с кратностью задержки развития (r = 0.2–0.3). Сдвиги в выживаемости отрицательно зависят от нижнего температурного предела для развития личинок (r = –0.49 для 9 видов). В остальных сочетаниях никаких связей между четырьмя температурными характеристиками водоемов и другими тремя характеристиками реакций на плотность не найдено.

Весьма важным приспособлением личинок комаров к обитанию в перенаселенных и пересыхающих водоемах вместе с конкурирующими видами является длительность преимагинального развития. С помощью гистограммы виды комаров разделили по длительности преимагинального развития (при оптимальной температуре) на три группы: 1) комары с быстрым развитием, занимающим 7–10 сут.: *Ae. aegypti, Ae. vexans, Oc. caspius, Oc. sticticus, Cx. tritaeniorhynchus, Cx. modestus, An. sacharovi*, 2) комары со средней скоростью развития (10–15 сут.): *Oc. dorsalis, Oc. cantans, Ae. cinereus, Cx. molestus, Cx. pipiens, An. maculipennis*, и 3) медленно развивающиеся ко-

мары (более 22 сут.): *Oc. communis, Cx. tritaeniorchynchus*. Нам не удалось найти различий между этими группами видов по трем из реакций на плотность — по кратности изменений выживаемости, сроков развития и массы комаров. Не было заметно какого-либо градиента в величине реакций и при переходе от быстро- к средне- и медленно развивающейся группе видов. Различия между группами комарами были достоверными лишь в одном случае: комары быстро развивающихся видов мельчали в плотных культурах в полтора раза сильнее, чем комары, средние по длительности развития (изменения массы, соответственно, в 1.62 и 1.16 раза; $p = 0.01$).

В связи с обсуждением вопроса о видовых эколого-ценотических стратегиях комаров (Тамарина, 1984; Тамарина, Георгиева, 1987) нельзя было оставить без внимания такую важную характеристику, как плодовитость комаров. С помощью гистограммы выделили две группы видов комаров, различающихся числом яиц в кладке: 1) до 150 яиц (*Ae. albopictus, Ae. aegypti, Oc. caspius, Oc. cantans, Oc. communis, Oc. dorsalis, Oc. flavescens, Cx. p. molestus, An. sacharovi*) и 2) 150—350 и более яиц (*Cx. p. pipiens, Cs. bergrothi, An. messeae*). При сравнении их по реакциям на плотность населения выявлена лишь одна тенденция. Комары более плодовитых видов в среднем сильнее уменьшали выживаемость в условиях повышенной плотности и сильнее отставали в развитии. Однако морфологические реакции комаров, например, более плодовитого *Cx. p. pipiens* (уменьшение массы в 1.18 раза) и менее плодовитых шести других видов (уменьшение массы в среднем в 1.34 раза) тоже не различались.

Мы предприняли попытку найти связь между реакциями комаров на плотность населения и характером водоемов, предпочитаемых видом. Комары тех видов, у которых личинки приспособлены к обитанию во временных, временных и постоянных или только в постоянных водоемах, предпочитают чистую воду, выдерживают грязную и выдерживают солоноватую воду, разделили на 6 групп. Для каждой из них определили средние арифметические значения реакций на плотность, судя по изменениям выживаемости личинок, длительности развития и массы тела. При сравнении шести групп мы не нашли ни одного случая значимых различий. Они проявились только после разделения всех видов комаров на три группы: 1) обитателей только временных водоемов — *Ae. albopictus, Ae. aegypti, Oc. cantans, Oc. communis, Oc. dorsalis, Cx. p. fatigans, Cx. p. pipiens* (три географические формы), *Cx. p. molestus, An. stephensi, Wy. smithii;* 2) обитателей и временных, и постоянных водоемов — *Oc. flavescens, Cs. bergrothi, Oc. dorsalis, Oc. caspius, Oc. cantans* и 3) обитателей постоянных водоемов — *Cx. tritaeniorhynchus, An. messeae, An. sacharovi*. Значимых различий между этими группами по выраженности морфологической реакции на плотность или по задержке преимагинального развития не было. Тем не менее, комары тех видов, у которых личинки

живут как во временных, так и в постоянных водоемах, а также обитающих только в постоянных водоемах, гораздо сильнее снижали преимагинальную выживаемость под влиянием плотности, чем виды-обитатели временных водоемов (в 4.6, в 335 и 1.68 раза соответственно, $p < 0.05$). Судя по коэффициентам вариации и по отношению дисперсий, межвидовая изменчивость у видов первых двух категорий водоемов была больше, чем у обитателей временных водоемов.

Выше мы привели примеры параллельной изменчивости, которую обнаружили по реакциям на плотность населения у представителей разных родов *Culicidae* (см. гл. 1), и показали существование групп видов, у которых сочетания реакций на плотность, несмотря на разную родовую принадлежность, одинаковы (см. гл. 2). С другой стороны, результаты наших расчетов показали, что на межвидовом уровне не так уж много приспособлений к абиотическим и другим факторам среды связано между собой статистическими и, вероятно, функциональными зависимостями. Например, галофильность кровососущих комаров может не соответствовать величинам их реакций на повышенную плотность и дифференциации тех же видов по другим важнейшим особенностям образа жизни. Общими причинами такого противоречивого разнообразия сходств и несоответствий между приспособлениями и другими особенностями биологии комаров могли быть сочетание паралельной и мозаичной эволюции (de Beer, 1954, по Воронцову, 1980) или гетеробатмия (Тахтаджан, 1966). Для групп видов комаров, по-разному реагирующих на повышенную плотность населения личинок, мы попробовали определить частоты сходств и различий между видами комаров (см. табл. 10) и сопоставить результаты кластерного анализа, выполненного по разным наборам признаков комаров. Можно надеяться, что такие исследования, в основе которых будет сравнение результатов классификаций кровососущих комаров по множествам признакам разных категорий, когда-нибудь помогут верифицировать представления о причинной связи проявлений гетеробатмии с эволюционной и экологической пластичностью таксонов.

ГЛАВА 4

ПЛОТНОСТНЫЕ РЕАКЦИИ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Рассмотренные выше данные о реакциях комаров на повышенную плотность населения личинок недостаточны для суждений о том, какие из различий между видами комаров отражают историю предковых таксонов и развития приспособлений к жизни в экосистеме, а в какой — экологическую специфику среднего таксона. На статистическую значимость различий, выявляемых в опытах на комарах, может влиять присутствие в изучаемой группе таких видов, как например *An. sacharovi* и *An. messeae*, которые при высокой плотности намного (на один–два порядка) сильнее, чем другие комары, отвечают увеличением смертности.

Личинки *Anopheles* приспособлены к обитанию у поверхности, но среди обитателей временных водоемов, на которых ставили опыты, есть и сапробы (*Cs. bergrothi*, *Cx. p. molestus*) и даже комар, способный развиваться в жидкой грязи (*Ae. aegypti*). Предполагают, что первичные формы личинок длинноусых двукрылых и Culicidae в частности, развивались в разнообразных преимущественно жидких субстратах — илистых отложениях по берегам, гниющих грибных или растительных остатках, влажной почве и т.п. (Кривошеина, 1969). Эволюция этих двукрылых могла идти в направлении освоения разнообразных водоемов и выработки приспособлений к обитанию в поверхностном слое воды. Поэтому, вероятно, некоторые особенности реакций на плотность, более характерные для представителей *Anopheles*, *Culex*, *Ochlerotatus*, *Wyeomyia* и *Coquillettidia*, отражают некоторые этапы и направления исторического развития Culicidae.

Сравнивая рис. 1 и 2, можно видеть, что среди однотипно реагирующих на плотность видов нередко присутствуют виды из разных родов, например, *Ae. aegypti, Oc. communis, Oc. caspius* и *An. stephensi*. Два из них (*Oc. caspius* и *Oc. communis*) через *Wy. smithii* связаны сходством реакций с *Oc. dorsalis, Ae. albopictus* и *Cs. bergrothi*. Кроме некоторых крайних случаев (*Ae. aegypti* — *An. sacharovi, An. messeae*) по реакциям на плотность и по сочетаниям реакций не прослеживается соответствие систематическому положению комаров. Виды из одного подрода могут различаться по реакциям на плотность сильнее, чем виды разных родов. Например, виды из подрода *Stegomyia* —

Ae. aegypti и *Ae. albopictus* — различаются между собой по реакциям больше, чем *Oc. communis* и *Oc. caspius*, т.е. представители рода *Ochlerotatus*. В состоящем из разных в экологическом отношении и по зоогеографической принадлежности роде *Ochlerotatus*, а также в не имеющих систематического значения группах «cantans» и «communis» тоже проявляется немалое разнообразие видов в реакциях на плотность.

Разнообразие комаров по реакциям на повышенную плотность населения не соответствует их разнообразию по другим экологическим признакам. Например, два экологически разных вида — *Cx. tritaeniorhynchus* (большой ареал, личинки развиваются в хорошо прогреваемых водоемах) и *Cx. p. fatigans* (синантроп, стеногам, развивается в небольших водоемах с грязной водой) — оказались похожими по степени снижения выживаемости личинок при повышенной плотности. Судя по соотношению выживаемости и развития, между видовыми формами *Cx. pipiens* (*Cx. p. pipiens* и *Cx. p. molestus* с Украины) и у двух форм *Cx. p. pipiens* с Урала и из Алма-Аты имеется больше различий, чем между названными формами и, с другой стороны, широко распространенным в южных и юго-восточных районах Палеарктики комаром *Cx. tritaeniorhynchus*. Судя по отношениям дисперсий и по коэффициентам вариации, изменчивость сдвигов выживаемости, рассчитанная для группы разных форм видового комплекса *Cx. pipiens* (три географические формы *Cx. p. pipiens* — со Среднего Урала, Украины и из Алма-Аты, *Cx. p. molestus* с Урала, *Cx. p. fatigans*), не отличалась от изменчивости всех видов *Culex* (те же видовые формы и *Cx. tritaeniorhynchus*). Изменчивость другой реакции — задержки преимагинального развития — у видовых форм *Cx. pipiens* была даже чуть больше, чем у всех испытанных видов *Culex* вместе (названные виды и видовые формы и *Cx. p. pallens*).

Комарам *Culiseta bergrothi* присущ определенный морфологический и экологический примитивизм как у имаго, так и преимагинальных фаз (Маслов, 1967). Это самый примитивный вид рода. Своими реакциями на плотность населения *Cs. bergrothi* весьма отличается от комаров *Ochlerotatus* (*Oc. caspius, Oc. communis*), от *An. stephensi* и *Cx. pipiens* (см. рис. 2). По интенсивности реакций на повышенную плотность этот комар больше похож на представителя фауны Неотропической области — комара *Wy. smithii*, личинки которого развиваются в небольших объемах жидкости в пазухах листьев. В целом этот примитивный комар *Cs. bergrothi* не выпадает из общего ряда изменчивости реакций комаров Culicidae на повышенную плотность населения личинок.

Одну из попыток как то соотнести плотностные реакции с таксономическим положением комаров мы предприняли по данным Н.В. Волозиной (1980) о кариотипах видов *Ochlerotatus* и *Aedes*. По данным таблиц из этой статьи мы провели кластерный анализ (рис. 21).

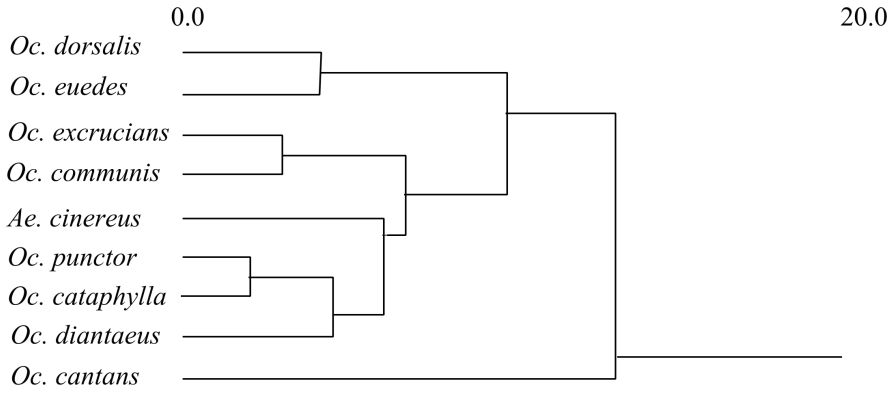

Рис. 21. Результат кластерного анализа данных о размерах хромосом кровососущих комаров (по данным Волозиной, 1980)

Оказалось, что удаленность видов друг от друга как на этой дендрограмме, так и на рисунке в статье, не соответствует различиям видов по реакциям на высокую плотность. Например, *Oc. cantans* сильнее других отличается особенностями строения хромосом от других восьми видов, особенно от *Oc. punctor* и *Oc. cataphylla*, тогда как по реакциям на плотность среди них выделяется *Oc. dorsalis*.

Выше мы говорили о том, что солевыносливый вид малярийного комара *An. sacharovi*, судя по смертности и задержке развития, более вынослив к повышенной плотности, чем *An. messeae* (Захарова и др., 1990). Другим проявлениям разнообразия комаров *Anopheles* их реакции на повышенную плотность населения не соответствуют. Вид *An. messeae*, который, как предполагают Захарова и др. (1990), изучала в своей классической работе В.И. Олифан (1934), выделяется среди малярийных комаров большим ареалом, охватывающим разнообразные климатические районы Палеарктики. По мнению В.Н. Стегния (1991), такие высокополиморфные по структуре хромосом виды, как *An. messeae*, превосходят близкородственные мономорфные виды не только величиной ареала, но и эколого-климатической пластичностью, занимая территории с контрастными условиями существования. Инверсионный полиморфизм обеспечивает комарам возможность широких эколого-климатических адаптаций. Вследствие этого виды обладают значительно меньшими потенциями к видообразованию, чем мономорфные узкоадаптированные виды. Например, *An. sacharovi* значительно уступает комарам *An. messeae* по адаптивным показателям, что отражается и в его меньшем по площади ареале (соответственно 2563 и 17020 тыс. км^2).

Разрозненность данных о реакциях комаров на повышенную плотность населения и о других характеристиках видов (см. рис. 6) не дает возможности сделать обоснованные предположения о причинах некоторых соответствий между их разнообразием. Тем не менее прямое соответствие солевыносливости *An. messeae* и *An. sacharovi* величинам их реакций на повышенную плотность позволяет высказать осторожное предположение, что, может быть, в случае этой пары видов (или среди большей серии видов малярийных комаров) мы имеем дело с проявлениями «цены адаптации» (Слоним, 1979) или же феноменом «селфинга» (Лекявичус, 1986). При селфинге стратегии, преследуемые отдельными структурами, могут входить в конфликт одна с другой. Изучая корреляции между реакциями на плотность и другими характеристиками видов, мы наблюдали похожие тенденции. Чем выше были верхняя, нижняя и оптимальная температуры воды, при которых могут развиваться личинки, тем больше были выражены морфологические реакции на плотность у тех же видов комаров. Наоборот, изменения в выживаемости личинок и куколок были выражены тем сильнее, чем ниже предельная температура воды, при которой начинается развитие, и чем больше диапазон pH, т.е. эвриионность личинок.

Возможно, явления «платы за адаптацию» или «селфинга» у Culicidae будет легче увидеть, если сравнивать их реакции на плотность населения не с такими широкими адаптациями, как инверсионный полиморфизм или эколого-климатические особенности распространения. Их, может быть, легче выявить в связи с такими частными адаптациями, как приспособления к жизни в солоноватых водах, к более широким пределам pH, к жизни в разных по видовому составу и стабильности экосистемах.

Сходство между видами комаров, наблюдаемое по отдельным реакциям на плотность и по сочетанию реакций, никак не связано с тем, соседствуют ли личинки этих видов в водоеме (см. главу 2). Это можно объяснить тем, что реакции комаров на плотность развертываются на разных уровнях (физиологическом, популяционном), а вовлекаемые функциональные системы по-разному связаны как между собой, так и с функциональными системами, ответственными за частные приспособления. Перед откладкой яиц комары из года в год, иногда по несколько раз в году, тысячи и миллионы раз подряд по-своему, как своеобразные живые приборы оценивают, пригоден ли биотоп для развития личинок. Во сто крат чаще (имея в виду годовую плодовитость самок) идет испытание плотностью и другими условиями среды физиологических систем личинок. Их дифференциальная или недифференцированная гибель отнюдь не обязательно согласована с реакциями физиологических систем уцелевших личинок и куколок на текущие и непрерывно меняющиеся условия жизни в водоеме.

На представителях отряда двукрылых — дрозофилах — убедительно показано, что их популяции генетически гетерогенны по характеристикам размножения, выживаемости и подвижности личинок и имаго в условиях перенаселенности. Такая гетерогенность — основа адаптивных преобразований генетического состава популяции. При увеличении плотности вектор отбора меняется. Менее приспособленные к условиям высокой плотности особи мигрируют к местам размножения (Гречаный, 1984 а, б; 1990; Корзун, 1988). Картина отбора в перенаселенных популяциях мух гораздо сложнее, чем та, которая соответствовала бы концепции *r*- и *K*-отбора (Gill, 1978).

Существование двух противоположных типов особей и полиморфизм популяции по типу стратегии в континууме *r*- и *K*-стратегий Э. Пианки (1981) предполагают и у кровососущих комаров (Тамарина, 1984; Тамарина, Георгиева, 1987). Тип эколого-ценотической стратегии (ЭЦС) отражает «триаду выживаемости» — способность популяции противостоять конкуренции и захватывать тот или иной объем гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызываемые биотическими или абиотическими факторами, восстанавливаться после нарушений (Миркин, 1985).

Классификация видов Culicidae по эколого-ценотическим стратегиям, учитывающим двойственную аут- и синэкологическую природу адаптаций, могла бы иметь значение для оценки адаптационного биоразнообразия сообществ, слагаемых комарами. Широко распространенная в экологии система Э. Пианки (1981) включает всего два типа стратегий, связанных с *r*- и *K*-отборами. В первом случае основная часть энергии популяции и более высокая доля ресурсов затрачивается на размножение. При *K*-отборе основная доля энергетических затрат идет на конкуренцию и на лучшее выживание немногочисленного потомства.

Для тридцати видов Culicidae мы попытались связать видовые особенности реакций комаров на плотность населения с тем, какому роду, подроду или экологической группе принадлежат виды. Попытка применить к этому материалу характерные признаки *r*- и *K*-отбора (по табл. 5.4 книги Э. Пианки, 1981) показала, что однозначные выводы о том, какой тип стратегии обнаруживается у того или иного вида комара, сделать непросто. Вид, отнесенный к какому-либо типу ЭЦС по одному признаку, оказывался в противоположной группе, если оценивать его по другой характеристике. Например, судя по слабой корреляции между плотностью и смертностью или отсутствию такой связи, к *r*-стратегам следовало отнести *Ae. aegypti, Oc. sticticus, An. stephensi* и *An. albimanus*. К *K*-стратегам можно было бы причислить *Oc. flavescens, An. messeae, An. sacharovi*, а к промежуточной группе — *Oc. cantans*, *Oc. caspius* и *Oc. communis*. Однако по другому признаку — типу кривых выживания — даже один и тот же вид комаров можно причислять либо к *r*-, либо к *K*-стратегам. Кривые выживания в течение августа

личинок *An. messeae*, начерченные на полулогарифмическом графике по данным В.И. Олифан и др. (1934), при умеренной плотности (360 и 1760 экз/м^2) оказались выпуклыми и ступенчатыми. Такие формы графиков (тип II по Одуму, 1986, ч. II, с.17) означают, что выживание резко изменяется по мере перехода от одной стадии развития к другой. При плотности 1060 и 3800 экз/м^2 сигмоидные кривые выживания (IV тип по Одуму, 1986) свидетельствуют о том, что выживание личинок разных возрастов оставалось постоянным. При плотности 5950 экз/м^2 вогнутый характер кривой (тип V по Одуму, 1986) означает, что смертность личинок была высока на ранних стадиях. Этот тип кривой выживания является (Пианка, 1981) характерным признаком *r*-отбора в отличие от других указанных выше типов кривых, присущих *K*-отбору.

Три кривых выживания мы начертили в полулогарифмическом масштабе для обитающих в английских прудах личинок *Oc. cantans* (по данным Renshaw et al., 1993), а четыре графика — для личинок *Oc. dorsalis* в пойменных и литоральных водоемах приполярного района Белого моря (по таблице статьи Тамариной и Георгиевой, 1987). Все они были выпуклыми. У обоих видов при меньшей плотности они были ближе к I типу (Пианка, 1981, рис. 5.2), но при большой — ко II типу. Согласно табл. 5.4 (Пианка, 1981) этот тип кривых выживания — характерный признак *K*-стратегии.

Таким образом, у по-разному реагирующих повышенной смертностью на высокую плотность населения видов (*An. messeae* > *Oc. dorsalis* > *Oc. cantans*) тип кривых выживания как в природе, так и в эксперименте соответствует одинаковому типу стратегии.

Следующий «характерный признак *r*- и *K*-отбора» (Пианка, 1981) — острота внутри- и межвидовой конкуренции — тоже не годится для однозначной характеристики стратегии комаров. Как показали наши эксперименты на смесях личинок разных видов (Некрасова, 1990), взаимодействие их, судя по смертности, могло быть асимметричным (например, между *Cx. pipiens* и *Oc. dorsalis*) или почти отсутствовало (это проявлялось в эффекте «разбавления» поселений одного вида другим, например, *Oc. communis* и *Oc. flavescens*; Некрасова, 1997). Однако если судить по биомассе и по числу вылетевших из водоема комаров, хорошо заметно явление, которое раньше описали экологи растений, соответствующее так называемому «закону постоянства конечного урожая» (Kira et al., 1953, по: Бигон и др., 1989). Его можно наблюдать в опытах на личинках *An. messeae*, резко снижающего выживаемость в плотных поселениях комара (Олифан и др., 1934), в опытах на личинках *Oc. dorsalis*, слабее реагирующих на плотность, и в опытах на смеси трех видов *Ochlerotatus*. Если об остроте внутривидовой конкуренции судить по другому показателю — по дифференциации развития, то представление о стратегиях этих полизональных видов будет другим.

Оказывается, что у *Oc. communis*, в 1.6 раза уменьшающего выживаемость при повышенной плотности, развитие задерживается лишь в 1.04 раза, тогда как у *Oc. dorsalis* при уменьшении выживаемости развитие задерживается в 1.6–1.8 раза (Некрасова, 1990, 1997). Если же судить только по одному признаку — уменьшению выживаемости — оба вида следовало бы относить к *K*-стратегам.

В данной книге показано, что на межвидовом уровне статистическая связь между выживаемостью и задержкой развития комаров в экспериментах с повышенной плотностью населения отсутствует, да и на внутривидовом уровне проявляется не у каждого вида одинаково и не при каждом уровне плотности. Поэтому вряд ли стоит использовать соотношения между этими реакциями на плотность для того, чтобы вынести заключение о типе стратегии того или иного вида комара.

К следующему признаку стратегии Э. Пианка (1981) отнес целую группу характеристик, которым благоприятствует отбор: скорость развития, число потомков и др. Если судить по скорости развития при оптимальной температуре, то к *r*-стратегам, наряду с *Ae. aegypti*, пришлось бы причислять *An. sacharovi* (он, судя по смертности в этих условиях, — *K*-стратег) и *Oc. caspius* (он по смертности — промежуточный вид). Судя по числу яиц в кладке, в группу *r*-стратегов попадают *Cx. pipiens*, *Cs. bergrothi* и *An. messeae*, а в группу менее плодовитых видов — *Ae. aegypti, Oc. caspius*, *Oc. communis* и *An. sacharovi*, т.е. представители всех трех групп видов, разделенных по первому признаку (смертность, зависящая от плотности). Если судить по биомассе или числу комаров, уцелевших в весьма жестких условиях жизни в перенаселенных поселениях, то оказывается, что из экспериментальных поселений казалось бы разных по другим характеристикам «стратегий» видов (*Oc. dorsalis, Oc. communis, An. messeae*) выплаживается примерно одинаковое количество комаров.

В последней графе таблицы Э. Пианки (1981) указана принадлежность вида к биоценозам, находящимся в ранних или поздних стадиях сукцессии. Для комаров и это не может быть надежным признаком для различения их по типу стратегий. Например, *An. maculipennis* предпочитают селиться как в молодых, так и старых водоемах (Руководство по мед. энтомологии, 1974). В гл. 5 этой книги мы покажем, как в соответствии со стадиями вторичной восстановительной сукцессии в лесах Национального парка Припышминские боры изменяются ранги и соотношения экологически разных групп видов комаров. Большее число перемен по ценотически значимым признакам в сообществе комаров наблюдалось на второй стадии восстановительной сукцессии (при переходе от смешанных лесов к соснякам), особенно у комаров, вылетающих во вторую половину лета. Ценотический ранг в ряду биоценозов, соответствующих стадиям сукцессии, изменялся у половины

сравнительно обильных видов комаров, принадлежащих, согласно нашей классификации (Некрасова и др., 2008), к разным экологическим группам.

Гонотрофическая гармония у комаров *Anopheles* и *Ochlerotatus*, снижение способности к автогенному развитию яичников вследствие вызванного голоданием или плотностью уменьшения веса свидетельствуют об энергетических проблемах, связанных с размножением и более характерных для *K*-стратегов. Не случайно В.Н. Беклемишев (1970) противопоставил друг другу две схемы решения жизненной задачи, исторически осуществленной многими видами членистоногих, — схему жизни *Anopheles* и *Ixodes*, средняя плодовитость одной самки которых в несколько раз больше средней плодовитости одной самки *Anopheles*. Единственный в течение жизни акт размножения, гибель многих самок *Ochlerotatus* и *Anopheles* уже после первых гонотрофических циклов могут быть признаками *r*-стратегии.

При сравнении 9 популяций комаров *Cx. tritaeniorhynchus* из Пакистана, Бангладеш, Японии и о. Тайвань оказалось, что среднее число потомков на самку колебалось от 14.4 до 96.5, продолжительность поколения — от 22.2 до 29.8 дней, а средняя продолжительность жизни в разных популяциях — от 18.2 до 28.5 дней у самок и 11.8–17.2 дней у самцов. Японские популяции оказались гораздо более *K*-стратегами, чем континентальные популяции (Reisen et al., 1979, по: Яблоков, 1987).

Признание, что даже в пределах популяции возможна дифференциация на виолентные и патиентные особи и переходные группы (из систем Л.Г. Раменского, Дж. Грайма и Р. Уиттекера, по: Миркин, 1985), по нашему мнению, больше соответствует реальности, чем приписывание лишь одной–двух стратегий кровососущим комарам. Интересен для дальнейшего изучения вопрос о том, как связаны видовые ЭЦС (Миркин, 1985) с видовыми особенностями реакций комаров на перенаселенность и другие неблагоприятные условия среды. На этом пути, вероятно, можно точнее охарактеризовать ЭЦС у видов Culicidae, поскольку одним из критериев различия патиентов, виолентов и эксплерентов, согласно Т.А. Работнову (1983), может служить степень сближения аутэкологического и синэкологического оптимумов. Условия среды, при которых виды комаров проявляют максимальное развитие в отсутствие конкурентов и при их наличии, изучены пока недостаточно. Накопление данных о соотношении видов кровососущих комаров в водоемах с разной плотностью личинок (табл. 1 и 2 приложения), о выживаемости комаров в опытах со смешанными культурами и культуральных средах из-под личинок своего и чужого видов (Некрасова, 1990, 1977), вероятно, поможет наметить подходы к оценке таких условий.

Опыты с модельными поселениями (Некрасова, 1990) дали основание для вывода о том, что в противовес с так называемым биоценотическим правилом В.С. Ивлева (1955, по: Реймерс, 1994) межвидовая конкуренция

личинок у Culicidae не более значительна, чем при внутривидовых отношениях. Стоит подчеркнуть особенность реакций на плотность в тех эфемерных экосистемах, где не слишком долго развивались личинки разных видов комаров. Из обзора М. Стаббс (Stubbs, 1977) известно, что многим насекомым из временных местообитаний свойственна небольшая смертность. Она возрастает и переходит в сверхкомпенсирующую смертность лишь при значительном увеличении численности. В отличие от этого у личинок комаров, чье развитие длится во временных водоемах в течение одной–трех недель, даже в умеренном диапазоне плотности (0.08–0.5 экз/мл у *Ae. albopictus*, *Oc. dorsalis, Oc. communis, Oc. cantans, Cx. p. molestus*) преимагинальная смертность полностью компенсирует дальнейшее экспериментальное увеличение плотности.

Во временных водоемах в природе такие реакции комаров на плотность могут играть большую роль благодаря сочетанию их с реакциями на другие факторы. Стоит отметить, что некоторые обитатели эфемерных водных экосистем (*Ae. aegypti, An. stephensi*) имеют значительно более высокий порог компенсации (2 экз/мл и более), а у комаров из постоянных водоемов (*Cx. tritaeniorhynchus, An. sacharovi, Cx. p. pipiens* и др.) межвидовая изменчивость этой характеристики нисколько не меньше. От комаров — обитателей временных водоемов их отличает резкое снижение выживаемости при высокой плотности и большая межвидовая изменчивость этой реакции. В эфемерных биотопах взаимоотношениям личинок комаров и эколого-ценотическим стратегиям живущих там видов могут быть присущи своеобразные черты. На следующей стадии развития насекомого последствия плотностных реакций уже меньше зависят от водоема, где обитали личинки. Тем не менее и у *Ae. flavescens* (обитатели временных водоемов), и у *Cx. p. pipiens* повышенная плотность поселений увеличивала продолжительность жизни в садках.

О трудностях, которые могут возникать при интерпретации взаимоотношений в сообществах, свидетельствует следующий факт. По данным М.Н. Трухан и Н.В. Пахолкиной (1984) мы оценили сопряженность числа видов комаров в водоемах Беларуси со средней плотностью населения обитавших в тех же водоемах личинок и лимитами плотности. Значимых связей между числом видов и уровнями плотности не оказалось ($r = -0.18$ и -0.13 по 56 водоемам). Однако принципиально разный вид гистограмм распределений этих параметров свидетельствует, по нашему мнению, о том, что изменчивость числа видов комаров (в среднем 3.7 ± 0.31), отложивших яйца в водоем, и изменчивость суммарной плотности личинок сообщества подчиняются закономерностям совершенно разных уровней, не связанным одна с другой. Вероятно, у комаров рода *Ochlerotatus* (проанализированы данные только для этих комаров) дифференциальное перекрывание

ниш по нескольким градиентам среды (Джиллер, 1988) позволяет избегать конкуренции. Поэтому не она определяет в водоемах Беларуси невысокую плотность личинок *Ochlerotatus* (средняя плотность 262.45±73.4, среднее лимитов 181.8±50.1). Возможно и другое объяснение результатов анализа: невысокая (от 7 до 3850 экз/м^2) суммарная плотность личинок не влияет на число видов *Ochlerotatus*, сосуществующих на старших стадиях развития. Результаты этого сравнения комаров Беларуси не соответствуют и «принципу плотной упаковки Р. Макартура» (Реймерс, 1994). Согласно этому принципу «виды, объединенные в сообщество (биоценоз, экосистему), используют все возможности для существования, предоставляемые средой, с минимальной (но не нулевой) конкуренцией между собой и максимальной биологической продуктивностью в условиях данного конкретного местообитания (биотопа); при этом пространство заполняется с наибольшей плотностью». Распределения как числа видов, так и плотностей личинок комаров в водоемах Беларуси не были отрицательно асимметричны. Это свидетельствует об отсутствии жестких ограничений в варьировании ценотических параметров в сторону больших значений.

Межвидовая изменчивость реакций комаров на плотность населения представляет значительный интерес. Изучая ее, можно получить представление об одной из форм адаптационного разнообразия насекомых, которые на нескольких фазах развития являются обитателями водных экосистем, а затем — биоценозов суши. В связи с эмпирическими обобщениями и теоретическими представлениями о сопряженности разных форм адаптации (Меерсон, 1986; Лекявичус, 1986; Одум, 1975), стоило изучить связь реакций на плотность как между собой, так и с другими адаптациями к факторам среды.

Несмотря на очень большое разнообразие плотностных реакций, которые мы сопоставили у 30 видов Culicidae, проявились присущие отдельным родам комаров особенности и общие для них закономерности изменчивости. В опытах с реакциями комаров на плотность населения до 1 экз/мл преимагинальная выживаемость у видов *Culex* была меньше контрольной в среднем в 1.335, у *Ochlerotatus* — 312, а у *Anopheles* — в 251 раз. Кратностью задержки преимагинального развития эти роды комаров различались гораздо меньше (1.22, 1.35 и 1.43 раза соответственно). Такая же последовательность родов комаров наблюдается по величине морфологической реакции на плотность (уменьшение массы куколок или имаго в 1.18, 1.4 и 1.95 раза). Пороговая плотность, начиная с которой смертность полностью компенсирует дальнейшее экспериментальное наращивание плотности, в этом ряду комаров снижается (2.85, 1.45 и 0.75 экз/мл соответственно). По большинству реакций на плотность межвидовая изменчивость меньше у *Culex*, а больше у представителей *Anopheles*.

Различия между видами комаров *Anopheles* чаще проявляются по изменениям преимагинальной выживаемости, задержке развития и величине оптимальной плотности. Сходство между комарами *Culex* наблюдается по кратности задержки развития, а различия видов — по сдвигам смертности, величине оптимальной плотности, порогу компенсации. Представители рода *Ochlerotatus* чаще походят друг на друга кратностью задержки развития и порогом компенсации, а различаются порогами компенсации, кратностью изменений выживаемости и сроков развития. В каждом из этих родов комаров легко различить виды, слабо, умеренно и сильно реагирующие на плотность. Тем не менее, ранг вида, определяемый по одной реакции на плотность, не совпадает с рангом, определенным по другой реакции. Группы видов, выделенные по отдельным реакциям на плотность или их сочетаниям, не совпадают. Не соответствуют они и родовой принадлежности комаров и умению обитать в одних и тех же природных водоемах.

Таким образом, три рода Culicidae различаются между собой комплексами реакций на повышенную плотность, уровнем и направлениями их межвидовой дифференциации, т.е., по-видимому, темпами произошедших эволюционных преобразований. Такие родовые особенности комаров и наши результаты сравнения реакций групп видов — обитателей временных и постоянных водных экосистем позволяют думать, что в них отражены некоторые этапы и направления исторического развития Culicidae.

Наряду с ярко выраженной неравномерностью темпов межвидовой дифференциации разных форм реакций комаров Culicidae на плотность населения личинок хорошо заметна параллельная изменчивость знаков и интенсивности этих реакций. Имея в основе, вероятно, гомологическую изменчивость или отражая общие тенденции в эволюции адаптаций и функций (Уголев, 1985), параллельная изменчивость мешает дать четкую характеристику плотностных реакций какого-либо рода комаров.

Ни отдельные реакции, ни их сочетания не отражают систематическое положение видов комаров. Например, комары из рода *Stegomyia* различаются по этим реакциям даже сильнее, чем представители разных подродов и родов (*Stegomyia* и *Ochlerotatus*) или одного и того же рода *Ochlerotatus*. Цитогенетические особенности комаров не соответствуют особенностям их реакций на плотность, а они, в свою очередь, не соответствуют комплексам общебиологических характеристик личинок и взрослых комаров.

Изучение корреляций между реакциями на плотность на межвидовом уровне показало, что не стоит говорить о совокупности этих реакций как единой системе. Оптимальная плотность соответствует порогу компенсации. Морфологические реакции комаров коррелируют с присущей виду интенсивностью запаздывания в развитии. Однако статистические связи между другими плотностными реакциями на плотность не проявились.

Несогласованность реакций на плотность была хорошо заметна при изучении внутривидовой изменчивости. Ее можно рассматривать как проявление феномена «селфинга», при котором стратегии, преследуемые отдельными структурами, входят в конфликт одна с другой.

Разная сила и структура связей между реакциями на плотность, хорошо заметная на внутривидовом и межвидовом уровнях, может быть следствием неоднородности, многоуровневости реакций. Другую причину этого явления можно видеть в том, что, кроме истинных адаптаций (и преадаптаций), под которыми подразумевается благоприятный исход, в эффект плотности вовлекаются неспецифические реакции, подобные стрессовым, а также реакции разного (физиологического и популяционного) уровней. Среди них могут участвовать вызванные плотностью задержки роста и развития, дифференциальная или недифференциальная гибель комаров, неодинаково сильная на разных стадиях развития и при переходе от одной к другой, физиолого-генетические эффекты переопределения пола или блокирования автогенного пути развития яичников. Они, вероятно, имеют разные пороги, разные дозовые зависимости и по-разному проявляют согласованность (синергентность) с другими физиологическими системами организма.

С синергизмом или антагонизмом функциональных систем комара стоит связать такие эффекты плотности, как выявляемые ядом изменения на уровне синаптической передачи, изменения чувствительности нервной системы комаров к наркотику, изменения окислительного обмена личинок. Синергизм действия экзометаболитов личинок и хлорофоса зависит от вида комара, а видовые различия личинок *Ochlerotatus* и *Culex* отмечают по устойчивости к разным ядам (Некрасова, 1990). Широкие сравнительно-видовые исследования реакций комаров на яды в зависимости от других экологических параметров вида могли бы иметь значение как для практических целей (контроля численности гнуса), так и для «инсектицидной систематики» Culicidae, а также при исследовании сопряженности в работе функциональных систем комара.

Различие реакций на повышенную плотность населений у представителей разных родов *Anopheles, Ochlerotatus, Aedes* и *Culex*, а также разных подвидов *Cx. pipiens* (Некрасова, 1990) указывало на интересную перспективу исследований. Она следовала из перекрестного характера природных адаптаций (Меерсон, 1986) и закона толерантности В. Шелфорда, согласно дополнениям к которому (Одум, 1975) организмы с широким диапазоном толерантности в отношении всех экологических факторов обычно наиболее распространены.

Совмещение результатов 14 серий кластерного анализа с реакциями комаров на плотность позволило обнаружить, у каких видовых параметров стоит искать связи с этими реакциями. Оказалось, что комары тех видов, которые умеренно или сильно снижают выживаемость личинок и куколок в условиях высокой плотности, чаще других видов различаются между собой особенностями водоемов, где обитают их личинки, приемлемыми для вида гидрохимическими условиями. Виды комаров, сильно реагирующие на плотность, больше походили друг на друга по температурными условиям развития яиц и личинок, чем другие виды, у которых под влиянием плотности преимагинальная выживаемость снижалась незначительно.

Применение корреляционного анализа помогло найти несколько интересных связей и тенденций. При переходе от стеногалинной к средней и эвригалинной группе комаров выживаемость их личинок больше падала при высокой плотности (в 1.62, 2.13 и 204.5 раза соответственно), а межвидовая изменчивость этой реакции нарастала. Пределы pH, выдерживаемой личинками, отрицательно коррелируют с оптимальной плотностью, положительно — с кратностью задержки развития и увеличения смертности. Нижний температурный предел развития личинок отрицательно соответствует падению выживаемости. Тем не менее верхняя, нижняя и оптимальная температуры очень слабо соответствуют морфологическим реакциям личинок комаров на высокую плотность.

Такие соответствия, найденные на сериях видов, а для *An. messeae* и *An. sacharovi* также между плотностными реакциями и адаптацией к солености, вероятно, стоит рассматривать не как проявления «перекрестных адаптаций» (Меерсон, 1986) или примеры к закону В. Шелфорда (Одум, 1975), но как примеры «цены адаптации» (Слоним, 1979). В отличие от более широких адаптаций, например, эколого-климатической пластичности видов, сопряженной у малярийных комаров с инверсионным полиморфизмом хромосом (Стегний, 1991), явления типа «платы за адаптацию» или «селфинга» у Culicidae гораздо заметнее на уровне частных адаптаций — к солоноватым водам или широким пределам pH, к более простым по составу сообществам. Хороший пример этого — данные об устойчивости к растворам поваренной соли личинок 10 ранневесенних видов комаров в штате Мичиган (Kardatzke, 1980). Одним из самых невыносливых к соли видов оказался полизональный олиготермофил *Oc. communis*, а одним из наиболее устойчивых — лесо-лесостепной на Урале вид — *Oc. sticticus*. LD_{50} у этих видов комаров различались в три раза. Однако по реакциям на плотность виды можно расположить в обратном порядке: у *Oc. sticticus* высокая смертность, компенсирующая дальнейшее экспериментальное увеличение

плотности, проявлялась уже при 0.053–0.12 экз/мл, а у *Oc. communis* — лишь с плотности 0.14 экз/мл. При этом, судя по биомассе вылетающих комаров, оптимальная плотность у него была еще выше (см. табл. 1).

Эти факты, также как и относительно небольшое число статистических связей, выявленных нами между видовыми характеристиками гидрохимических и температурных условий обитания личинок, можно истолковать как проявление «закона относительной независимости адаптации» (Реймерс, 1994). Согласно этому закону, высокая адаптированность к одному из экологических факторов не дает такой же степени приспособления к другим условиям жизни. Согласованность реакций на плотность и абиотические факторы среды стоит считать набором приспособлений, которые помогают комарам не ограничиваться пределами реализованных ниш, а полнее использовать свои фундаментальные ниши. Эти ниши можно рассматривать как наследие этапов и направлений исторического развития Culicidae. Конечно, история сообществ и биогеоценозов, а также проблемы, которые приходится там решать комарам, накладывают ограничения на адаптационное разнообразие видов в сообществах, в том числе на разнообразие плотностных реакций. Примеры этого мы приведем в гл 5 книги. По-видимому, далеко не случайно, что при сравнении комаров как по реакциям на плотность, так и по результатам серий кластерного анализа по весьма разнообразному набору признаков число различий резко преобладало над числом различий между видами (см. гл. 3), а рассмотрение принадлежащих одному только роду или же совместно обитающих видов даже усиливало эту диспропорцию. В случае комаров дифференциальное перекрывание ниш (Джиллер, 1988) и проявление «планктонного парадокса Дж. Хатчинсона» (Макфедьен, 1965; Бигон и др., 1989) могут являться производными дискордантности адаптационных реакций совместно обитающих видов.

Разнообразие результатов, масштабов и направлений межвидовой дифференциации Culicidae по реакциям на плотность, на другие факторы среды, по хромосомным и иным характеристикам, вероятно, является следствием неравномерности скоростей эволюционных преобразований этих систем признаков у насекомых этого семейства. Эти явления соответствуют представлениям о мозаичной эволюции (de Beer, 1954 по: Воронцов, 1980; Тахтаджан, 1966; Воронцов, 1967, 1980). Проявления гетеробатмии связывают с уровнями экологической пластичности, позволяющей таксону осваивать новую адаптивную зону (Северцов, 1990). Стоит предположить, что с такими же явлениями, ясно выраженными у Culicidae, сопряжена большая экологическая пластичность этой группы длинноусых двукрылых.

Скрининг видов комаров по большому числу биологических признаков, в том числе по реакциям на разные факторы, поможет разобраться в соотношении тенденций межвидового и внутривидового разнообразия Culicidae, накопить материал для выяснения основных причин их экологической пластичности. В случае тяготеющих к городам и селам комаров, как, например, комплекс форм *Cx. pipiens и Aedes (Stegomyia) albopictus*, на этом пути можно разобраться в причинах появления синантропных форм. При изучении плотностных реакций у форм видового комплекса *Cx. pipiens*, имеющего, как и комплекс *Anopheles maculipennis*, громадный ареал, обращает на себя внимание их относительно небольшая изменчивость. Для сравнительного анализа нам удалось собрать данные лишь по 6 видовым формам этого комплекса (*Cx. p. molestus, Cx. p. pallens, Cx. p. fatigans* и три географические формы *Cx. p. pipiens*). Вероятно, общая небольшая межвидовая изменчивость реакций этих комаров на плотность населения (коэффициенты вариации для разных реакций 14.8 и 15.5%) определила общую невысокую изменчивость реакций всех изученных форм *Culex* (те же формы вместе с *Cx. tritaeniorhynchus*). Она резко отличается от высокой межвидовой изменчивости реакций у малярийных комаров, например, *An. messeae* и *An. sacharovi*. Вероятно, это свидетельствует о том, что адаптивные преобразования внутри палеарктического комплекса видов–сиблингов малярийного комара *Anopheles maculipennis* (Стегний, 1991) и внутри политипического комплекса *Culex pipiens* с разной силой затрагивают наборы тех адаптаций, которые важны комарам при жизни в перенаселенных сообществах.

При решении практических проблем могут пригодиться данные о видовых различиях в реакциях комаров на плотность, яды, экстремальные факторы среды, о связях между разными формами толерантности. Они могут сориентировать зоологов в выборе видов–индикаторов для проведения экологического мониторинга, при поиске причин разной устойчивости видов к загрязнениям и причин появления «остаточных популяций» после деларвации. Особенности комаров, вылетающих из загущенных популяций, стоит учитывать, оценивая дальность и равномерность перемещения комарами веществ, выносимых из водных экосистем, частоту контактов между соседними популяциями, границы загрязненных участков, эпидемиологическую опасность комаров.

ГЛАВА 5

ВИДОВОЕ И ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В РАЗНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ УРАЛА

В этой главе на примере нескольких экосистем мы покажем, насколько разнообразно ценотическое «поведение» обитающих на Среднем и Южном Урале кровососущих комаров, видны ли закономерности, пронизывающие это разнообразие.

Данные о видовом и экологическом составе фаун и некоторых сообществ кровососущих комаров этого громадного по протяженности (свыше 2500 км) региона, накопленные с 20-х гг. XX в., мы проанализировали в своей книге (Некрасова и др., 2008). Мы показали в ней сложную и многоуровневую картину разнообразия фаун и сообществ комаров Урала. Она нашла своё выражение в закономерных тенденциях пространственного изменения видового и экологического состава фаун, в широтных и зональных градиентах числа видов. Закономерности разнообразия уральских комаров проявились в соотношениях между таксономическими, экологическими и зоогеографическими группами видов, в существовании комплексов видов, приуроченных к одним лесным формациям больше, чем к другим. Закономерности разнообразия комаров проявились также в широтных и долготных трендах структуры доминирования и выравненности сообществ комаров, в градиентах общности фаун смежных лесорастительных зон и локальных фаун внутри зон. При сравнении фаун кровососущих комаров в Екатеринбурге, Нижнем Тагиле и Перми найдены и такие особенности, которые свидетельствуют о различных путях формирования экологических структур сообществ комаров по мере роста этих крупных городов, о неодинаковой роли интразональных и полизональных видов в центре и на краях растущего мегаполиса.

Тем не менее пока недостаточно исследовано участие разных видов кровососущих комаров в жизнедеятельности сообществ, входящих в состав разных по происхождению, по распространению и составу лесов Урала, лесостепей и степей, охвативших Урал с юга, юго-запада и юго-востока.

Совсем невелика фактологическая основа для того, чтобы понять, как возникали фауны кровососущих комаров на Урале, как на это влияли изменения климата, смещение границ природных зон, другие обстоятельства развития биогеоценозов и биогеоценотического покрова. Мало изучено постоянство видовых характеристик комаров во времени и пространстве — физическом и ценотическом. Не исследовано межтаксонное разнообразие «адаптивных комплексов» (Bartholomew, 1972), т.е. дополняющих друг друга приспособлений комаров, в связи с другими проявлениями экологической индивидуальности видов, принадлежностью к таксону среднего или более высокого рангов или в связи с ограничениями, которые накладывает на это разнообразие биогеоценоз. Мало что известно о соответствиях между системами сообществ кровососущих комаров и классификациями растительности (Уиттекер, 1980), об экологической эквивалентности кровососущих комаров, о применимости к ним правил соответствия вида ценозу, предварения Г. Вальтера–В.В. Алёхина, викариата (Розенберг и др., 1999) и других правил, касающихся жизни комаров в сообществах.

Поэтому пока рано использовать знания об экологической индивидуальности видов комаров, чтобы находить выгодные людям формы взаимодействий комаров, учитывать позиции отдельных видов и групп видов этих гетеротопных насекомых в пространстве, в мозаике и «экономике» биоценозов при разработке проблем биогеоценологии и проблем трансмиссивных инфекций, а также для прогнозов аллергенного фона, за поддержание которого ответственны кровососущие комары.

Чтобы получить возможность перейти к обсуждению некоторых из названных выше вопросов и проблем, мы рассмотрим в этой главе некоторые из собственных полученных в последние годы данных о распределении, обилии и относительной встречаемости комаров разных видов в лесных, лесостепных, луговых и околоводных биоценозах на Среднем и Южном Урале. Это нужно для того, чтобы найти закономерности в разнообразии ценотического «поведения» кровососущих комаров, соответствия экологических признаков видов (Миркин и др., 2001) другим видовым признакам и реакциям, о которых шла речь в предыдущих главах. С этой целью мы изучали разнообразие этих характеристик комаров в разных измерениях и ситуациях — во времени (в ходе лесных сукцессий, на протяжении летнего сезона и трёх лет подряд), в лесах, не одинаковых по составу лесообразующих древесных пород и по площади, и, кроме того, в примыкающих к лесу экосистемах — на лугу, болотах или в степи.

Чтобы различать постоянное и изменчивое в структуре сообществ комаров, мы сравнивали их в лесных биогеоценозах, расположенных приблизительно на одинаковой широте в южной четверти Свердловской области,

но различающихся составом древесных пород и, значит, условиями жизни комаров. Это были еловые леса на западе Свердловской области (южная тайга), сосновые леса Среднего Урала в радиусе 50 км в разные стороны от Екатеринбурга (южная тайга) и разнородные по составу пород леса Припышминских боров на юго-востоке Свердловской области.

Действие природной зональности на структуры сообществ комаров изучали в специально подобранной — с севера на юг — цепи «островных» лесов, уцелевших на Южном Урале, а также в некоторых степных биогеоценозах Оренбургской области и в Бузулукском бору.

Чтобы изучить состав и структуру сообществ кровососущих комаров темнохвойных лесов, мы (Некрасова и др., 2009) в июне–августе 2007 и 2008 гг. отловили нападающих на человека комаров в Шалинском и Нижнесергинском районах Свердловской области, а также в окрестностях г. Ревды возле станций Емелино и Дидино. В Шалинском районе комаров ловили в ельниках в стороне от железнодорожных остановок Кузино, Сабик, Шаля, Шамары, Пастуший, «ост.1620 км» (Шутём) и «ост. 1624 км». В Нижнесергинском районе их ловили на уцелевших среди сельскохозяйственного ландшафта участках елового леса неподалеку от дер. Контуганово и р. Бисерть, а также в массиве ельников, произрастающих к западу от г. Нижние Серги, пройденных одним из нас в июне и июле по направлению к р. Демид. В 50 выборках из ельников юго-западной части Свердловской области до вида определили более 3300 экз. самок комаров.

В светлохвойных, преимущественно сосновых, лесах южной тайги Среднего Урала мы ловили комаров в течение ряда лет в радиусе 50 км в разные стороны от Екатеринбурга.

Другим местом, где мы за три года собрали большие эталонные коллекции комаров, были расположенные приблизительно на той же географической широте сосновые, березовые, осиновые и смешанные леса Национального парка «Припышминские боры». Эти преимущественно сосновые леса ещё полвека назад подвергались воздействию человека — рубкам, сенокошению, пастьбе скота, пожарам, лесопосадкам. В настоящее время они представляют собой мозаику спелых и молодых сосняков, березняков, осинников, приречной растительности, посаженных елей и возникших в результате деятельности человека лугов. Пользуясь этими обстоятельствами и, как это делают геоботаники (Александрова, 1964), косвенными методами, т.е. условно принимая статическую картину за динамическую, мы изучали зависимость сообществ кровососущих комаров от вторичных восстановительных сукцессий. В 2008, 2009 и 2010 гг. авторы через каждую неделю с весны и до конца лета приезжали в Талицкую дачу Припышминских боров. Заходя в лес по заранее размеченным тропам и до-

рожкам, мы каждый день обследовали по нескольку участков в сосновых, березовых и смешанных лесах, с тем, чтобы в каждом из таких биогеоценозов собрать по нескольку выборок комаров.

Экологическое разнообразие кровососущих комаров в названных лесах Среднего Урала и Зауралья мы сравнили с таковым в лесах Южного Урала (Ильменский заповедник, Санарский, Джабык-Карагайский боры) и Предуралья (Бузулукский бор). Ильменский государственный заповедник, где в начале июня 2006 г. мы вместе с А.Ю. Вигоровым поймали более 2500 экз. комаров (Некрасова и др., 2010), находится в подзоне сосново-березовых лесов бореально-лесной зоны в почвенных и климатических условиях, близких к лесостепным (Государственные заказники..., 2008; Лагунов, Вейсберг, 2008). Чтобы узнать, насколько влияют особенности биогеоценоза и окружающей природной зоны на корреляции ценотических характеристик комаров с известными гидрохимическими параметрами местообитаний личинок, эти связи изучали в лесах Среднего и Южного Урала, в островных борах Южного Урала и Приуралья и в других экосистемах степной зоны: в Санарском, Джабык-Карагайском и Бузулукском борах, а также в лесах правого берега р. Илек (в «островных» борах Южного Урала и Приуралья и в степных биоценозах комаров ловил Ю.Л. Вигоров).

Реликтовый Санарский бор уцелел в срединной части Челябинской области (подзона южной лесостепи Зауральского пенеплена) на каменистых россыпях и выходах гранитов. С 25 мая до 3 июня 2010 г. в нем поймано 1257 экз. имаго, не считая комаров со степных участков между южным краем бора и левым берегом р. Уй. Большая часть зигзагообразного маршрута через бор была пройдена в его северо-западной и западной части, начиная от дер. Верхняя Санарка. Лишь треть выборок взята в бору близ границы с местами, задетыми пожарами 1995 и 2004 гг. (Фролов, 2010), — в окрестностях кордонов Каменный и Высокий, вдоль правого берега ручья Топкий и в березовых колках к северу от пос. Стрелецк.

Анненский заказник в Джабык-Карагайском бору находится в степной зоне в провинции Урало-Тобольского междуречья. Разные его биотопы, где собрано 1574 экз. комаров, были обследованы с 26 мая по 2 июня 2011 г. на пути, пройденном от с. Анненское по направлению к горам Козлиная и Белая и с. Париж, а после того — к станции Мочаги.

Бузулукский бор находится тоже в степной зоне. Несмотря на сильное антропогенное воздействие (пожары, эксплуатация нефтяных скважин, опыты лесоводов прошлого, наличие поселков и незаконных рубок, административные проблемы с природоохранным статусом), он сохранился на границе между Оренбургской и Самарской областями. Комаров в нем тоже ловил Ю.Л. Вигоров, пройдя 20 мая–1 июня 2009 г. извилистым путем с юга на север от пос. Елшанка мимо поселков Паника и Комсомольский к

оз. Моховое. Из общей коллекции комаров (определено до вида 1636 экз.) для этого сравнения мы выбрали имаго комаров из смешанных (сосново-березовых) и сосновых лесов этого бора.

Одну из серий выборок имаго и личинок комаров степной зоны мы взяли в тополевых и ивовых лесах, перемежающихся со степными и луговыми биотопами, в пути, пройденном от станицы Новоилецкая вдоль правого берега р. Илек к озерам Большое Песчаное и Большое Щучье в начале июня 2008 г. (Вигоров, Некрасова, 2009).

5.1. Неоднородность ценотического пространства

На интересные особенности устройства сообществ кровососущих комаров лесов, лесостепей и степей указывает характер связи между встречаемостью комаров и средним обилием (в процентах от объема коллекции). Геоботаники считают, что показатель встречаемости свидетельствует об особенностях размещения вида в пределах сообщества и входит в общий признак обилия как одна из его сторон. Однако взятые каждый по отдельности, эти показатели (число особей, их масса, встречаемость и др.) односторонни и недостаточны для суждения о значении вида в жизни сообщества. Расчеты, сделанные по 43 спискам комаров южной тайги в Свердловской области, главным образом пойманных в сосняках, показали (Некрасова и др., 2008), что связь между встречаемостью и средним (для совокупности из 43 списков) обилием видов комаров можно описать линейной (типа $Y = aX + b$; $r = +0.86$), экспоненциальной ($Y = exp\ (a + bX)$; $r = 0.78$) или степенной зависимостями (рис. 22).

Судя по уровням значимости и виду графиков, эту связь наилучшим образом ($r = +0.93$) отражает степенная зависимость типа $Y = aX^{b,}$ где Log $a = -7.05$ и $b = 2.21$. Больше чем для половины видов график зависимости относительного обилия комаров от их встречаемости от места к месту, по сути, является аллометрическим, так как становится линейным при логарифмировании по обеим осям координат. Линейному участку графика регрессии хорошо соответствуют характеристики 35 видов комаров, начиная с редких и малочисленных *Cs. ochroptera* и *Cs. morsitans* и кончая обычными и многочисленными в тайге *Oc. punctor, Oc. communis* и *Ae. cinereus*. Координаты комаров *Cs. bergrothi, Oc. nigripes, Cx. territans* и *Cx. torrentium* отклонились на графике в сторону меньших, чем следует из уравнения регрессии, значений. Это указывает на особенности соотношения ценотических параметров у таких видов, а также у представителей родов *Culiseta* и *Culex* по сравнению с видами *Ochlerotatus* и *Aedes*. В целом наличие аллометрической зависимости между параметрами большинства видов южной тайги Свердловской области свидетельствует об отсутствии подобия в ценотических отношениях между редкими и многочисленными видами комаров, о «невозможности таксономического континуума» (Заренков, 1988, с.162).

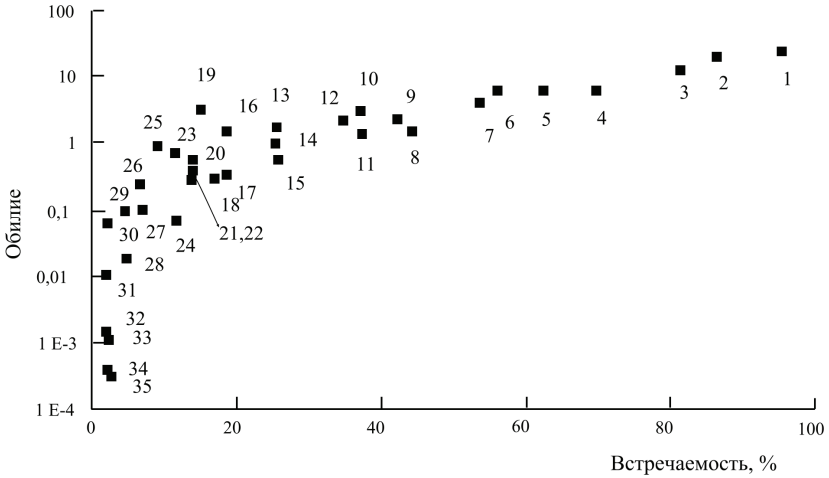

Рис. 22. Соотношение встречаемости и логарифмов обилия разных видов кровососущих комаров в 43 фаунистических списках для южной тайги Среднего Урала (Свердловская обл.)

1 — Oc. punctor, 2 — Oc. communis, 3 — Ae. cinereus, 4 — Oc. excrucians, 5 — Oc. intrudens, 6 — Oc. cantans, 7 — Oc. diantaeus, 8 — Oc. cataphylla, 9 — Oc. leucomelas, 10 — Ae. vexans, 11 — Oc. flavescens, 12 — Oc. riparius, 13 — Oc. dorsalis, 14 — Oc. euedes, 15 — Oc. behningi, 16 — Oc. sticticus, 17 — Cs. alaskaensis, 18 — Cx. pipiens, 19 — Coq. richiardii, 20 — Oc. pullatus, 21 — An. messeae, 22 — Oc. pionips, 23 — Oc. impiger, 24 — Oc. hexodontus, 25 — Oc. nigrinus, 26 — Oc. cyprius, 27 — Oc. annulipes, 28 — Cx. modestus, 29 — Oc. detritus, 30 — Cs. ochroptera, 31 — Cs. morsitans, 32 — Cs. bergrothi, 33 — Oc. nigripes, 34 — Cx. territans, 35 — Cx. torrentium

Такие связи могут свидетельствовать о значении экологической индивидуальности видов комаров при перестройках их ценотических отношений в результате изменения условий обитания. Некоторые из них сохраняются при переходе от одной стадии развития к другой и в течение летнего сезона. Об этом свидетельствуют результаты изучения соответствий между средними обилиями личинок во временных водоемах и имаго, нападающих на человека в сосняках окрестностей Екатеринбургах. Расчеты коэффициентов корреляции Спирмена сделали по данным табл. 9 и 10 из нашей книги (Некрасова и др., 2008) для первой и второй половины лета, в каждом случае по 15 видам комаров. Оказалось, что относительное обилие личинок коррелирует с относительным обилием тех же видов нападающих на человека комаров. В первую половину лета связь выражена немного сильнее ($r = +0.61$; $p = 0.022$), чем во вторую половину лета ($r = +0.58$; $p = 0.03$). Это значит, что вопреки переменам в видовом и

доминантном составе имаго, происходящим за лето в результате выплода к июлю-августу более термофильных комаров, он соответствует видовому и количественному составу сообществ личинок в эфемерных водоемах. Судя по величине коэффициента детерминации, 37% изменчивости относительного обилия имаго связано с изменчивостью обилия личинок этих видов. Доминирование *Oc. communis* и *Oc. punctor* на стадии личинок и имаго, субдоминантное положение (при обилии 5–10%) комаров *Oc. intrudens*, *Ae. cinereus* и *Oc. cantans*, слабое ценотическое значение малочисленных видов *Oc. cataphylla*, *Oc. leucomelas*, *Oc. vexans*, *Cs. alaskaensis* и *Oc. pionips* нетрудно выявить с помощью и других приёмов анализа фауны сосняков.

Условия обитания личинок и взрослых комаров в ельниках — присущие им особенности почвенного и гидрологического режима, микроклимата, освещенности, ярусности леса, скорости сукцессий, обилия и видового состава теплокровных животных, на которых кратковременно паразитируют комары, а также другие обстоятельства — весьма отличаются от условий, к которым приспособлены комары светлохвойных лесов. Три четверти от пойманных здесь комаров принадлежали тем же двум видам (*Oc. communis* и *Oc. punctor*), что и в сосняках (рис. 23).

Они вместе с субдоминантами *Oc. intrudens* (7.01%), *Oc. diantaeus* (4.68%) и *Oc. cantans* (3.85%) образуют «ядро» фауны кровососущих комаров ельников, составляя больше 90% коллекции. Относительное обилие остальных 18 видов невелико: от 1–2% (*Oc. pionips* — 2.18%, *Oc. riparius* — 2.06%,

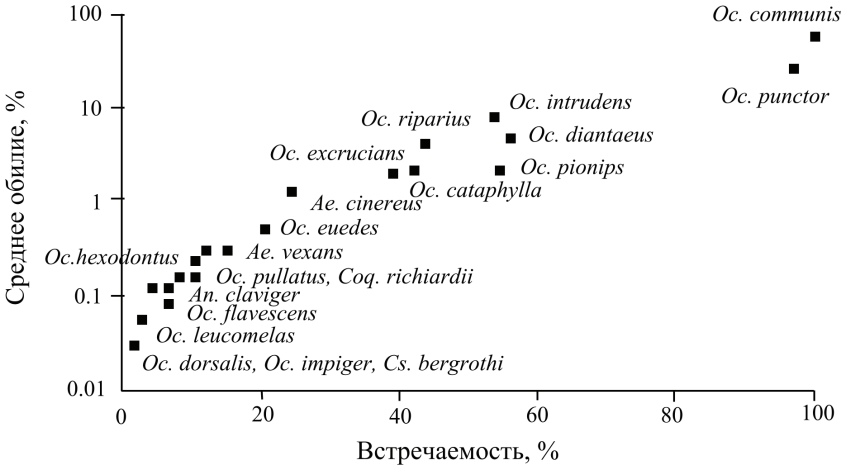

Рис. 23. Соотношение встречаемости и обилия разных видов комаров в ельниках Среднего Урала

Oc. excrucians — 1.97%, *Ae. cinereus* — 1.22%) до долей процента — *Oc. euedes*, *Ae. vexans*, *Oc. cataphylla*, *Oc. pullatus*, *Oc. behningi*, *Coq. richiardii*, *Oc. hexodontus*, *An. claviger*, *Cs. alaskaensis*, *Oc. flavescens*, *Oc. leucomelas*, *Oc. dorsalis*, *Oc. impiger* и *Cs. bergrothi*.

Связь между встречаемостью (в 48 списках) и относительным обилием (в процентах от объема коллекции 3351 экз.) видов комаров ельников соответствует экспоненциальной ($Y = exp\ (a + bX$; $r = 0.96$; $p < 0.0001$) и мультипликативной зависимостям ($Y = aX^b$; $r = 0.96$; $p < 0.0001$). При логарифмировании данных по обилию график зависимости, несмотря на меньшее число видов (23 < 35), похож на график соотношения тех же ценотических параметров у комаров южной тайги Среднего Урала. Однако в отличие от него в ельниках график для всех видов, кроме *Oc. punctor* и *Oc. communis*, резко прерывается при частотах встречаемости выше 56%.

График (см. рис. 23) построен после логарифмирования данных по ординате. Даже при логарифмировании по обеим осям он не выпрямляется. Это указывает на более сложную зависимость между параметрами и на бóльшую неоднородность комаров в пространстве ценотических признаков, чем в случае аллометрии. В отношении физических или физиологических признаков аллометрические зависимости, обусловленные онтогенетическими или филогенетическими причинами, означают отсутствие геометрического или физиологического подобия организмов разного размера (Бигон и др., 1989). В случае экологических признаков аллометрия отражает различия в ценотической значимости видов, признаки у которых соответствуют разным краям графика. Она может быть проявлением дифференциации ниш и следствием экологической индивидуальности видов комаров. Поэтому интересно, что в состав каждой из четырех групп, которые видны на графике, входят виды разной экологической специализации (Некрасова и др., 2008). Комары первой, самой обильной и распространенной по ельникам группы, которая видна на графике справа, представлены полизональным и интразональным видом. Среднюю по встречаемости и обилию группу образуют три полизональных (*Oc. pionips*, *Oc. intrudens*, *Oc. excrucians*), один интразональный (*Oc. cataphylla*), два лесных (*Oc. diantaeus*, *Oc. riparius*) и один лесо-лесостепной вид (*Ae. cinereus*). Сходную разнокачественность групп комаров, выделенных по соотношению между средним для серии выборок обилием и его межбиотопической изменчивостью, мы описали для светлохвойных лесов Урала (Некрасова и др., 2008). Вероятно, она соответствует «верности» комаров их местообитаниям. Возможно, что близкая закономерность действует и в сообществах личинок. Там легко выделить группы видов комаров, чаще других обитающих вместе. В состав этих групп тоже входят виды разной специализации.

Аналогичное явление наблюдается и в других регионах. Так, на графиках экспоненциальной зависимости между индексами встречаемости и доминирования комаров в сосняках широколиственно-сосновой подзоны Белоруссии (рассчитаны по данным Трухан, Пахолкина, 1984, табл. 7) видно несколько групп видов. В первую группу тех же самых обычных и обильных комаров, что и в ельниках Урала, вошли полизональный *Oc. communis* и интразональный *Oc. punctor*. Вторую группу средних по встречаемости комаров образуют виды одного рода — полизональный *Ae. vexans* и лесо-лесостепной *Ae. cinereus*, а в группу средних по обилию вошли полизональный *Oc. intrudens* и лесной *Oc. diantaeus*. Редкие и малочисленные комары в сосняках Белоруссии (*Oc. euedes*, *Oc. flavescens*, *Oc. excrucians*, *Oc. cantans*, *Oc. riparius*, *Oc. behningi*, *Cx. pipiens*) тоже представлены видами четырех экологических групп, которые мы выделили по распространению их вдоль Урала.

Рассмотрим, как выражены эти явления в более богатых видами кровососущих комаров лесах Южного Урала, удаленных от лесов Среднего Урала на 200–250 км к югу, и в менее богатых видами комаров степных биоценозах, удаленных на 700–780 км на юго-запад. Видовое и экологическое своеобразие этих комаров мы охарактеризовали в других работах (Вигоров, Некрасова, 2009; Некрасова, Вигоров, 2002, 2005, 2007, 2011; Некрасова и др., 2005, 2007, 2008, 2010).

Большая неоднородность растительности Ильменского государственного заповедника — сосновые и березовые леса, горный комплекс сосново-лиственничных лесов, остепненные вырубки, злаково-полынные степи и др. — обусловлена его историей и пограничным положением в подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов, однако в почвенных и климатических условиях, близких к лесостепным. Эта неоднородность усилена деятельностью людей — проведением дорог, рубками предвоенных и военных лет, пожарами. Учитывая это и пользуясь картами лесоустройства, мы с А.Ю. Вигоровым в начале июня 2006 г. специально ловили кровососущих комаров в наибольшем числе типов леса и биоценозов, надеясь заметить, повлияли ли на ценотические характеристики сообществ этих гетеротопных насекомых процессы лесных восстановительных сукцессий (Некрасова и др., 2008, гл. 5).

Связь между индексом встречаемости комаров и относительным обилием тех же видов комаров для березовых лесов заповедника (рис. 24) оказалась экспоненциальной ($r_{\text{Spearman}} = 0.66$; $p = 0.004$; $Y = exp\ (a + bX)$, где $a = 0.05$; $b = -2.07$), для смешанных сосново-берёзовых лесов — степенной ($Y = aX^b$, где $\text{Log}\ a = 0.46$; $b = 0.8$; $r = 0.97$, $p < 0.001$). В сосняках (рис. 25) эта зависимость тоже степенная ($Y = aX^b$, где $\text{Log}\ a = 0.60$, $b = 0.795$). Однако в отличие от графиков, построенных для других биогеоценозов, график для

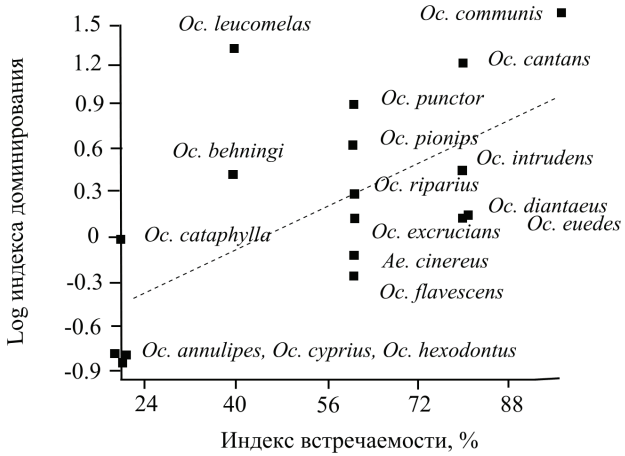

Рис. 24. Связь между индексом встречаемости (ИВ) и Log индекса доминирования (ИД) комаров в березняках Ильменского заповедника

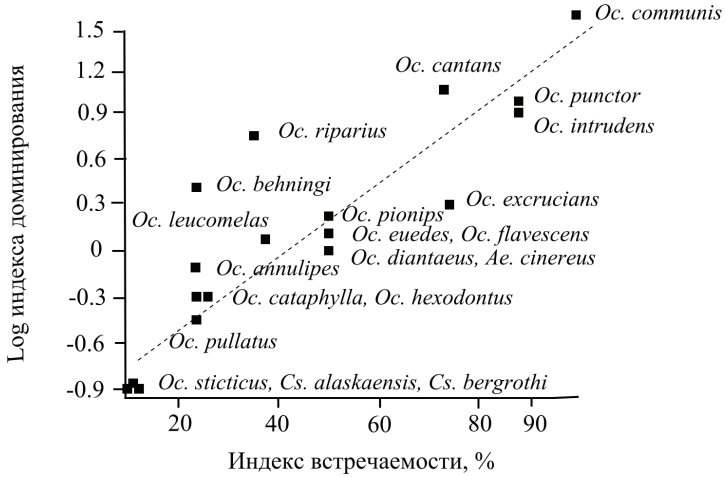

Рис. 25. Связь между индексом встречаемости (ИВ) и Log индекса доминирования (ИД) комаров в сосняках Ильменского заповедника

комаров из сосняков выпрямляется при логарифмировании, т.е. связь является аллометрической, хотя в сосновых лесах число видов комаров больше, чем в смешанных (20>17).

Как и в ельниках, в состав каждой выделяемой на этих графиках групп вошли комары разной специализации (Некрасова и др., 2008, 2009а). При этом у крайних в предполагаемой нами сукцессионной последовательности биогеоценозов (березняки → смешанный лес → сосновые леса) в средних по встречаемости и обилию группах оказалось одинаковым соотношение числа полизональных и интразональных видов.

Таким образом, эта сложная картина разнообразия комаров по ценотическим признакам весьма изменчива в рядах биогеоценозов и лесных формаций. Зависит она, по-видимому, и от лесных восстановительных сукцессий, хотя, судя по ценотическим признакам комаров Ильменского заповедника, она не соответствует наиболее полезной для лесоводов последовательности смены лиственных пород хвойными: березовые → смешанные → сосновые леса.

Интересные, но противоречивые представления об особенностях комплексов насекомых лесостепи и об адаптациях животных, населяющих степь и лесостепь (Мордкович, 2005, 2007), побудили нас собрать данные о фаунистическом и экологическом составе некоторых фаун и сообществ кровососущих комаров в степи. К нашей коллекции личинок комаров из Зауральной рощи г. Оренбурга и леса Шубарагаш возле р. Малой Хобды к югу от Соль-Илецка (Некрасова, Вигоров, 2005; Некрасова и др., 2008) мы добавили комаров (преимущественно имаго), пойманных с 28 мая до 6 июня 2008 г. около Оренбурга, в Буртинской степи (в ивняках и ольшаниках в 2–3 км от родника Кайнар) и во время перехода сквозь тополевые и ивовые леса правого берега р. Илек от пос. Новоилецк к оз. Большое Песчаное и Большое Щучье.

Характер связи между встречаемостью комаров (в 14 выборках, в %) и средним по совокупности выборок их относительным обилием (в % от коллекции 717 экз.) свидетельствует об интересной особенности комаров степи. В целом это степенная (типа $Y = aX^b$) зависимость ($r = 0.52$; $p = 0.0001$) между средним обилием и встречаемостью каждого вида. Однако, в отличие от фаун южной тайги (см. рис. 22), у менее богатых видами сообществ комаров степи связь ценотических параметров отражает два разных, судя по наклону графиков, вида аллометрии. Это свидетельствует о разном ценотическом «поведении» комаров наиболее часто встречающихся в степи видов (*Oc. cantans, Oc. euedes, Oc. riparius, Oc. flavescens*) и, с другой стороны, группы менее распространенных малочисленных видов — *Oc. annulipes, Oc. cataphylla, Oc. leucomelas, Oc. pullatus, Cx. modestus* и *Ae. vexans.*

Этот же материал, собранный на маршруте вдоль р. Илек к оз. Большое Щучье, позволял оценить, как варьирует относительное обилие комаров при переходе от биотопа к биотопу. Если выразить изменчивость относительного обилия стандартным отклонением, нетрудно выделить группы массо-

вых, средне- и малочисленных видов с соответственно высокой (*Oc. cantans, O. punctor*), средней (*Oc. flavescens, Oc. excrucians, Oc. euedes*) и небольшой изменчивостью обилия (*Oc.caspius, Oc.dorsalis, Oc.behningi, Oc. cyprius*). В степи, как и в лесах Среднего и Южного Урала, в состав каждой группы входят виды, разные по экологической специализации. Состав групп обусловлен условиями жизни комаров или происхождением фаун, поскольку он заметно различается в Буртинской степи (в ивняке и черноольшанниках) и в тополевых и ивовых лесах, тянущихся вдоль р. Илек.

Эти структуры заслуживают специального изучения. Их возникновение можно предположительно объяснить мозаичным распределением ресурсов, необходимых для развития личинок, разной дальностью разлета от мест выплода и другими, пока неизвестными проявлениями межвидовой изменчивости комаров по «ценофильности».

5.2. Динамика экологических структур сообществ кровососущих комаров

На специально собранном для этого большом материале рассмотрим, насколько изменчивы структуры сообществ кровососущих комаров во времени — на протяжении теплого времени года, на протяжении трех смежных лет и в ходе лесных сукцессий, соответствующих диапазону времени от 100 до нескольких сотен лет.

Основой для изучения сообществ комаров под этим углом зрения были наши коллекции комаров, собранных в Национальном парке «Припышминские боры». Он расположен в подзоне северной предлесостепи Зауралья в 200 км в востоку от Екатеринбурга. Здесь на территории Талицкой дачи парка среди 18 тысяч определенных нами кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) мы выявили 31 вид, что на 5 видов меньше, чем в южной тайге Среднего Урала, и на 15 видов меньше, чем на Южном Урале и в Приуралье. Это следующие виды — *Anopheles messeae*, *Culiseta alaskaensis*, *Cs. ochroptera*, *Coquillettidia richiardii*, *Ochlerotatus annulipes*, *Oc. behningi*, *Oc. cantans*, *Oc. cataphylla*, *Oc. communis*, *Oc. cyprius*, *Oc. detritus*, *Oc. diantaeus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. euedes*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. hexodontus*, *Oc. impiger*, *Oc. intrudens*, *Oc. leucomelas*, *Oc. nigrinus*, *Oc. pionips*, *Oc. pullatus*, *Oc. punctor*, *Oc. riparius*, *Oc. sticticus*, *Oc. subdiversus*, *Aedes cinereus*, *Ae. vexans*, *Culex pipiens pipiens* и *Cx. territans*. (Некрасова и др., 2009 б; Некрасова, Вигоров, 2010). Изучая эти коллекции, мы выясняли, насколько изменчивы по годам (2008–2010 гг.) и по сезонам характеристики сообществ обитающих в Парке кровососущих комаров, какие особенности видов и сообществ отражают смены биоценозов при лесных сукцессиях.

Опишем ряд явлений, замеченных при изучении структуры и динамики сообществ комаров этого бора.

Встречаемость и обилие. В ходе регрессионного анализа выяснили, что корреляции между встречаемостью (в 34, 42 и 40 списках комаров березовых, смешанных и сосновых лесов соответственно) и обилием комаров (в процентах от 1299, 1563 и 1961 экз. соответственно) нелинейны. В 2010 г. все они соответствовали экспоненциальной зависимости типа $Y = exp\ (a + bX)$. Несмотря на близкое число видов (18, 18 и 20 соответственно), коэффициенты корреляции в ряду «березовые → смешанные → сосновые леса» слабо растут (0.93 → 0.94 → 0.97) так же, как и наклоны графиков (–1.69 → –1.41 → –2.5), а разброс координат видов на графике уменьшается. Для комаров сосновых лесов график, построенный по логарифмам относительного обилия, особенно близок к прямой линии, т.е. к аллометрической зависимости.

Такая зависимость между ценотическими признаками так же, как и для комаров сосновых лесов Ильменского заповедника, означает отсутствие подобия в ценотических отношениях видов, указывая на большую их разнородность и вероятные перестройки ценотических отношений в исследуемом ряду биоценозов. Перемены в соотношениях признаков комаров виднее при переходе от серийных биоценозов к спелым соснякам, т.е. к завершающей стадии вторичной восстановительной сукцессии. В молодых сосняках и осинниках сообщества комаров однороднее, чем в березовых и смешанных лесах, однако разнороднее, чем во взрослом сосняке. Судя по данным регрессионного анализа (коэффициенты корреляции 0.96 и 0.95, а наклоны графиков –1.64 и –1.87 соответственно), они соответствуют переходной стадии (березовые → смешанные леса) в ряду спелых биоценозов. От графика регрессии, построенного для комаров из молодых сосняков, больше других отклонились координаты полизональных комаров (*Oc. intrudens*, *Oc. excrucians*, *Oc. communis*, *Ae. vexans*) и интразонального *Oc. punctor*.

Выравненность сообществ. Графики «ранг вида — логарифм обилия» для комаров, пойманных за лето (май–август 2010 г.) в березовых, смешанных и сосновых лесах, соответствуют разным распределениям — логнормальному (Preston, 1962; по Уиттекер, 1980), модели случайных границ между нишами (McArthur, 1957; по: Уиттекер, 1980) и промежуточным вариантам между ними. Для комаров из березовых лесов графики соответствуют логнормальным распределениям. Такие графики, по мнению специалистов (Лебедева и др., 2004), указывают на зрелые, разнообразные и чаще всего ненарушенные сообщества, отражая процессы в подверженной случайным флуктуациям среде, где на соотношение численностей видов влияет сразу несколько независимых факторов. Для комаров, отловленных в смешанных лесах Национального парка, графики соответствуют модели случайных границ между нишами в сообществе, более равномерному разделению пространства ниш, т.е. какого-то важного ресурса на неперекры-

вающиеся участки. Считается, что такое явление менее характерно для животных с малыми размерами, коротким жизненным циклом и большими колебаниями численности, т.е. с признаками, присущими именно кровососущим комарам. Такие же формы графиков, указывающие на более разнообразные, чем в серийных биоценозах, сообщества, выявлены и для комаров сосновых лесов, т.е. климаксных биогеоценозов.

При переходе от одной стадии сукцессии к другой изменяются и ранги, и соотношения групп экологически разных видов. Сопоставляя графики, построенные для коллекций комаров березовых и смешанных лесов, собранных, например, летом 2010 г., видишь, как при условном переходе от одних лесов к другим росли ранги лесного и интразонального видов (*Oc. diantaeus* и *Oc. euedes*). Снизились ранги лесо-лесостепного, двух лесных и двух полизональных видов (*Oc. cantans*, *Oc. riparius*, *Cs. alaskaensis*, *Oc. dorsalis* и *Coq. richiardii*). При этом сохранились ранги у доминирующих интразонального *Oc. punctor* и трех полизональных видов (*Oc. intrudens*, *Oc. communis*, *Oc. excrucians*).

При условном переходе к другим членам сукцессионного ряда — от смешанных лесов к сосновым — можно видеть, что в сообществах сохраняется «ядро» из трех самых обильных комаров (*Oc. punctor*, *Oc. intrudens*, *Oc. communis*). Вместе с этим растут ранги двух лесных, полизонального и лесостепного видов (*Oc. diantaeus*, *Cs. alaskaensis*, *Ae. vexans*, *Oc. behningi*), снижаются у лесостепного, двух полизональных и лесного видов (*Oc. sticticus*, *Coq. richiardii*, *Oc. excrucians*, *Oc. nigrinus*). Закономерно, что во всех этих случаях среди высокоранговых или самых распространенных видов присутствуют комары сразу нескольких экологических групп.

Структура доминирования. В течение лета 2008 г. в Припышминских борах в пользу лесо-лесостепных комаров вместо интразональных и полизональных изменилась структура доминирования сообществ имаго. В засушливом 2010 г. это явление ярче всего проявилось в смешанных и сосновых лесах. Оно наложилось на разногодичную смену доминантов, их видового состава и относительного обилия. Три года подряд число эудоминантов (с обилием более 10%) среди нападающих комаров было одинаковым, но их состав варьировал, как и у субдоминантов. Вместо *Oc. punctor*, *Oc. sticticus* и *Ae. cinereus* (в 2008 г. их обилие было 24.5, 24.5 и 11.0% соответственно) в 2009 г. доминировали *Oc. punctor, Oc. intrudens и Ae. cinereus* (32.6, 18.9 и 11.0%), а в 2010 г. — *Oc. punctor, Oc. intrudens* и *Oc. communis* (39.8, 16.7 и 12.9% соответственно). В 2009 г. вместо субдоминантов *Oc. intrudens, Oc. diantaeus* и *Cs. alaskaensis* (в 2008 г. их обилие было 7.9, 6.2 и 4.1%) ими стали *Oc. communis, Oc. diantaeus* и *Cs. alaskaensis* (9.3. 9.1 и 4.7% соответственно), а в 2010 г. — *Oc. excrucians* и *Oc. cantans* (6.9 и 5.0% соответственно). У личинок набор доминантов беднее, чем у имаго, особенно в 2008–2009 гг.

В качестве первого доминанта у них 3 года подряд выступал лесо-лесостепной вид *Ae.cinereus* (43.3 → 60.7 → 44.3%). В группе других доминантов и субдоминантов (с обилием выше 4–7%) ежегодно были личинки других экологических групп: в 2008 г. — *Oc. punctor, Oc. diantaeus* и *Oc. excrucians*, в 2009 г. — *Oc. exrucians, Oc. communis* и *Oc. intrudens*, а в 2010 г. — *Oc. exrucians, Oc. cantans, Oc. intrudens* и *Oc. diantaeus.* Это значит, что 1) экологический состав доминирующих среди личинок и имаго комаров разнообразен, 2) вылетевшие из временных водоемов комары распределяются по биоценозам и во времени сообразно своим экологическим возможностям, 3) видовой состав имаго, часть которых прилетает со стороны, полнее, чем личинки, характеризует фауну комаров Припышминских боров, 4) флуктуации видового и экологического состава доминантов у нападающих здесь комаров напрямую не связаны с флуктуациями состава доминантов среди личинок. Причина последнего явления кроется в том, что количественные соотношения видов у личинок и взрослых комаров по-разному зависят от условий текущего года и предыдущих лет (Некрасова и др., 2008).

Ранги видов. Чтобы детализировать участие отдельных видов комаров в переменах сообществ при смене биоценозов, с учетом времени года, доли и возраста древесных пород, преобладающих в биоценозе, построили серию графиков «ранг вида — логарифм обилия» для комаров, нападавших в первую (май–июнь) и вторую (июль–август) половины лета и за весь теплый сезон года.

С их помощью выделили четыре группы видов. У комаров первой группы (*Oc. excrucians, Ae. cinereus, Ae. vexans, Oc. sticticus*) ранг рос по сезонам. Они вели себя одинаково в ряду биогеоценозов (березняки → смешанные леса → сосняки). В другой группе (*Oc. intrudens, Oc. riparius, Oc. pullarus, Cs. alaskaensis*) ранг падал ко второй половине лета в каждом из биогеоценозов. Интразональный комар *Oc. punctor* сохранял ранг по сезонам.

Интересна группа видов, однотипно меняющих за лето свой ранг на двух смежных стадиях сукцессии, но уже с другим знаком изменяющих по сезонам ранг на следующей стадии. Таковы *Oc. diantaeus, Oc.nigrinus, Oc. communis, Coq. richiardii, Oc. pionips, Oc. cantans, Oc. behningi*; первые два — лесные, следующие три — полизональные и последние два — лесо-лесостепные.

В ряду биоценозов, соответствующих стадиям сукцессии, тактика «поведения» изменялась у половины сравнительно обильных видов. Так, при условном переходе «березняки → смешанные леса» ранги *Oc. excrucians, Oc. diantaeus* (в июле–августе) и *Oc. cantans* (в мае–июне) не изменялись, а при переходе «смешанные леса → сосняки» они росли. У других видов знак перемены ранга в сукцессионном ряду биогеоценозов изменялся на противоположный. Так, у *Oc. euedes* в первую и вторую половины лета рост ранга при переходе «березняки → смешанные леса» сменялся его па-

дением при переходе «смешанные леса → сосняки». У комаров *Oc. cantans* (в июле–августе), *Ae. cinereus, Oc. riparius, Oc. nigrinus* понижение ранга сменялось повышением. Есть виды — *Oc. punctor, Oc. cantans, Oc. intrudens* и *Oc. communis* (первые три — в начале лета), *Oc. behningi* (вторая половина лета) — ранги которых при переходах «березняки → смешанные леса» и «смешанные леса → сосняки» изменялись в одном и том же направлении или не менялись вовсе. Сравнение частот направлений изменения рангов 17 видов комаров при переходах «березняки → смешанные леса» и «смешанные леса → сосняки» показало, что процессы изменения фауны комаров при этих переходах от одного этапа сукцессии к другому различаются (критерий χ^2) по внутреннему содержанию. Так, число случаев увеличения, уменьшения или сохранения ранга видов на первом из названных этапов (березняки → смешанные леса) в первую половину лета составило соответственно 3, 4 и 5, во вторую — 3, 5 и 6, тогда как на другой стадии сукцессии (смешанные леса → сосняки) в начале лета оно составило 5, 3 и 6, а во вторую половину — 7, 6 и 2. Следовательно, на второй стадии восстановительной сукцессии, особенно у комаров, вылетевших и нападающих во вторую половину лета, происходит больше перемен по ценотически значимым признакам. Интерференция обратимых (сезонных и разногодичных) колебаний структуры сообществ комаров с необратимыми процессами (при сукцессиях) на этой стадии выражена сильнее.

Сезонная динамика разнообразия и опасности комаров. Своеобразие сообществ комаров, нападающих на людей в березовых, смешанных и сосновых лесах, видно и по сезонной динамике разнообразия. Число видов комаров в выборках, взятых с начала июня до середины августа 2008 г., мало различалось. В березовых лесах оно равнялось в среднем 8.19 (лимиты (*lim*) 4–13), в смешанных — 9.27 (*lim* 6–12), в сосновых — 8.72 (*lim* 5–13). Невысокие средние значения индексов Макинтоша (ИМ) равнялись соответственно 0.51 (*lim* 0.20–0.86), 0.53 (*lim* 0.27–0.72) и 0.55 (*lim* 0.30–0.82). Видна слабая тенденция снижения изменчивости ИМ в этом сукцессионном ряду (коэффициенты вариации *CV*: 33 → 22 → 18%) и незакономерных перемен изменчивости числа видов (*CV*: 27.5 → 21.4 → 32.8%). Изменчивость ИМ в сообществах комаров березняков достоверно выше ($p < 0.05$; критерий Фишера), чем в сосняках. От характера биогеоценоза зависят и корреляционные связи между этими двумя параметрами разнообразия, а также между ними и номером дня, когда пойманы комары (в диапазоне 40–109 дней, считая первое мая первым днем). Положительная корреляция между числом видов комаров и ИМ сильнее в смешанных лесах, слабее в сосновых; коэффициенты корреляции Спирмена r_{Spearman} в березовых, смешанных и сосновых лесах соответственно равны 0.64 ($p < 0.007$), 0.69 ($p < 0.005$) и 0.37 ($p < 0.03$). Во всех трех типах биоценозов число

видов комаров не зависело от номера дня, хотя, судя по графикам, недостоверные связи криволинейны. Связь между номером дня и ИМ отсутствовала у комаров в березовых и смешанных лесах, а проявилась лишь у комаров завершающего этапа сукцессии в сосняках ($r_{Sp} = -0.37$; $p < 0.03$). Вид корреляционного поля свидетельствует о дугообразной зависимости ИМ от даты с максимумом разнообразия 25 июня.

В отличие от южной тайги, например, возле г. Н.Тагила (Некрасова и др., 2008), в Припышминских борах нет четких чередующихся волн активности от полизональных к интразональным, лесным и лесо-лесостепным комарам. Здесь ритм активности другой, и в некоторые годы (2008 г.) полизональные комары резче уступали доминирующее положение лесо-лесостепным. Следовательно, дифференциация экологических ниш в сообществах комаров осуществляется не отдельными видами, а их группами, причем преобладание и ритм их жизнедеятельности определяются особенностями биогеоценозов, природно-ландшафтной зоны и условиями года.

Эти процессы могут иметь значение при контакте гематофагов с природными резервуарами возбудителей болезней. Число видов комаров, известных в Западной Сибири как переносчики арбовирусов, возбудителей туляремии и других болезней (Кухарчук, 1981), в Припышминских борах колеблется от весны к осени, растет от личинок к имаго и в некоторые годы мало зависит от того, какой стадии сукцессии соответствует биоценоз. Так, в 2010 г. среди 20 видов нападавших в парке комаров (не считая *Anopheles* и *Culex*) 7 весьма обильных видов известны в Сибири как реальные и потенциальные переносчики возбудителей болезней (*Oc. punctor, Oc. communis, Oc. excrucians, Oc. cantans, Ae. cinereus* и другие). Однако суммарное обилие их особей составляло в березняках, смешанных и сосновых лесах 66.45, 67.9 и 68.4% соответственно.

Флуктуации. Распределив данные по обилию комаров соответственно классификации видов на 4 экологические группы (Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2008), мы определили, как изменялось соотношение этих групп в Припышминских борах в 2008–2010 гг. Оказалось, что на протяжении 3 лет, несмотря на колебания числа полизональных видов комаров (9 → 7 → 9), росло их обилие (24.4 → 35.5 → 39.75%). Виды участвовали в этом по-разному. Так, у *Oc. communis* относительное обилие росло от года к году (5.9 → 9.3 → 12.9%), у *Oc. intrudens* — с 2008 до 2009 гг. (7.9 → 18.9 → 16.75%), у *Oc. excrucians* и *Coq. richiardii* — с 2009 до 2010 гг. (4.0 → 4.46 → 6.9% и 0.67 → 0.43 → 0.75% соответственно). Обилие некоторых малочисленных видов (*Oc. pionips, Oc. pullatus, Ae. vexans*) все три года падало. Разногодичная динамика обилия у интразональных комаров, несмотря на спад числа видов (7 → 4 → 4), отличалась тенденцией к росту (25.6 → 33.8 → 42.5% от всех нападавших за год). Весомым было участие одного

из доминирующих комаров — *Oc. punctor* (24.5 → 32.6 → 39.8%). Тот же вектор характеризовал изменение обилия других интразональных видов, например *Oc. euedes* (0.98 → 0.96 → 2.66). У лесных видов динамика относительного обилия была незакономерной (10.99 → 14.35 → 7.8%) вопреки устойчивости числа видов (5 → 4 → 5). Яркие различия в динамике обилия лесных видов замечены по данным 2009–2010 гг.: у одних видов (*Oc. riparius*: 0.43 → 2.09%) обилие росло, у других (*Cs. alaskaensis*: 4.67 → 0.48%) падало. Вопреки слабым колебаниям числа видов лесо-лесостепных комаров (5 → 4 → 6) их относительное обилие за три года упало (38.9 → 16.4 → 9.96%). Большое значение в этом имел спад обилия *Oc. sticticus* (24.5 → 2.5 → 1.4%). Обилие других комаров существенно упало только с 2009 к 2010 г. (*Ae. cinereus*: 11.0 → 11.05 → 2.9%) и даже росло (*Oc. cantans*: 3.4 → 2.7 → 4.99%). Размах разногодичных изменений обилия полизональной и интразональной групп комаров почти совпал. Доля первых изменялась год от года в 1.12–1.6, а у вторых — в 1.3–1.66 раза. Сильнее колебалась доля лесных комаров (в 1.3–1.83 раза), а еще больше — доля лесо-лесостепной группы комаров (в 1.64–3.9 раза).

Тем не менее эти структуры (соотношения экологических групп комаров), подверженные, как и параметры растительных сообществ (Работнов, 1983; Миркин, 1985), флуктуациям, обладали и некоторой устойчивостью. Вероятная причина этого заключается в том, что на выплод и обилие у моноциклических видов комаров влияют условия не только текущего, но и предыдущего года. Это подтвердил результат кластерного анализа данных по соотношению 4 экологических групп комаров. На дендрограмме, рассчитанной по 8 признакам (число видов, относительное обилие комаров данной группы), выборки 2009 и 2010 гг. образовали кластер и были равноудалены от выборки 2008 г., несмотря на засушливые условия 2010 г.

Соотношения экологических групп при сукцессиях. По материалам маршрутных сборов в мозаичных лесах Ильменского заповедника мы нашли (Некрасова и др., 2007, 2008, 2010), что параметры сообществ комаров изменяются в рядах лесных биоценозов. В Припышминских борах мы изучили эти явления детальнее: в целом за год, по дням и в первую и вторую половины лета три года подряд. Тенденции выявляли на двухмерных графиках (число видов в процентах от общего числа видов комаров / относительное обилие комаров данной группы) и на дендрограммах (результатах кластерного анализа), затем проверяя их достоверность (критерии «достоверности разности долей», Манна-Уитни, Колмогорова-Смирнова, Краскелла-Уоллиса и др.) в программе PAST 196.

Оказалось, что при условном переходе с одной стадии сукцессии на другую (березняки → смешанные леса → сосняки) падает доля видов (с 73 до 62%) и относительное обилие голарктических комаров. Это явление

характерно для спелых, но не для молодых или приспевающих (до 50 лет) посаженных сосняков. В этих лесопосадках число и обилие комаров с голарктическим распространением такое же, как во взрослых березовых и смешанных лесах. Перемены структуры сообществ комаров, обусловленные лесной сукцессией, в разной мере и с разным знаком касаются экологических групп. Так, во вторую половину лета 2010 г. относительное обилие интразональных видов при переходе от березовых к смешанным лесам росло слабо (35.4 → 38.4%). Оно падало до 26.3% к следующей стадии сукцессии, т.е. соснякам.

Другой пример анизотропности «ценотического пространства» — изменения доли комаров полизональных видов. При переходе от березовых лесов к смешанным (по данным за вторую половину лета 2010 г.) она упала с 46.7 до 37.5%, а при переходе к соснякам уже не менялась. Судя по соотношениям разных групп комаров, неравномерность изменения структур сообществ комаров проявляется и на других этапах сукцессии. Так, на дендрограмме, которая построена при кластерном анализе по 10 признакам (числу видов, обилиям комаров 4 экологических групп и голарктических видов) по данным июля-августа 2010 г., наибольшее сходство наблюдалось между сообществами комаров березовых и смешанных лесов. Вместе с комарами сосняков они образовали кластер, весьма удаленный в пространстве признаков от комаров осинника и еще больше от комаров молодого сосняка.

Следовательно, соотношение экологических групп комаров в сукцессионном ряду «березняки → смешанные леса» изменяется меньше, чем в ряду «смешанные леса → сосняки», подтверждая правило сукцессионного замедления. Больше выражены перемены, связанные с возрастом ценоза. Это замечено при сравнении комаров в молодых (посаженных) и спелых сосняках, а также при сравнении молодых (осинник) и спелых лесов из мелколиственных пород. Неравномерность перемен экологической структуры сообществ комаров в ходе сукцессий (демутаций) видна как в первую половину лета, так и за весь теплый сезон года. Сообщества комаров березовых и смешанных лесов разделены в пространстве признаков вдвое меньше, чем те и другие от комаров из сосняков.

При совместном кластерном анализе данных 2008 и 2010 гг. мы обнаружили, что комары из березовых и сосновых лесов в 2008 г. различались сильнее, чем в 2010 г. Одна из причин этого состоит в том, что с 2008 к 2010 г. в березняках в 1.4 раза упало обилие комаров интразональных видов (с 49.03 до 34.7%), а в сосняках почти не изменилось (33.9 → 32.9%). Исчез контраст между березняками и сосняками по доле населяющих их интразональных комаров (в 2008 г. разница в 1.45 раза, а в 2010 г — в 1.05 раза). Тем не менее, разногодичные колебания доли полизональных комаров не повлияли на своеобразие сообществ комаров.

Группы комаров, затронутых сукцессиями. Чтобы выделить и изучить группы видов, по-разному затронутые процессами лесной динамики, проанализировали данные 2008 и 2010 гг., наиболее контрастных по погодным условиям. При этом отделили «общие» («сквозные») виды комаров, найденные приблизительно с одинаковой частотой в биотопах смежных в сукцессионном ряду биоценозов (березняки → смешанные леса, смешанные леса → сосняки), от видов, более присущих тому либо другому лесу. Встречаемость каждого вида определили для первой, второй половин лета и всего сезона 2010 г. в смешанных лесах — по 20, 22 и 42 спискам, в сосняках — по 18, 22 и 40 спискам соответственно. Виды, чьи координаты были близки биссектрисе прямого угла графика, считали общими. Виды, у которых встречаемость в одном биогеоценозе на 30% и больше превышала встречаемость в смежном биоценозе, считали «присущими» (характерными) первому биогеоценозу.

Такой же анализ провели по данным об относительном обилии. Применив методы непараметрической статистики и критерий χ^2, выделенные группы комаров сравнили по длительности лёта за летний сезон, по известным из литературы абиотическим условиям, необходимым для развития личинок, по числу занимаемых на Урале природных зон, соотношению экологических групп и другим характеристикам.

Благодаря этому нашли немало случаев, когда ценотически разные группы комаров существенно различались по другим признакам. Так, по данным для второй половины лета 2010 г. нашли, что личинки видов, имаго которых встречались чаще в смешанных лесах, чем в сосняках (*Oc. punctor, Oc. pionips, Oc. diantaeus, Ae. cinereus, Oc. intrudens, Cs. alaskaensis* и др.), обитают в водоемах с более прохладной водой, чем у соответствующих этой стадии сукцессии «сквозных» видов *Oc. cantans, Oc. excrucians и Coq. richiardii* (p = 0.03, критерий Колмогорова-Смирнова). У комаров, встречаемость которых выше в смешанных лесах, чем в березовых, длительность лёта (в среднем 50.75 дней) в 1.66 раза выше (p = 0.047, тот же критерий), чем у соответствующих «сквозных» видов (30.5 дней). В 2008 г. она была выше, чем у «сквозных» видов (65.6 > 49.8 дней), также и у комаров, более часто встречающихся в березняках, чем в смешанных лесах. В мае–июне 2010 г. «сквозные» виды существенно отличались (p = 0.02; критерий χ^2) от «характерных» также и по соотношению экологических групп: отсутствию среди них лесных видов, меньшей доле полизональных, большей доле интразональных видов.

Итак, заметен комплекс свойств, которыми комары, более характерные для одного из смежных биоценозов сукцессионного ряда, отличаются от поровну распространенных в смежных биоценозах комаров. Интересные осо-

бенности также нашли у групп комаров, выделенных для нереализуемого (из-за необратимости таких сукцессий) перехода от сосняков к березнякам. Оказалось, что в этом теоретическом случае личинки «сквозных» видов комаров предпочитают, судя по публикациям, более нейтральную и слабощелочную среду (среднее pH = 7.6), чем личинки видов (pH = 6.7), которые менее обычны в сосняках, чем в березняках. Продолжение исследований может показать, вызваны ли такие различия комаров разными почвенными условиями лесов и какое значение они имеют для направленности и необратимости лесных сукцессий.

Сравнение с другими биогеоценозами. В Припышминских борах фауна комаров отличается от фауны южной тайги Свердловской и Челябинской областей бóльшим обилием лесо-лесостепных и интразональных видов. Мы обнаружили (Некрасова и др., 2008), что пик разнообразия сообществ комаров и, значит, их аллергенного потенциала и воздействия на людей в южной тайге (возле Нижнего Тагила) приходится на конец июля–начало августа. Однако в северной тайге Свердловской области доля лесо-лесостепных комаров отличалась устойчивостью, а сезонные колебания обилия комаров лесных и тундрово-лесных видов — большей амплитудой. Следовательно, сезонные колебания структурного разнообразия и аллергенного потенциала кровососущих комаров зависят от географического положения лесов и от стадии сукцессии, которую претерпевают эти леса. В однотипных биогеоценозах разных лесов Предуралья и Урала есть схожие, а есть и зависящие от региона (Средний и Южный Урал) соотношения экологических групп комаров. Кроме того, в широтном ряду — от Бузулукского бора к Припышминским борам — растут различия между выборками комаров, взятых в разных лесах (сосновых и сосново-березовых) одной и той же охраняемой территории. Контраст особенно велик в Припышминских борах. В ту же сторону (на северо-восток) растут различия сообществ комаров, выявляемые индексами Жаккара (Некрасова и др., 2009). Это явление может быть примером зависимости лесной динамики сообществ комаров от природно-зонального положения островных лесов, а также следствием антропогенной деградации Бузулукского бора (более 40% площади; Ковтун, 2009).

Таким образом, изучив видовую и экологическую структуры сообществ кровососущих комаров в Припышминских борах, мы определили, какие параметры сильнее зависят от сезонных и разногодичных колебаний внешних условий, характеризуя лесную динамику (смену пород в ходе демутаций и искусственного лесовосстановления), а какие — устойчивее, но отражают географическое своеобразие всей мегаэкосистемы. Сравнивая сообщества в смежных по стадиям сукцессии биоценозах — березовых, смешанных и сосновых лесах, обнаружили, что некоторые перемены свойств сообществ согласно правилу сукцессионного замедления чаще и ярче выражены на

одном этапе сукцессии (березовые смешанные леса), а другие — на следующем. При этом обнаружили интересное явление интерференции. Оказалось, что яркость, знак и скорость перемен параметров сообществ комаров в ряду биоценозов зависят от сезонных и разногодичных изменений видовых, экологических и доминантных структур сообществ комаров. Новые закономерности проявились также в поддержании экологического разнообразия состава доминантов, в стабильности или переменах рангов видов комаров в ряду биоценозов, в сезонных колебаниях разнообразия сообществ и соотношений между экологическими группами комаров, в сопряженности сезонных перемен с явлениями другого масштаба — разногодичными флуктуациями ценозов и вторичными сукцессиями. Некоторые закономерности, неслучайные соотношения экологических групп комаров и неодинаковое ценотическое «поведение» ряда видов предположительно можно считать причастными к динамической устойчивости маловидовых (2–12) олигодоминантных сообществ комаров, функционирующих в сравнительно стабильных от года к году лесных экосистемах.

Эти закономерности могут быть аргументами в пользу целостности сообществ. Напротив, индивидуальность ценотического «поведения» видов, корреляции их характеристик с другими свойствами (полизональностью, сроками и длительностью лёта, моно- и полицикличностью, необходимыми личинкам абиотическими условиями и др.), непостоянный состав «сквозных» и «присущих» смежным в сукцессионном ряду биоценозам групп комаров говорят не в пользу дискретности сообществ. Они свидетельствуют о большой разнородности ценотического «поведения» комаров *Ochlerotatus*, присвоение родового статуса которым вызвало споры (Reinert, 2000; Savage, Strickman, 2004; Black, 2004).

Соотношения межвидовой изменчивости комаров по ценотическим и физиологическим признакам. Выбор местообитания считают одной из основополагающих концепций экологии и одной из важнейших функций поведения. Это интегрированный результат поведенческих актов особей и демографических откликов популяции (Хански, 2010). Он является условием дифференциального использования видами территорий и экологических ниш.

Несмотря на огромное количество публикаций о выборе разными животными местообитаний, факторы и обстоятельства выбора кровососущими комарами мест для размножения и пребывания изучены слабо, в основном для некоторых эпидемиологически опасных видов. Такое положение дел несоизмеримо с большим числом видов этого семейства, а также со значением комаров в биоценозах и для здоровья человека. Пока что на территории бывшего СССР идет накопление сведений по этому вопросу, главным образом о приуроченности личинок комаров к тем или иным биотопам и

водоемам. Делают попытки классифицировать виды комаров по ограниченному набору имеющих к этому отношение альтернативных или условно подразделяемых по величине признаков и свойств, характеризующих место пребывания личинок — стенотопности или политопности (Волкова, 2008; Волкова, Терешкина, 2009; Редькина и др., 2007; Gadzhieva, 2008), термофильности, эвригалинности и т.д. (Кухарчук, 1981).

Однако даже для широко распространенного, имеющего немалое медицинское значение и давно изучаемого малярийного комара *An. messeae* известно немало случаев, когда его личинки развиваются не только в стоячих водоемах среди зарослей растительности, но, что менее характерно, в незаросших временных весенних водоемах. Личинки этого комара попадались нам в середине лета во временных, быстро высыхающих лужах на обочине улиц Екатеринбурга, т.е. в местах, где не могло быть домашнего скота. Также их встретили в лужах на дороге близ дер. Зуяково в Башкортостане и в небольших ямах в глине около оз. Большое Щучье в Ново-Илецком районе на юге Оренбургской области.

Эти «уклонения» от описанного в учебниках «стандартного» образа жизни комаров можно объяснить существованием комплексных адаптаций, общих для видов одного рода и соответствующих формуле закона гомологических рядов Н.И. Вавилова. У малярийных комаров они допускают межвидовую изменчивость выбора самками биотопов в сравнительно широком диапазоне: от *An. plumbeus* (его личинки живут в водоемах, лишенных растительности) к промежуточному варианту — *An. claviger* и *An. superpictus* (их личинки живут в заросших и незаросших водоемах) до крайнего варианта — *An. pulcherrimus*; его личинки живут в водоемах с растительностью (Беклемишев, 1944). Одной из причин внутривидовой изменчивости кровососущих комаров по величине эврибионтности, вероятно, является то, что, по выражению английских экологов (Бигон и др., 1989, стр. 17), организмы не приспособлены ни к настоящему, ни к будущему, а «являют собой живые следствия своего прошлого», пройдя, как через фильтр, сквозь условия прошлого и будучи адаптированными к условиям нынешним лишь постольку, поскольку последние сходны с условиями прошлыми. Сообразуясь с условиями биотопа, года и сезона и расстояния от места кровососания до подходящего водоёма, самка комара откладывает яйца в него или по краям будущего (в следующем году) временного водоема, уже на этом этапе занимая некоторую часть фундаментальной ниши вида, возможность использовать которую появилась в эволюционной истории данного таксона.

Раньше мы показали, что кровососущие комары южной тайги Урала весьма разнообразны по экологической специализации, экологическим возможностям и предпочтениям (Некрасова и др., 2008). Среди них есть лесные, интразональные, термофильные, эвриионные, эвригалинные и другие виды.

Эти свойства наряду с многими другими проявлениями индивидуальности видов — реакциями личинок на повышенную плотность населения, разнообразием температурных порогов вылупления яиц, полицикличностью, автогенностью, влаголюбивостью, качественно разными особенностями фенологии, размножения, поведения при опасности, при поиске кратковременного хозяина или места для откладки яиц — позволяют комарам на протяжении миллионов лет выполнять свою биоценотическую роль по перераспределению вещества и энергии, поддерживая, кроме того, видовое разнообразие сообществ паразитов (Балашов, 2009). Вследствие сложнейших эволюционных и развитийных процессов — формирования системных адаптаций (Озернюк, 2003), адаптивных компромиссов (Расницын, 2005), гетеробатмии, конфликтно-целевого характера живых объектов — селфинга (Лекявичус, 1986), «платы за адаптацию» и др. — межтаксонное разнообразие признаков и комплексных адаптаций кровососущих комаров, вероятно, структурировано. Оно может быть условно представлено множеством положительных и отрицательных корреляций. Поиск корреляций и причин их возникновения может послужить изучению структурного разнообразия сообществ кровососущих комаров в новых аспектах, а также прогнозированию появления сообществ комаров с новыми свойствами, т.е. более опасных для людей или более устойчивых к мерам ограничения их численности.

На разведочном этапе исследований в этом направлении могут быть полезными даже ориентировочные оценки межвидового разнообразия комаров по корреляции между видовыми признаками, даже если использованы известные из публикаций усредненные параметры условий обитания личинок комаров России и Казахстана, хотя эти параметры могут не вполне соответствовать условиям конкретного биоценоза или серии биотопов.

Приведем примеры корреляций, выявленных между признаками личинок и имаго кровососущих комаров. Расчеты провели по данным о средних (оптимальных?) и крайних значениях гидрохимических параметров в местах развития личинок (см. табл. 3 приложения) и, с другой стороны, по отдаленным результатам жизнедеятельности популяций личинок — ценотическим параметрам нападающих имаго: их относительной численности и распределению комаров на местности, характеризуемому индексом встречаемости.

Оказалось, что наличие и характер корреляций зависят, во-первых, от биоценоза — соснового, берёзового либо другого леса, лесостепного биоценоза, болота либо луга, а во-вторых, от природной зоны, где были пойманы комары. Характер и сила таких связей между признаками могли быть, вероятно, иными, если бы в качестве аргумента взять не усредненные по каждому из видов сведения о необходимых ему гидрохимических условиях, а непосредственные результаты измерений, сделанных в данных биоценозах.

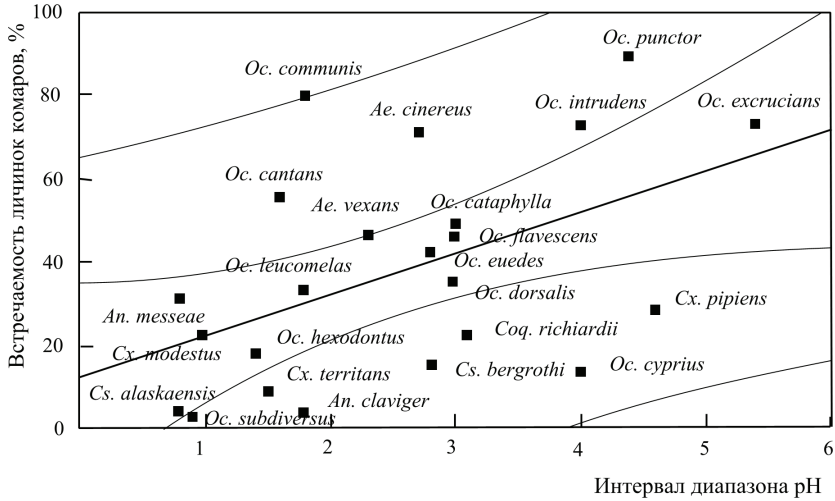

Рис. 26. Зависимость встречаемости личинок комаров от показателя разности между максимальной и минимальной pH среды в сосняках Среднего Урала

На рис. 26 показана зависимость между встречаемостью комаров в сосновых лесах южной тайги Среднего Урала и одним из абиотических параметров водной среды в местах обитания личинок — диапазоном pH, т.е. разницей между максимальными и минимальными значениями.

Эту связь между двумя характеристиками изучили для 23 видов комаров, для которых были известны средние (вероятно, близкие оптимальным) и предельные величины pH в местах развития личинок (см. гл. 3). Линия регрессии, отображающая зависимость индекса встречаемости вида от диапазона pH, соответствует линейной функции $Y = a X + b$, где $a = 0.11$; $b = 11.97$; величина коэффициента корреляции $r = 0.50$, а уровень значимости $p = 0.014$.

Даже одна эта функциональная зависимость иллюстрирует сразу несколько явлений: 1) встречаемость в биотопах южной тайги в среднем больше у эвриионных видов комаров; 2) виды комаров с широкими пределами pH в водоемах, где развиваются личинки, более разнообразны по частотам встречаемости в светлохвойных лесах, нежели стеноионные; 3) в правом верхнем и в нижнем углах рисунка сгруппированы комары, принадлежащие разным зоогеографическим комплексам, разным родам и различающиеся между собой по экологической специализации. В левом нижнем углу отмечены редкие стеноионные виды. Здесь же близко друг к другу оказались координаты тундро-лесного комара *Oc. hexodontus*, полизональ-

ного малярийного комара с большим ареалом *An. messeae*, двух интразональных представителей разных зоогеографических комплексов *An. claviger* и *Cx. territans*, а также циркумполярного голарктического и типичного для лесной зоны крупного комара *Cs. alaskaensis*, зимующего на взрослой стадии.

Работая в сосновых лесах Среднего Урала, где взяли выборки комаров, мы показали (Некрасова и др., 2008), что, судя по межбиотопической изменчивости обилия, наиболее устойчивым при переходе от биотопа к биотопу и в разные половины лета является относительное обилие у комаров *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Oc. excrucians* (Некрасова и др., 2008, гл. 4). Для этих же комаров хорошо видно (см. рис. 26), что они, отличаясь от других видов высокой встречаемостью в сосняках, чуть ли не в три раза различаются между собой способностью выдерживать колебания pH (*Oc. communis* и *Oc. excrucians*). Имеется также соответствие между эвриионностью комаров и реакциями личинок на повышенную плотность населения. В гл. 3 этой книги мы выделили три группы видов, у которых выживаемость личинок в опытах сильно, средне и слабо зависела от повышенной плотности. На приведенном выше графике (см. рис. 26) видно, что у комаров первой группы (*Oc. dorsalis*, *Oc. flavescens*, *Cx. pipiens*) диапазон pH, выдерживаемый личинками (от 3 до 4.6 на абсциссе) вдвое шире, чем у комаров второй группы, умеренно реагирующих на повышенную плотность населения (*Oc. communis*, *Oc. cantans*, *Cs. bergrothi*). Видно также, что названные виды комаров гораздо сильней, чем виды первой группы, различаются между собой встречаемостью личинок в водоемах. Они, кроме того, относятся к другим эколого-географическим группам (лесо-лесостепные и лесной виды), чем комары первой группы, в которую входят два полизональных вида и один интразональный.

Таким образом, найдены интересные соответствия между величинами биологических и экологических (согласно классификации Миркина и др., 2001) признаков комаров на личиночной и взрослой стадиях. Они не случайны, хотя по-разному проявляются в лесных биоценозах. Проиллюстрируем это на примере других биогеоценозов и других параметров водной среды, где развиваются личинки комаров.

На рис. 27 показано, как соотносится встречаемость комаров в биотопах Джабык-Карагайского бора с известными из публикаций данными о диапазоне (разница между максимальным и минимальным значениями) pH воды, при котором могут развиваться личинки тех же видов.

В этом большом лесном массиве, окруженном степью, видовой состав и доминантная структура сообществ комаров другие, чем в южной тайге Среднего Урала. Индексы встречаемости (Беклемишев, 1970) комаров в этом бору варьируют в меньших пределах. Тем не менее корреляция между шириной диапазона pH, в котором возможно развитие личинок этих видов, и встре-

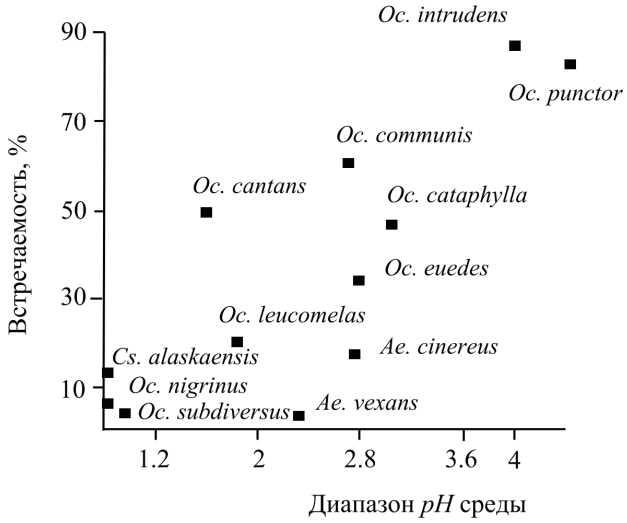

Рис. 27. Связь между диапазоном pH в местах развития личинок и встречаемостью имаго комаров в Джабык-Карагайском бору.
$r_{Spearman} = 0.72; p = 0.008$

чаемостью комаров в биотопах Джабык-Карагайского бора немного сильнее, чем в сосняках Среднего Урала ($r_{Spearman} = 0.72$; $p = 0.008$). Если обратить внимание на экологическую специализацию комаров, можно видеть, что эвриионность (при диапазоне pH от 2.8 у *Oc. euedes* до 4.4 у *Oc. punctor*) у личинок комаров интразональной группы, так же как их встречаемость, в среднем немного выше, чем у полизональных комаров (ширина диапазона pH от 2.3 у *Ae. vexans* до 4 у *Oc. intrudens*). Координаты, соответствующие величинам признаков лесных и лесо-лесостепных комаров, сгруппированы в левом нижнем углу графика. Стеноионность этих комаров (ширина диапазона pH от 0.8 до 1.8) соответствует их малой распространенности в Джабык-Карагайском бору и сравнительно небольшому обилию. То же касается и полизонального представителя другого, чем *Ochlerotatus*, рода комаров — *Aedes vexans*.

Изучая связи между средними величинами pH и ценотическим параметром комаров в биогеоценозах других широт — на юге Оренбургской области (рис. 28), мы выявили лишь одну тенденцию ($r_{Spearman} = -0.415$; $p = 0.14$) корреляционной зависимости: средние величины pH, характерные для мест обитания личинок, слабо коррелируют со встречаемостью нападающих имаго.

На корреляционном поле, отражающем соотношение между средней активной реакцией воды, вероятно, близкой к оптимальной для личинок

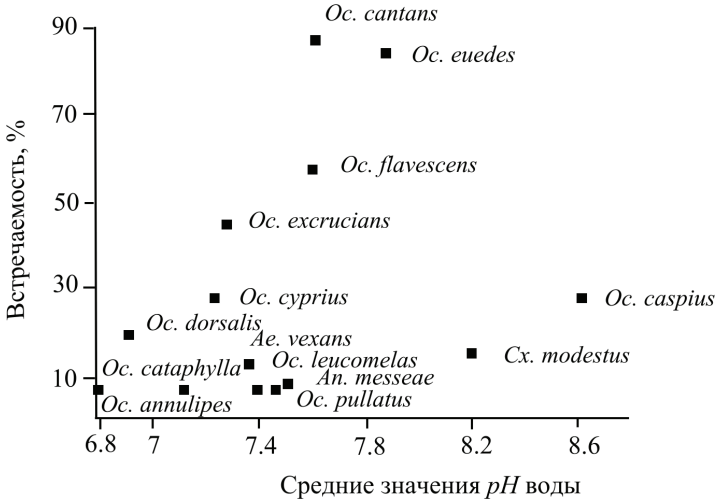

Рис. 28. Среднее pH, пригодное для развития личинок комаров, и встречаемость имаго на маршруте вдоль р. Илек.
$r_{Spearman} = -0.415; p = 0.14$

этих видов величине, и, с другой стороны, встречаемостью комаров в биотопах вдоль р. Илек, видно, что расположение координат видов, принадлежащих к разным экологическим группам, иное, чем в приведенных выше примерах. В этих местах вдоль границы пойменного леса и степи и границы с Казахстаном среди нападающих имаго почти нет видов, личинки которых являлись бы обитателями кислых вод с pH от 3.4 до 6.95, кроме *Oc. annulipes* и *Oc. dorsalis*. Есть два вида комаров, личинки которых населяют нейтральные воды с pH в пределах 6.95–7.3 — *Oc. cataphylla* и *Oc. cyprius*. Встречаемость их в этих пойменных лесах невелика. У остальных 9 видов комаров встречаемость варьирует в широких пределах. Их личинки, судя по данным из публикаций, живут в России и Казахстане в щелочных водах с pH 7.3 и выше.

Есть данные о том, что комары *Oc. communis* и *Oc. intrudens*, изобилуя в водоемах при pH 6–6.8, при повышении этого показателя до 6.8 представлены меньшим числом личинок. Плотность населения их личинок на квадратный метр падает, хотя ни один из 13 видов комаров, изученных в Дарвинском заповеднике, не встречался в массовом количестве в водоемах с pH ниже чем 5.0. «Даже *Oc. punctor* — обитатель торфяных болот, воды которых имеют повышенную кислотность (pH 4.2–5,5), встречается в них всегда только в среднем числе» (Сазонова, 1959, стр. 276). О.Н. Сазонова

(1959) сделала вывод, что *Oc. punctor* в лесной полосе приспособился к жизни в водоемах с кислой реакцией среды (до 3.2) лишь потому, что там отсутствуют другие виды, но эти крайние условия не являются для него оптимальными. Такой же вывод можно сделать и в отношении *Oc. communis* — эвритопного, полизонального и ранневесеннего голарктического комара, если сравнить данные О.Н. Сазоновой о величинах pH в биотопах с личинками *Oc. communis* (диапазон от 5 до 7.45, т.е. от кислого до щелочного). По-видимому, размер реализованной этими комарами ниши сильно зависит как от состава сообщества, так и от характера биогеоценоза.

В распределении координат видов на рис. 28 видна интересная особенность: у полизональных комаров они образуют группу в левом нижнем углу графика, тогда как ценотические и «гидрохимические» параметры интразональных и лесо-лесостепных видов сильно варьируют. Две эти экологические группы видов комаров *Ochlerotatus*, предпочитающих щелочные воды для развития личинок, составляют основное ядро фауны комаров в степных приречных биоценозах. На том же корреляционном поле видны и другие группы, выделяемые по соотношению гидрохимического параметра с ценотическим. Первая объединяет *Oc. cantans*, *Oc. euedes* и *Oc. flavescens*. Вторая группа включает *Ae. vexans*, *Oc. pullatus*, *Oc. leucomelas*, *Oc. cyprius* и *An. messeae*. В состав третьей группы входят *Oc. caspius* и *Cx. modestus*. Комары первой и третьей групп, личинки которых обычны в щелочных средах, сильно различаются между собой по встречаемости нападающих имаго. У комаров второй группы встречаемость нападающих имаго, вылетающих из нейтральных и слабощелочных водоемов, столь же невелика, как у комаров третьей группы. Это соответствует весьма небольшому обилию таких комаров в степной местности и указывает на спорадическое распределение их от биотопа к биотопу.

Водоемы, в которых развиваются личинки и куколки комаров, имеют большой диапазон минерализации — от 0.07 до 70.8 $^{o}/_{oo}$ (Кухарчук, 1981). Л.П. Кухарчук (1981) подразделила 30 видов кровососущих комаров Сибири на три группы. Личинки видов первой группы переносят небольшое содержание солей (от 0.07 до 0.77 $^{o}/_{oo}$). Личинки второй выдерживают среднюю степень минерализации (от 0.11 до 3.64 $^{o}/_{oo}$), а в третьей группе представлены наиболее солевыносливые виды. Они выдерживают минерализацию воды от 0.11 до 8.36 и даже 70.8 $^{o}/_{oo}$. У некоторых из солевыносливых видов, как, например, у *Oc. dorsalis* и *Oc. stimulans*, толерантность к повышенным концентрациям растворов NaCl обнаружена в экспериментах (Kardatzke, 1980).

Рассмотрим, как коррелирует диапазон минерализации воды, пригодный для развития личинок, со встречаемостью взрослых комаров и одинаково ли выражены эти статистические связи между параметрами в разных биогеоценозах.

На рис. 29 показано соотношение между диапазонами минерализации воды (в промилле), характерными для личинок каждого из видов комаров, и встречаемостью их имаго в Санарском бору.

Тенденция отрицательной корреляции между этими показателями всех 12 видов оказалась недостоверной ($r_{\text{Spearman}} = -0.54$; $p = 0.07$), вероятно, из-за небольшого числа видов, для которых были известны данные о характеристиках их биотопов. Если рассмотреть параметры видов для отдельных экологических групп, можно видеть, что с приемлемым для вида диапазоном минерализации воды больше всего связана встречаемость интразональных видов. Она выше всего у комаров, личинки которых живут в водоемах с небольшой степенью солености (*Oc. euedes*, *Oc. punctor*). Невелика встречаемость у интразонального *Oc. flavescens* (он отмечен меньше чем в трети выборок) и совсем мала у *Cx. p. pipiens* — широко распространенного по планете интразонального и орнитофильного комара, способного проходить развитие в весьма разнообразной водной среде (Виноградова, 1997) и лишь в редких случаях нападающего на людей.

Слабо выраженная связь между диапазоном солености воды в местах развития личинок и встречаемостью имаго никак не объясняется различиями видов по способности переносить ту или иную степень минерализации, хотя две из четырех групп видов, выделенных Л.П. Кухарчук (1981) — вторая и третья, заняли непересекающиеся места в пространстве этих признаков.

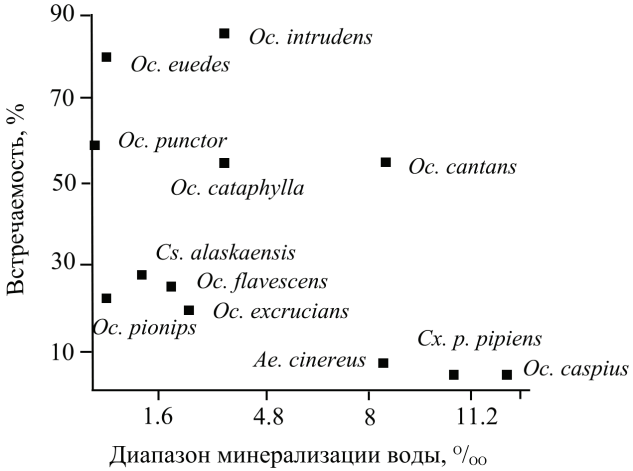

Рис. 29. Связь между диапазоном минерализации воды в местах развития личинок комаров и встречаемостью видов имаго в Санарском бору.
$r_{Spearman} = -0.54$; $p = 0.07$

В нем же оказались разделенными друг от друга группы интразональных (*Oc. euedes*, *Oc. punctor*, *Oc. cataphylla*, *Oc. flavescens*) и лесо-лесостепных комаров (*Oc. cantans*, *Oc. caspius*, *Ae. cinereus*).

Совсем иную, чем в Санарском бору, *U*-образную зависимость между такими же показателями мы обнаружили для комаров, пойманных вдоль р. Илек (рис. 30).

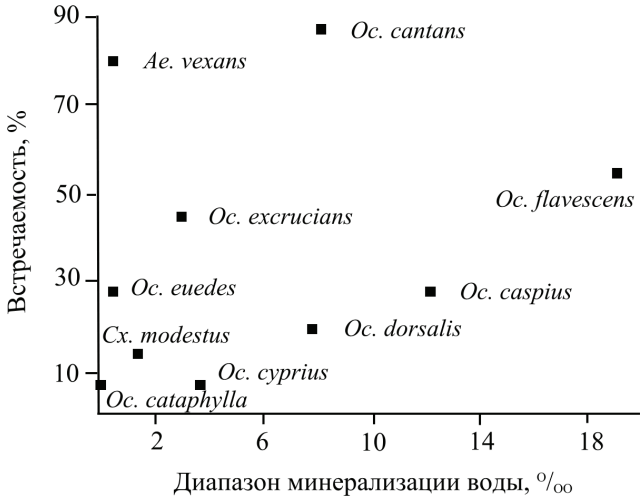

Рис. 30. Диапазон минерализации воды, выдерживаемый личинками комаров, и встречаемость имаго на маршруте вдоль р. Илек

При большем, чем для комаров Санарского бора, разнообразии диапазонов минерализации воды, известных для этих видов комаров, ценотические параметры комаров зависят от этих гидрохимических условий неоднозначно. Среди нападающих на человека комаров высокая встречаемость в серии взятых на маршруте выборок наблюдается для тех комаров (*Ae. vexans*, *Oc. cantans*, *Oc. flavescens*), разница между крайними значениями минерализации воды для жизни личинок которых различается в 4–9 раз. В отличие от Санарского бора левой части *U*-образной кривой на графике больше соответствуют координаты параметров полизональных видов комаров. Изученные биоценозы этой степной зоны отчасти похожи на островные боры в лесостепи, которые мы обследовали к северу отсюда. Однако, в отличие от Санарского бора (средняя лесостепь) дистанции между координатами лесостепных видов *Oc. cantans* и *Oc. caspius* на этом графике больше, чем это видно на графике для таких же комаров Санарского бора. Сравне-

ние с результатами классификации комаров Сибири по характерной для них степени минерализации воды, где живут личинки (Кухарчук, 1981), показало, что встречаемость имаго у эвригалинных видов (*Oc. cantans*, *Oc. flavescens*) у р. Илек выше, чем у видов первой и особенно второй групп, выделенных Л.П. Кухарчук.

Активная реакция среды имеет большое значение в распределении водных насекомых. Хотя для личинок комаров этот фактор не считают первостепенным, существенное влияние на жизнь личинок комаров оказывает и pH воды (Кожанчиков, 1961). Значение содержания солей в воде для жизни насекомых во времена И.В. Кожанчикова было изучено меньше. Тем не менее о значении этого фактора в эволюции кровососущих комаров и в дифференциальном использовании ими экологических ниш свидетельствует большая межвидовая изменчивость средних и особенно максимальных величин минерализации воды, при которых идёт нормальное развитие личинок комаров даже одного и того же рода *Ochlerotatus* (см. табл. 10 в гл. 2). Гораздо большее значение для воспроизводства населения комаров имеют температурные факторы. Температурный фактор считают одним из основных факторов, влияющих на комаров. Территориальные различия климатических условий влияют на качественный и количественный состав комаров, особенно в высоких широтах (Кровососущие членистоногие..., 1980). Сумму полученных температур, продолжительность безморозного периода, летние заморозки, межвидовую изменчивость комаров по термофильности и вызванные климатом колебания границ ареалов комаров — всё это пытаются учитывать, прогнозируя численность и распространение кровососущих комаров, совершенствуя тактику ограничения их численности.

Раньше мы показали, как зависят от зонально-климатических условий число видов в фаунах и некоторые характеристики разнообразия сообществ кровососущих комаров Уральского региона (Некрасова и др., 2008). Первопричиной этих явлений, несомненно, являются адаптации комаров к зонально-климатическим условиям, которые определяет распределение тепла на планете. Приведем примеры вероятного и опосредованного влияния температуры на параметры кровососущих комаров на ценотическом уровне.

На рис. 31 и 32 можно видеть, как зависит от температуры воды в местах развития личинок (по данным табл. 3 приложения) встречаемость нападающих комаров в разных биотопах Джабык-Карагайского и Бузулукского боров.

Связь между этими параметрами для комаров Джабык-Карагайского бора отрицательная ($r_{\text{Spearman}} = -0.70$; $p = 0.016$), а график ее изображен кривой линией (см. рис. 31). Влево от среднего для 24 видов *Ochlerotatus* значения оптимальной для личинок температуры воды (15.5 °C) из комаров Джабык-Карагайского бора отклоняются в сторону меньших значений

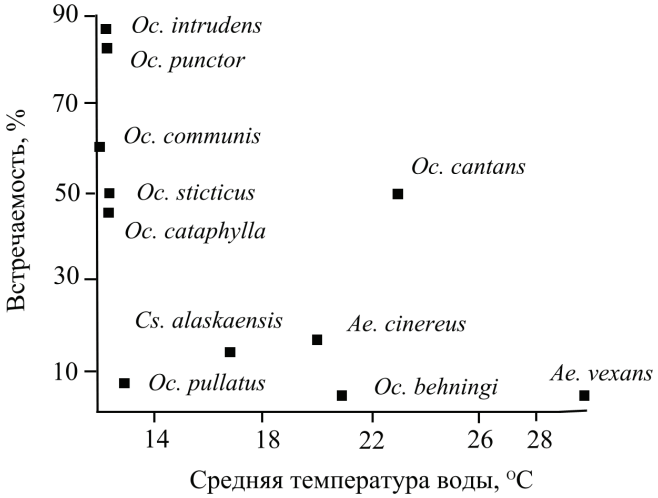

Рис. 31. Связь между оптимальной температурой воды в местах развития личинок комаров и встречаемостью имаго в Джабык-Карагайском бору.
$r_{Spearman} = -0.703; p = 0.016$

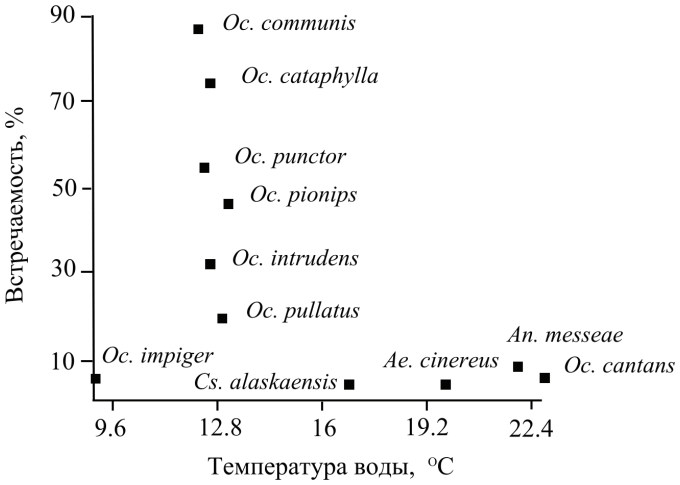

Рис. 32. Связь между оптимальной температурой воды в местах развития личинок комаров и встречаемостью имаго в Бузулукском бору.
$r_{Spearman} = -0.57; p = 0.068$

температуры шесть видов *Ochlerotatus*: *Oc. intrudens*, *Oc. punctor*, *Oc. communis*, *Oc. sticticus*, *Oc. cataphylla* и *Oc. pullatus*. Встречаемость в списках (т.е. от биотопа к биотопу) у этих преимущественно олиготермофильных комаров варьирует в широких пределах — от максимальной у *Oc. intrudens* и *Oc. punctor* до минимальной у *Oc. pullatus*. Экологическая специализация, т.е. принадлежность к одной из четырех групп, выделенных нами на основании распределения комаров по Уральскому региону (Некрасова и др., 2008), при этом не имеет решающего значения, поскольку полизональные комары имели высокие (*Oc. intrudens*), средние (*Oc. communis*) и низкие значения индекса встречаемости (*Oc. pullatus*). На удивление, в этом окруженном степью бору, сильно горевшем в 1975 г., встречаемость термофильных комаров, даже из лесо-лесостепной группы видов была средней и совсем небольшой (*Ae. cinereus*, *Ae. vexans*, *Oc. behningi*, *Oc. cantans*). Корреляции, выявляемые статистическими методами, не означают причинно-следственных связей и имеющей непосредственный биологический смысл функциональной зависимости между параметрами. Они лишь означают, что некоторая часть изменчивости одного параметра соответствует изменчивости другого и может объясняться действием одной причины, действовавшей в прошлом или настоящем. Тем не менее, глядя на этот график, можно заключить, что ни термофильность комаров, ни отношение к экологической группе (лесо-лесостепной, интразональной либо к другой) не дает им решающего преимущества. Это выражается в сильной изменчивости такого ценотического параметра, как встречаемость имаго, который, вероятно, соответствует равномерному или спорадическому распределению комаров на местности в соответствии с распределением подходящих биотопов и со стратегией поиска этими микрохищниками своих жертв.

Картина, подобная описанной, обнаружена не во всех изученных нами островных борах Южного Урала. Например, в Санарском бору тенденция отрицательной зависимости индекса встречаемости имаго от средних температур в местах обитания личинок в России была недостоверной ($r_{\text{Spearman}} = -0.41$, $p = 0.14$). Не обнаружили мы достоверной корреляции между такими же параметрами и в Припышминских борах. Несмотря на другую, чем в Джабык-Карагайском бору, историю фауны, другие набор видов комаров и интенсивность былого воздействия человека на леса Бузулукского бора, в нем мы также заметили почти достоверную связь между температурой воды в биотопах личинок и встречаемостью имаго (см. рис. 32; $r_{\text{Spearman}} = -0.57$; $p = 0.068$). В этом бору, окруженном степью, обращают на себя внимание высокая встречаемость имаго у олиготермофильных интразональных комаров *Oc. cataphylla* и *Oc. punctor*, низкая встречаемость термофильных лесо-лесостепных *Ae. cinereus*, *Oc. cantans* и лесных комаров *Oc. impiger* и *Cs. alaskaensis*, большое разнообразие по индексам встречае-

мости среди полизональных видов и весьма высокое у двух видов интразональных комаров (*Oc. cataphylla*, *Oc. punctor*).

Приведенные выше графики и уравнения показывают, что между разнообразием требований к условиям среды, необходимым комарам для развития личинок, и межвидовой изменчивостью одного из ценотических параметров — встречаемостью имаго, имеются соответствия. Это значит, что пространство соотношений между такими параметрами тоже структурировано, как и пространство соотношений между ценотическими параметрами — встречаемостью и обилием комаров. Связи, выявленные таким способом, статистические, а не причинно-следственные. Однако они могут указывать на некоторые ограничения в пространстве признаков и связанные с этим функциональные зависимости, регулирующие жизнедеятельность сообществ комаров.

Выявить эти зависимости нам удавалось не для каждого сочетания параметров, характеризующих температурные и гидрохимические условия, необходимые комарам этих видов. К числу причин отсутствия корреляций можно отнести географическую изменчивость видовых признаков комаров, т.е. не полную пригодность для расчетов данных, взятых нами из публикаций и усредненных. Ими могли быть слишком небольшой диапазон межвидовой изменчивости некоторых параметров, а также особенности биогеоценоза, где изучали видовой состав и ценотическое положение комаров. Не в каждой природной зоне тот или иной вид комара находится в оптимальных условиях. Это отражается в U-образных широтных градиентах числа видов, в географической изменчивости индексов разнообразия сообществ, в зональных ограничениях в распространении того или иного вида комара на север, юг или восток (Некрасова и др., 2008).

Сравнивая фауны кровососущих комаров с севера на юг вдоль Уральского региона (Некрасова и др., 2008), мы заметили, как резко меняются частоты встречаемости ряда видов комаров от лесной зоны к лесостепи и степи. Эти зоны служат своеобразной границей распространения некоторых комаров от Урала в сторону полупустынь и пустынь. Здесь резко обрывается или сведено до минимума распространение комаров *Ochlerotatus cyprius, Oc. diantaeus, Oc. euedes, Oc. hexodontus, Oc. intrudens, Oc. nigrinus, Oc. pionips, Oc. pullatus, Oc. punctor, Oc. riparius, Oc. sticticus, Culiseta alaskaensis, Cs. bergrothi, Cs. morsitans, Cs. ochroptera, Anopheles claviger* (широко распространенный в лесах Европы, а после большого перерыва и в горах Тянь-Шаня), *Culex territans* и *Cx. torrentium*. Для других комаров (*Oc. cantans, Oc. excrucians, Oc. flavescens, Ae. cinereus, Cx. modestus*) этот климатический и ландшафтный рубеж не является границей. Он служит барьером при продвижении к югу преимущественно для видов с голарктическим

распространением (11 видов по сравнению с 8 палеарктическими), особенно для лесных видов (Вигоров, Некрасова, 2009).

Собранный нами в последние годы материал по островным борам Челябинской области и другим охраняемым территориям Южного и Среднего Урала позволяет детальнее рассмотреть не только широтные перемены в фаунах комаров, но также изменение параметров сообществ.

Обратим внимание на структуру доминирования, свидетельствующую о разнообразии ценотических ответов на широтно-зональное изменение условий и неравномерном распределении ресурсов и других условий, оптимальных для доминирующих видов.

В табл. 11 показано, какие виды комаров Среднего и Южного Урала остаются доминантами, становятся ими или выходят из их числа по мере продвижения к югу.

Хорошо видно, как в череде изученных с севера на юг боров сохраняется доминантное положение некоторых из интразональных видов комаров (*Oc. punctor, Oc. flavescens, Oc. cataphylla*). Похожим образом сохраняют свои преимущества и полизональные комары *Oc. intrudens* и *Oc. communis*. Наряду с ними, начиная с северной части Челябинской области, в число доминан-

Таблица 11. *Доминантные виды комаров в различных лесах Среднего и Южного Урала*

Виды	Леса и лесостепи										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Ochlerotatus sticticus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Oc. cataphylla	–	–	–	+	+	–	–	–	+	–	–
Oc. communis	+	–	+	+	–	–	+	–	–	+	–
Oc. leucomelas	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Oc. punctor	+	–	+	+	+	+	+	+	+	–	+
Oc. cantans	–	–	+	+	–	+	–	+	+	+	–
Oc. intrudens	+	–	+	+	+	+	+	–	+	+	+
Oc. flavescens	–	+	–	–	+	–	–	+	–	–	–
Oc. subdiversus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Aedes cinereus	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–

Примечание. Леса и лесостепи: 1 — Припышминские боры, 2 — г. Карабаш, 3 — Ильменский заповедник, 4 — Ларинский бор, 5 — Варламовский бор, 6 — Уйский бор, 7 — Карагайский бор, западная часть, 8 — Карагайский бор, северо-восточная часть, 9 — Санарский бор, 10 — Троицкий лесостепной заказник, май и начало июня (по данным Кутузовой, 2002), 11 — Джабык-Карагайский бор (Анненский заказник).

тов прочно входит широко распространенный в Европе и на Урале лесо-лесостепной комар *Oc. cantans*, а начиная со средней лесостепи (Уйский бор, Троицкий заказник), и другие лесо-лесостепные комары — *Ae. cinereus, Oc. sticticus* и *Oc. subdiversus*, хотя лесо-лесостепной комар *Oc. leucomelas* с широты Ильменского заповедника теряет ранг доминирующего вида.

Характерные изменения в составе фаун и сообществ комаров проявились не только по направлению «север-юг» вдоль всего Урала, а также на линии, проведенной на одной широте от Башкортостана по северу Челябинской области с запада на восток, начиная от смешанно-широколиственных лесов (дер. Зуяково на р. Инзер, дер. Сухая Атя к югу от г. Аша) по направлению к сосновым лесам (возле г. Миасс) и лесостепи (Некрасова, Вигоров, 2005). В составе выборок комаров, пойманных на этом направлении, в 1.4–1.6 раза увеличивается доля полизональных видов и особей, сильно убывает доля лесных видов и особей (соответственно в 1.75 и 21.7 раза) и почти не изменяется доля и относительное обилие лесо-лесостепных комаров. Разнообразие специализаций доминантных видов комаров (полизональные, лесо-лесостепные, интразональные) в этом ряду становится все заметнее.

Покажем, как различаются и зависят от широты и, вероятно, от лесных сукцессий экологические структуры сообществ комаров (табл. 12), определяемые соотношениями экологически разных видов и разнообразием возможностей и требований комаров к условиям среды.

При статистическом сравнении и на двухмерных графиках хорошо видны различия структур сообществ комаров разных биогеоценозов по лесным и лесо-лесостепным видам комаров (характерным для южной части лесной зоны и прилегающих к ней аридных районов), а также по соотношениям между обилиями полизональных — интразональных и лесо-лесостепных — интразональных комаров.

Закономерные различия структур сообществ комаров разных биогеоценозов видны на иерархически устроенной дендрограмме, которая получена в результате кластерного анализа (рис. 33). Этот классификационный метод выявляет сходство экологических структур сообществ комаров из однотипных биогеоценозов, изученных в разных лесах Предуралья и Южного Урала, а именно: в смешанных лесах Бузулукского бора и Ильменского заповедника. В один большой кластер объединились координаты выборок комаров из сосняков Бузулукского бора, Ильменского заповедника и Припышминских боров, хотя уровень сходства между выборками в этом ряду убывает.

Другая закономерность состоит в том, что в том же ряду — с юго-запада на северо-восток — растут различия между выборками комаров, взятых в одной местности, но в разных биогеоценозах, т.е. из сосновых и сосново-березовых лесов. Контраст между экологическими структурами сообществ комаров этих лесов особенно велик в Припышминских борах.

Таблица 12. *Характеристики сообществ кровососущих комаров в разных биогеоценозах*

Биогеоценоз и число выборок	Признаки*					
	1	2	3	4	5	6
Бузулукский бор, сосняки (n = 12)	3.5	80.88	4.58	0.426	2.0	60.14
Там же, смешанные леса (n = 6)	3.17	94.67	4.0	0.312	1.83	69.43
Ильменский заповедник, сосняки (n = 8)	7.25	83.88	9.12	0.50	2.62	55.76
Там же, смешанные леса (n = 5)	7.4	98.92	8.5	0.44	3.0	67.40
Припышминские боры, сосняки (n = 11)	6.64	99.80	5.82	0.51	2.64	46.5
Там же, смешанные леса (n = 4)	4.5	98.08	4.75	0.431	1.75	20.65
Биогеоценоз и число выборок	Признаки*					
	7	8	9	10	11	12
Бузулукский бор, сосняки (n = 12)	1.67	32.78	0.08	0.14	0.33	0.46
Там же, смешанные леса (n = 6)	1.33	25.35	0	0	0.67	2.45
Ильменский заповедник, сосняки (n = 8)	2.5	20.71	1.37	5.55	2.5	17.79
Там же, смешанные леса (n = 5)	2.33	22.41	1.83	6.47	1.33	3.71
Припышминские боры, сосняки (n = 11)	1.09	41.19	1.09	6.22	0.09	0.2
Там же, смешанные леса (n = 4)	1.0	62.28	1.75	15.14	4.18	1.92

*Примечание. * 1 — число голарктических видов; 2 — относительное обилие комаров голарктических видов (%); 3 — число видов в выборках; 4 — индекс разнообразия Макинтоша; 5 — число полизональных видов; 6 — обилие полизональных комаров (%); 7 — число интразональных видов; 8 — обилие интразональных комаров (%); 9 — число лесных видов; 10 — обилие лесных комаров (%); 11 — число лесо-лесостепных видов; 12 — обилие лесо-лесостепных комаров (%). Даны средние значения.*

Эта тенденция похожа на другие явления — увеличение контраста между индексами Жаккара для комаров сосновых и смешанных лесов с том же самом ряду биогеоценозов — от Бузулукского бора к Припышминским борам. Неслучайные различия в структуре сообществ комаров этих лесов видны по их доминантной структуре и на графиках соотношений между встречаемостью и обилием разных видов. В сосняках Бузулукского бора и Припышминских боров связь между двумя параметрами соответствует экспоненциальной зависимости, являясь в первом бору аллометрической, а в Припышминских борах более сложной.

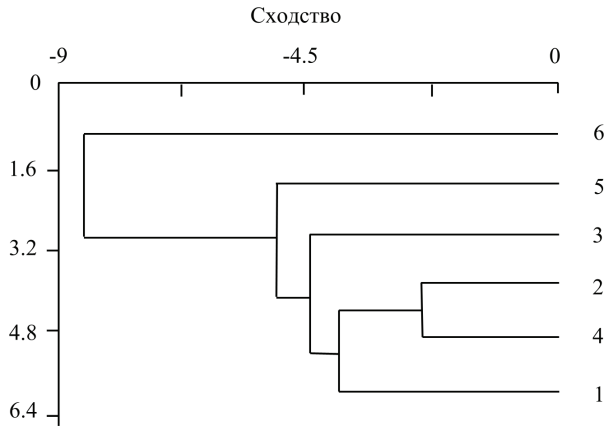

Рис. 33. Результат кластерного анализа выборок кровососущих комаров в разных биоценозах Бузулукского бора (1, 2), Ильменского заповедника (3, 4) и Припышминских боров (5, 6). 1, 3 и 5 — сосняки, 2, 4 и 6 — смешанные (сосново-березовые) леса. Расчет выполнен методом средней связи (UPGMA) по 12 признакам. Манхэттенские дистанции

Надо заметить, что Бузулукский бор расположен в степной зоне, окружен типчаково-ковыльными и разнотравно-злаковыми степями и полями, отличается от окружающих районов экстремальными гидроэкологическими ситуациями. Ильменский заповедник, фауна комаров которого отличается пестротой и «северным» обликом (Некрасова и др., 2008), находится в подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов бореально-лесной зоны в почвенных и климатических условиях, близких лесостепным. Компактный лесной массив Талицкой дачи Припышминских боров соответствует подзоне сосново-березовой предлесостепи. Он возник около 10 тыс. лет назад на надпойменной песчано-супесной террасе древней долины р. Пышмы. Дальнейшее сравнение фаун таких лесов покажет, с какими явлениями и причинами — природно-зональными, лесной динамикой, мозаикой равновесных биогеоценозов (поликлимаксом), островным положением лесов или историей происхождения фаун — стоит связывать обнаруженные различия в экологической структуре и разнообразии сообществ кровососущих комаров, которые на личиночной стадии являются главным образом первичными макроконсументами. При этом можно надеяться найти и зональные изменения в адаптивных комплексах врожденных признаков комаров, т.е. их модификационную трансформацию на ландшафтно-климатических рубежах (Чернов, 2008) и в условиях разных биогеоценозов, в пользу тех или иных адаптаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В конце шестидесятых годов «произошел настоящий «взрыв литературы» на тему о разнообразии; литературы появилось так много, что её даже трудно обобщить и проанализировать» (Одум, 1975, стр. 195). Несколько десятков лет в экологии существует гипотеза о том, что видовое многообразие увеличивает стабильность функциональных характеристик биоценоза на фоне изменяющейся среды. Смена поколений экологов, недоказанность названной гипотезы и, главное, тревога за будущность природных экосистем вызвали в последние годы новую волну интереса к проблемам биологического разнообразия — генетического, видового, экосистемного или биохорологического. Оценка адаптивных возможностей биосистем, прогноз опасных изменений на уровне популяций, сообществ и биомов, вызванных естественными причинами или деятельностью людей, — это, безусловно, одна из наиболее актуальных задач фундаментальных наук на сегодняшний день. К сожалению, пока что с этой задачей наука справляется с трудом. Одна из причин этого — недостаточный запас знаний об адаптивном разнообразии популяций, видов и биоценозов.

Попытка сопоставить разнообразие реакций комаров Culicidae на повышенную плотность населения личинок с реакциями комаров на абиотические условия среды и ценотическими параметрами комаров, предпринятая в данной работе, — всего лишь небольшой шаг при разработке проблемы изучения адаптивного разнообразия этой важной в практическом отношении группы насекомых. В мире известно более 3000 видов кровососущих комаров, отнесённых к 38 родам, а на территории России отмечено около 100 видов. Несмотря на очень большое значение этих насекомых в перераспределении веществ и энергии в биогеоценозах, как стимуляторов биогеоценотической активности и компонентов гнуса, особенно на Севере и в тайге, их изученность крайне неравномерна. Сведения о видовых параметрах, образе жизни и распределении кровососущих комаров по биоценозам в разных местах России и мира весьма фрагментарны, существуют преимущественно для видов, имеющих медицинское значение. Поэтому составить адекватное представление о закономерностях межвидовой и межродовой дифференциации признаков комаров, кроме тех признаков, которые используют в таксономии, очень сложно. Любые выводы на эту тему из-за этого будут предварительными, «в первом приближении». Тем не менее они могут послужить ориентирами, вехами при работе в этом направлении,

На небольшой серии видов кровососущих комаров, на которых мы ставили опыты и о которых собрали сведения из публикаций (Некрасова, 1990, 1997), нам удалось заметить несколько интересных явлений. Межвидовое разнообразие реакций на повышенную плотность населения личинок у представителей родов *Aedes*, *Ochlerotatus*, *Culex* и *Anopheles* оказалось разным, если судить о нем по диапазонам изменчивости реакций, по особенностям распределений признаков, коэффициентам вариации, отношениям дисперсий и другим характеристикам. Средние таксоны комаров различаются между собой также по корреляциям между реакциями на повышенную плотность, а также между этими реакциями и другими видовыми признаками, отражающими условия развития личинок, такими как, например, средние (оптимальные?) и предельные значения температуры, pH, солености воды в водоемах. Названные роды комаров отличаются друг от друга и по соотношению между числом случаев сходства между видами, рассчитанному по результатам кластерного анализа тех или иных наборов признаков (морфологических, экологических и др.), и числом межвидовых различий по тем же признакам. Судя по величине и частоте расхождений между видами, реакции на плотность, вероятно, совершенствовались с разной скоростью. Можно предположить, что межвидовая дифференциация этих реакций в ранней истории возникновения таксонов шла несогласованно, неодинаково интенсивно.

По шести изученным реакциям на повышенную плотность населения в семействе Culicidae мы обнаружили параллельную изменчивость признаков. Виды комаров бывают схожи друг с другом по некоторыми сочетаниями реакций на повышенную плотность. Поэтому, как это делают для жизненных форм насекомых, их можно подразделять на группы вне зависимости от того, принадлежат ли они одному роду и обитают ли их личинки вместе в водоемах. Виды различать обычно трудней по экологическим признакам, чем по морфологическим, поэтому значительная часть присущих видам адаптаций ускользает от нашего глаза.

Усовершенствованная классификация кровососущих комаров по наборам и системам их адаптаций принесет, по нашему мнению, большую пользу при изучении роли тех или иных видов кровососущих комаров в сообществе, биоценозе и паразитарной системе, при выяснении причин географических различий в видовом составе сообществ. Она должна быть полезной и при выяснении причин сегрегации экологических ниш комаров, при оценке и прогнозе их участия в передаче возбудителей трансмиссивных инфекций.

Величины и направления межвидовой дифференциации реакций комаров на повышенную плотность далеко не во всем сопряжены с расхождением реакций на другие факторы. Однако есть случаи интересных соответствий. Так, например, величина изменений размеров вылетающих комаров в ответ

на перенаселенность положительно коррелирует с верхней, оптимальной и нижней температурами воды, при которых могут развиваться личинки этих видов. Задержки развития, положительно связанные с изменениями роста и в результате изменениями массы комаров, прямо соответствуют пределам pH, которые известны для этих видов. Величина и знак изменений выживаемости комаров в перенаселенных культурах положительно связаны с пределами pH, однако отрицательно коррелируют с минимальными температурами воды, пригодными для развития личинок.

Судить о том, имеют ли такие явления приспособительное значение для комаров и о природе участвующих в этом адаптаций, например, перекрестных адаптаций, мы не можем, учитывая разрозненность и недостаточность имеющихся для этого данных. Надо принимать во внимание и то, что сопряженность реакций, заметная на межвидовом уровне, не обязательно проявляется столь же жестко на внутривидовом уровне. Тем не менее, тот или иной набор видовых реакций на повышенную плотность может иметь значение для выживания комаров не только как набор «тормозов» или превентивных реакций, предотвращающих неблагоприятное действие перенаселенности. У комаров, выращенных в плотных культурах, изменениями затронуты физиологические, поведенческие и морфологические характеристики, ряд популяционных параметров. Это происходит благодаря действию фенотипических адаптаций, переключений и задержек развития, а также дифференциальной смертности насекомых.

Не обязательно вся совокупность реакций на повышенную плотность сразу и во всех случаях реализуется в природе. Однако все они отражают существование и действие механизмов, регулирующих и модифицирующих численность, распределение и другие качества комаров. Такие адаптации можно рассматривать как набор приспособлений, позволяющих комарам не ограничиваться пределами реализованных ниш, а при наличии благоприятных условий максимально использовать фундаментальные ниши своих видов. Например, связи реакций роста комаров на повышенную плотность с верхней, оптимальной и нижней температурами воды, которые пригодны для развития личинок, способствуя оптимальной тактике поведения в сообществе, вероятно, содействуют сосуществованию личинок разных видов. Возможно, что не случайно связь между температурами воды в водоеме и смертностью личинок комаров выражена менее всего. Не случайно и то, что сдвигами в уровне смертности, спровоцированной плотностью, различаются наборы видов — обитателей временных или постоянных водоемов. Та или иная численность вылетающих комаров, доминирование одних видов над другими, продолжительность лёта, видовое разнообразие комаров на стадии личинок и нападающих имаго, характер распределения их на местности — эта картина является результатом многих обстоятельств и причин.

В их число входит сходство поведенческих реакций у самок своего вида, откладывающих яйца, на условия биоценоза, т.е. их избирательность при выборе подходящего водоема, характер распределения на местности водоемов, подчас уже пересохших, условия текущего и предыдущего года, обстоятельства зимовки яиц и многое другое. Давняя история таких временных водных сообществ и проблемы конкурентных отношений, которые миллионы лет подряд приходилось и приходится решать там комарам разных видов, могли наложить свой отпечаток на полноту реализации врожденных приспособительных возможностей видов, составляющих сообщества.

Не требует доказательств утверждение, что популяция и даже сообщество каких-либо лесных или степных насекомых, влияя на отдельные компоненты биоценоза и даже на биогеоценоз в целом, в гораздо большей мере качественно и количественно зависят от биогеоценоза. Раньше мы показали (Некрасова и др., 2008) существование комплексов видов комаров, которые приурочены к одним лесным формациям больше, чем к другим. Различия между такими сообществами комаров нетрудно найти по характеристикам видового разнообразия, соотношению групп видов, отличающихся между собой характером распределения по широтам, природным зонам, по приуроченности к тем или иным биотопам и по другим видовым параметрам.

Однако эти закономерности были изучены лишь в общих чертах, на отдельных примерах, в самом первом приближении. Чтобы выделить постоянное и изменчивое в структуре сообществ комаров, больше узнать о ценотической роли тех или иных групп кровососущих комаров, выделяемых на основе параметров, охарактеризованных в первых главах книги, собрать данные о величине широтных и сезонных изменений структуры сообществ, нужно было изучить эти явления в соответствующих рядах биогеоценозов. Для этого мы в последние годы изучали комаров в серии лесных и степных биогеоценозов на Среднем и Южном Урале, Приуралье и Зауралье. Собранный материал, который частично освещен в пятой главе этой книги, дал возможность найти новые закономерности. Они пронизывают разнообразие комаров — в широтном, сезонном и разногодичном аспектах в зависимости от принадлежности сообществ комаров к той или иной растительной формации и стадии сукцессии в лесу или степной местности.

В целом изучение разнообразия реакций комаров на плотность населения, на гидрохимические и температурные условия жизни личинок, разнообразия ценотических параметров комаров (обилие, встречаемость и доминирование), изучение межтаксонной изменчивости больших наборов видовых параметров помогло нам найти некоторые новые направления и приемы исследования адаптивного разнообразия этой группы очень важных в биоценотическом и медицинском отношении насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука. Т. III. 1964. С. 390–450.

Алексеев Е.В. Биоразнообразие кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Крыма, его происхождение и эпидемиологическое значение // Вопросы развития Крыма. Симферополь: Таврия-Плюс, 2003. Вып. 15. С. 111–131.

Балашов Ю.С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука, 2009. 357 с.

Беклемишев В.Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mg.). М.: Медгиз, 1944. 299 с.

Беклемишев В.Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.

Белан А.А. Организация и методы борьбы с гнусом в нефтедобывающих районах Западной Сибири // Проблемы борьбы с гнусом. М., 1970. С. 21–25.

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.

Бубликова Л.И. Современное состояние популяций малярийных комаров (Culicidae, *Anopheles*) Чуйской долины Кыргызстана в связи с проблемой малярии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 23 с.

Валентюк Е.И., Ермаков А.А. Экспериментальное изучение влияния плотности населения личинок *Culex pipiens* (Diptera, Culicidae) на выживаемость, продолжительность развития и соотношение полов // Вестн. зоологии. 1980. № 5. С. 90–92.

Вигоров Ю.Л., Некрасова Л.С. Об экологической дифференциации кровососущих комаров *Ochlerotatus* (Diptera, Culicidae) // Матер. междунар. науч. конф. «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2011. С. 26.

Вигоров Ю.Л., Некрасова Л.С. Своеобразие фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Приуралья как производное особенностей биогеоценозов лесостепи и степи // Степи Северной Евразии: матер. V междунар. симпоз. Оренбург: ИПК «Газпромпечать» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2009. С. 192–195.

Виноградова Е.Б. Комары комплекса *Culex pipiens* в России (таксономия, распространение, экология, физиология, генетика, практическое значение и контроль). Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 271. СПб., 1997. 307 с.

Виноградова Е.Б., Карпова С.Г. Сезонные и суточные ритмы кровососущих комаров. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2010. 238 с.

Виноградская О.Н. Географическое распределение комаров — переносчиков инфекций (на основе сухоустойчивости и влаголюбивости видов). М.: Медицина, 1969. 164 с.

Волкова М. Проблемы комарийности в условиях большой Волги // Массовое размножение животных и их прогнозы. Киев, 1951. С. 52–57.

Волкова Т.В. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) урбанизированных территорий Беларуси: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Витебск, 2008. 21 с.

Волкова Т.В., Терешкина Н.В. Особенности биотопического распределения личинок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) на урбанизированных территориях Беларуси // Вестн. Мордов. ун-та. Сер. Биологические науки. 2009. № 1. С. 13–14.

Волозина Н.В. Зависимость между величиной тела самок *Aedes caspius dorsalis*, числом и размерами отложенных ими яиц и потенциальной плодовитостью потомства // Насекомые — переносчики заразных заболеваний. Иваново, 1977. С. 40–46.

Волозина Н.В. Кариотипы некоторых видов комаров рода *Aedes* и их родственные связи // Там же. 1980. С. 47–55.

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 226 с.

Воронцов Н.Н. Синтетическая теория эволюции: ее истоки, основные постулаты и нерешенные проблемы // Жур. Всесоюз. хим. об-ва им. Д.И. Менделеева. 1980. Т. 25. № 3. С. 295–314.

Гоженко В.А., Титова Л.М. О влиянии экологических факторов на соотношение полов у некоторых видов комаров (Cilicidae) // Экология. 1982. № 5. С. 85–88.

Гордеев М.И. Адаптивные стратегии в популяциях малярийных комаров: автореф. дис. ... д–ра биол. наук. Томск, 1997. 42 с.

Горностаева Р.М., Данилов А.В. Комары (сем. Culicidae) Москвы и Московской области. М.: КМК, 1999. 342 с.

Государственные заказники Челябинской области. Ч. 1 / Лагунов А.В., Белковский А.И., Вейсберг Е.И. и др. Челябинск: Изд-во «Victory», 2008. 104 с.

Гречаный Г.В. Плотность поселения имаго дрозофилы и ее экологическое определение // Экол. исследования озера Байкал и Прибайкалья. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1984а. С. 118–127.

Гречаный Г.В. Регуляция численности животных // Генетические и биохимические механизмы регуляции функционирования живых систем. Иркутск, 1984б. С. 3–16.

Гречаный Г.В. Эколого-генетические основы контроля динамики численности животных (на примере дрозофилы и дафнии): автореф. дис. ... д–ра биол. наук. Л., 1990. 38 с.

Гулей Ф.Н. Места выплода комаров *Culex pipiens* в г. Енакиево Донецкой области // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1973. Т. 42. № 2. С. 236–237.

Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. Насекомые двукрылые. Комары. Семейство Culicidae. Л.: Наука, 1970. 384 с. (Фауна СССР; Т. 3, вып. 4).

Демьянов Е.В., Гицу Ф.В., Дремова В.П., и др. Фауна и некоторые черты экологии доминирующих видов комаров на территории орошаемых земель Узбекистана // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1990. № 4. С. 27–31.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Дубицкий А.М. Биологические методы борьбы с гнусом в СССР. Алма-Ата: Изд-во Наука, 1978. 266 с.

Дубицкий А.М. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1970. 223 с.

Заренков Н.А. Теоретическая биология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 216 с.

Захарова Н.Ф., Лосев Г.И., Якубович В.Я. Влияние плотности и температуры на личиночные популяции переносчика малярии *Anopheles sacharovi* // Мед. паразитология и паразит. болезни. 1990. № 1. С. 3–7.

Ивницкий С.Б., Тамарина Н.А., Креславский А.Г. Изменчивость числа зубцов гребня сифона в лабораторной популяции *A. caspius caspius* и ее связь с экологией особей // Зоол. жур. 1984. Т. 63. Вып. 5. С. 687–695.

Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. М.: Изд. центр «Академия», 2001. 432 с.

Ковтун С.Ю. Роль пирогенного фактора в формировании ландшафтов национального парка «Бузулукский бор» // Степи Северной Евразии: матер. V междунар. симпоз. Оренбург: ИПК «Газпромпечать» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2009. С. 380–382.

Кожанчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высш. шк., 1961. 286 с.

Корзун В.М. Плотность и адаптивное изменение генотипического состава экспериментальных популяций дрозофилы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1988. 16 с.

Кривошеина Н.П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. М.: Наука, 1969. 291 с.

Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск, 1980. 176 с.

Куприяшкин А.Г. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) лесотундры Таймыра: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1992. 20 с.

Куприяшкин А.Г., Николаева Н.В. Фенология развития и лета кровососущих комаров в лесотундре Таймыра // Пространственно-временная организация энтомокомплексов Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 19–30.

Кутузова Т.М. Места выплода и динамика численности массовых видов кровососущих комаров Южного Урала // Животный мир Южного Урала. Оренбург, 1990. С. 21–22.

Кутузова Т.М. Сезонная динамика видового разнообразия и численности кровососущих комаров в природных биотопах лесостепного Зауралья // Вестн. ЧГПУ. Сер. 10. 2002. № 3. С. 73–79.

Кухарчук Л.П. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. 232 с.

Лагунов А.В., Вейсберг Е.И. Региональная система ООПТ Челябинской области: распределение по ботанико-географическим районам // Проблемы региональной экологии. 2008. № 5. С.205–210.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.

Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М.: Изд-во МГУ, 1999. 95 с.

Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. Биологическое разнообразие: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. 432 с.

Лекявичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 273 с.

Лобкова М.П. Экология и биология *Culex pipiens pipiens* L. в Карелии // Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. С. 80–87.

Лопатин О.Е. Влияние плотности личиночных культур кровососущих комаров на их численность, рост и развитие. I. Изменение изучаемых параметров при разных условиях содержания личинок / Ин-т зоологии АН Каз.ССР. Алма-Ата, 1982. 16 с. Деп. в ВИНИТИ 17.04.82, № 1860–82.

Лопатин О.Е. Влияние плотности личиночных культур кровососущих комаров на их численность, рост и развитие / Ин-т зоологии АН Каз. ССР. Алма-Ата, 1983. 15 с. Деп. в ВИНИТИ 10.06.8, № 3824–83.

Лопатин О.Е. Развитие кровососущих комаров при высокой плотности // Перспективные регуляторы численности гнуса. Алма-Ата, 1986. С. 72–84.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965. 375 с.

Маркович Н.Я. Немалярийные комары (подсем. Culicinae) // Руководство по мед. энтомологии. М.: Медицина, 1974. С. 103–132.

Маслов А.В. Кровососущие комары подтрибы Culisetina мировой фауны. Л.: Наука, 1967. 182 с.

Маслов А.В. О развитии и внутривидовых взаимоотношениях у личинок комаров группы *Theobaldia* // Бюл. МОИП. 1955. Т. 60. № 2. С. 9–23.

Маслов А.В. Экология развития кровососущих комаров. Соотношение полов при окрылении комаров группы *Culiseta* // Докл. АН СССР. 1961. Т. 136. № 6. С. 1465–1467.

Меерсон Ф.З. Адаптация к стрессорным ситуациям и стресс-лимитирующие системы организма // Физиология адаптационных процессов. М., 1986. С. 521–622.

Мирзаева Ф.Г., Глущенко Н.П. Факторы, влияющие на динамику численности кровососущих комаров в окрестностях Новосибирского научного центра // Евразиатский энтомол. жур. 2008. Т. 3. Вып. 3. С. 268–278.

Мирзаева Ф.Г., Глущенко Н.П., Ходырев В.П. и др. О методах подавления численности кровососущих комаров в лесостепных районах Новосибирской области // Сиб. экол. жур. 1995. № 5. С. 442–447.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.

Мончадский А.С. Личинки кровососущих комаров. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 291 с.

Мордкович В.Г. Основы биогеографии. М.: Тов–во науч. изд. КМК, 2005. 236 с.

Мордкович В.Г. Феномен лесостепи с энтомологических позиций // Евразиатский энтомол. жур. 2007. Т. 6. № 2. С. 123–128.

Некрасова Л.С. Материалы по фауне и экологии кровососущих комаров (Culicidae) северной тайги Свердловской области // Паразитология. 1983. Т. 17. № 1. С. 80–83.

Некрасова Л.С. Об эколого-физиологическиз различиях кровососущих комаров *Aedes* и *Culex* (Diptera, Culicidae) // Экологические и морфологические основы систематики двукрыдых насекомых. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 72–74.

Некрасова Л.С. Связь гибели личинок кровососущих комаров с их биологической неоднородностью // Экология. 1989. № 4. С. 39–45.

Некрасова Л.С. Экологический анализ перенаселенности личинок кровососущих комаров. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 123 с.

Некрасова Л.С. Развитие личинок кровососущих комаров рода *Aedes* на техногенных территориях Южного Урала // Экология. 1995. № 5. С. 403–406.

Некрасова Л.С. Эффект последействия перенаселенности личиночных популяций кровососущих комаров // Экология. 1996. № 3. С. 215–221.

Некрасова Л.С. Экологические аспекты плотностно-зависимых реакций кровососущих комаров: дис. ... д — ра биол. наук. Екатеринбург, 1997. 450 с.

Некрасова Л.С. Экспериментальное изучение влияния плотности поселений личинок кровососущих комаров *Aedes communis* Deg. на их биологические характеристики // Экология. 2004. № 3. С. 223–228.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Южного Урала и Приуралья // Вестн. ЧГПУ. Сер. 10. 2005. № 6. С. 18–32.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. О фаунистических комплексах кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в сосняках Урала // Леса России и хоз–во в них: сб. тр. Екатеринбург: Урал. гос. лесотех. ун-т, 2007. Вып. 1 (29). С. 270–277.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. О динамике сообществ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) национального природного парка «Припышминские боры» в Зауралье // Первые междунар. Беккеровские чтения. Сб. науч. тр. по матер. конф. Волгоград, 2010. Ч. II. С. 463–465.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Особенности сообществ кровососущих комаров лесов и степей Уральского региона // Матер. междунар. науч. конф. «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI век». СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2011. С. 116.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Разнообразие реакций кровососущих комаров на плотность популяций личинок // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: матер. междунар. конф. Томск, 2000. Т. I. С. 144–145.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Эколого-географический анализ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Среднего Урала // Вестн. ЧГПУ. Сер. 10. 2002. № 3. С. 79–94.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Кровососущие комары ельников Среднего Урала // Соц.-экон. и экол. проблемы лесн. комплекса в рамках концепции 2020: матер. VII междунар. науч.-техн. конф. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2009а. Ч. 2. С. 262–264.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Особенности фауны сообществ кровососущих комаров в Ильменском государственном заповеднике // Наука, природа и общество: матер. междунар. конф., посвящ. 90-летию Ильменского заповедника. Миасс; Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 156–160.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Первые данные о кровососущих комарах (Diptera, Culicidae) Национального природного парка «Припышминские боры» // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: матер. III межрегион. науч. конф. паразитологов Сибири и Дальнего Востока, посвящ. 80-летию проф. Константина Петровича Фёдорова. Новосибирск: ООО Компания «Талер-Пресс», 2009б. С. 202–204.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Разнообразие сообществ кровососущих комаров в борах Южного Урала, Предуралья и Зауралья // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. Спецвыпуск. Октябрь 2009: матер. IV Всерос. науч.-практ. конф. «Проблемы экологии Южного Урала». Ч. I: Экологические аспекты сохранения разноо-

бразия флоры, фауны и почв лесостепной и степной зон Урала. Оренбург: ГОУ ОГУ, 2009в. С.144–147.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Структура фауны кровососущих комаров в лесах Ильменского заповедника // Урал промышленный — Урал Полярный: соц.-экон. и экол. пробл. лесн. комплекса: сб. матер. междунар. науч.-техн. конф. Екатеринбург: УГЛТУ, 2007. С. 112–115.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Экологическое разнообразие кровососущих комаров Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 208 с.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю., Абазова Т.И. Об эколого-географическом своеобразии кровососущих комаров разных мест Южного Урала // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия: тез. докл. и матер. V регион. конф. Оренбург, 2005. С. 62–66.

Нефедов Д.Д. Типы водоемов, продуцирующие гнус в Горьковской области // Зоол. жур. 1962. Т. 41. Вып. 11. С. 1659–1669.

Николаева Н.В. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 66 с.

Новиков Ю.М., Гордеев М.И., Гаденова Е.В. Экологическая дифференциация личинок *Anopheles messeae, A. maculipennis* и *A. beklemishevi* // Зоол. жур. 1983. Т. 62. Вып. 12. С. 1818–1826.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1975. 470 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.

Озернюк Н.Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: Изд-во МГУ, 2003. 215 с.

Олдендерфер М.С., Блешфилд Р.К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. С. 139–214.

Олифан В.И. Экспериментальные исследования плотности популяций *Anopheles maculipennis* на численность их потомства // Экология личинки малярийного комара. М.; Л., 1934. С. 109–121.

Олифан В.И., Успенская В., Рахманова П., Маркович Н. Экология личинок *Anopheles maculipennis* в водоемах торфоразработок // Экология личинки малярийного комара. М.; Л., 1934. С. 19–84.

Остроушко Т.С. Кровососущие комары бассейна Печорского Щугора (Северный Урал) // Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск, 1980. С. 65–80.

Остроушко Т.С. Экология и распределение комаров *Culex pipiens* L. в Коми АССР // Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных Европейского Северо-востока СССР. Сыктывкар, 1989. С. 94–101.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

Петручук О.Е., Митрофанов П.М., Тимофеева Л.В. Места выплода кровососущих комаров и сроки проведения деларвационных обработок в окрестностях г. Мирного Якутской АССР // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1972. Т. 41. № 4. С. 451–458.

Полякова П.Е. К познанию фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в низовьях р. Оби // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск, 1963. Вып. 10. С. 97–101.

Полякова П.Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) окрестностей Норильска // Изв. СО АН СССР. 1966. № 4. Вып. 1. С. 151–153.

Полякова П.Е. Кровососущие комары севера Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1970. 22 с.

Полякова П.Е. Кровососущие комары окрестностей Усть-Хантайской ГЭС // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск, 1972. Вып. 11. С. 112–120.

Работнов Т.А. Фитоценология. М: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: Тов–во науч. изд. КМК, 2005. 347 с.

Расницын С.П. Влияние концентрации и численности личинок *Anopheles stephensi* на их смертность под действием *Bacillus thuringiensis* // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1985. № 3. С. 31–35.

Расницын С.П., Волкова Л.Б. Анализ эффекта группы на примере личинок комаров *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) // Экология. 1982. № 4. С. 73–77.

Расницын С.П., Ясюкевич В.В., Войцик А.А. Связь между способом питания личинок малярийных комаров с их устойчивостью к бактериальным инсектицидам // Мед. паразитология и паразит. болезни. 1990. № 1. С. 29–33.

Раушенбах И.Ю. Нейроэндокринная регуляция развития насекомых в условиях стресса: генетико-физиологические аспекты. Новосибирск: Наука СО АН СССР, 1990. 159 с.

Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: «Россия Молодая», 1994. 367 с.

Редькина Н.В., Островерхова Н.В., Островерхова Г.П. О фауне кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) г. Томска // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2007. № 300 (II). С. 221–227.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии: учебное пособие. Самара: Самар. науч. центр РАН, 1999. 396 с.

Руководство по медицинской энтомологии. М.: Медицина, 1974. 360 с.

Сазонова О.Н. Комары рода *Aedes* Рыбинского водохранилища и обзор фауны рода *Aedes* лесной зоны Европейской части РСФСР // Тр. Дарвин. гос. заповедника. Вологда, 1959. Вып.5. С. 209–303.

Сазонова О.Н. Вынос органического вещества кровососущими комарами из понижений рельефа на плакор // Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С. 65.

Сазонова О.Н. Комары поймы рек Европейского части СССР // Учеб. зап. Моск. обл. пед. ин-та. 1963. Т. 126. Вып. 6. С. 109–133.

Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.

Слоним А.Д. Учение о физиологических адаптациях // Экол. физиология животных. Общ. экол. физиология адаптаций. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 79–182.

Соколова Э.И. Основные места выплода личинок кровососущих комаров в условиях северной тайги (Печоро-Илычский заповедник) // Зоол. жур. 1968. Т. 47. Вып. 4. С. 640–643.

Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1991. С. 137.

Стрельникова Г.Н. Сравнительная эффективность некоторых фосфорорганических инсектицидов в отношении комаров в разных природно-климатических зонах страны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 25 с.

Тамарина Н.А. Закономерности регуляции численности популяций кровососущих комаров (Обзор литературы) // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1975. № 5. С. 603–607.

Тамарина Н.А. О популяционной стратегии кровососущих комаров // Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах. Л., 1984. С. 123–126.

Тамарина Н.А., Георгиева Е.К. Роль численности и плотности личиночных поселений кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) как *r*-стратегов // Зоол. жур. 1987. Т. 66. Вып. 2. С. 229–236.

Тамарина Н.А., Максимов В.Н. Об оптимизации лабораторных культур комаров *Culex pipiens molestus* Forsk. (Diptera, Culicidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1980. № 3. С. 31–36.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.

Трухан М.Н., Пахолкина Н.В. Кровососущие двукрылые насекомые Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1984. 173 с.

Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука, 1985. 544 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Учебник медицинской энтомологии. / под ред. проф. В.Н. Беклемишева. М.: Медгиз, 1949. Ч. 1. С.566 с.

Федорова В.Г. Минеральные удобрения как регуляторы численности популяций Culicidae. Сообщение 2. Действие аммофоса на личинок *Aedes dorsalis* Mg., развивающихся в минерализованных водах // Мед. паразитология и паразит. болезни. 1990. № 6. С. 26–28.

Фролов А.В. Санарский бор: Особо охраняемые территории Челябинской области. Челябинск: Каменный пояс, 2010. 296 с.

Хански И. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. М.: Тов–во науч. изд. КМК, 2010. 340 с.

Ходырев В.П., Мирзаева А.Г., Глущенко Н.П. и др. Биологический контроль численности кровососущих комаров на юге Западной Сибири // Сиб. экол. жур. 2000. № 4. С. 529–533.

Чабаненко А.А., Ермишев Ю.В., Степнов А.П. Опыт подавления численности комаров в подвальных водоемах г. Нукуса // Мед. паразитология и паразит. болезни. 1991. № 4. С. 51–55.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов–во науч. изд. КМК, 2008. 590 с.

Чернышев В.Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.

Шарков А.А. Кровососущие комары Мурманской области. Петрозаводск: Карелия, 1980а. 96 с.

Шарков А.А. Экология кровососущих комаров о. Кильдин, п-ов Средний и Рыбачий (Мурманская область) // Кровососущие членистоногие Европейского Севера. Петрозаводск, 1980б. С. 102–105.

Шарков А.А., Лобкова М.П., Усова З.В. Кровососущие комары и мошки Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Карелия, 1984. 126 с.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1969. 200 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шеремет В.П. Особенности фенологии кровососущих комаров в связи с погодными условиями 1971–1972 гг. // Вестн. зоол. 1974. № 5. С. 8–13.

Шипицына Н.К. Экология водных фаз *Anopheles maculipennis* // Учебник мед. энтомологии. Ч. 1: Мед. энтомология с основами общей энтомологии и гидробиологии. М.: Медгиз, 1949. С. 226–253.

Шмальгаузен И.И. Закон роста как закон прогрессивного дифференцирования // Рост и дифференцировка. Киев: Наукова думка, 1984. Т. 2. С. 67–82.

Шумков М.Ф. Опыт борьбы с комарами рода *Aedes* методом выборочной осенней обработки мест концентрации яиц // Проблемы борьбы с гнусом. М., 1970. С. 26–30.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение (дарвинизм). М.: Высш. шк., 1998. 336 с.

Ясюкевич В.В., Расницын С.П. Возможность усовершенствования культуры *Aedes togoi* и некоторые данные об экологии этого вида // Паразитология. 1991. Т. 25. № 5. С. 396–403.

Ainsley R.W. Laboratory colonization of the malaria vector, *Anopheles culicifacies* // Mosquito News. 1976. Vol. 36. P. 256–258.

Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P. Principles of animal ecology. Philadelphia & London, 1949. 837 p.

Baqar S., Hayes C.G., Ahmed T. The effect of larval rearing conditions and adult age on the susceptibility of *Culex tritaeniorhynchus* to infection with West Nile virus // Mosquito News. 1980. Vol. 40, No 2. P. 165–171.

Barbosa P., Peters T.M. The effect of larval overcrowding on pupae respiration in *Aedes aegypti* // Can. J. Zool. 1972. Vol. 50. No 9. P. 1179–1181.

Barbosa P., Peters T.M. Same effects of overcrowding on the respiration of larval *Aedes aegypti* // Entomol. exp. et appl. 1973. Vol. 16. No 2. P. 146–156.

Barbosa P., Peters T.M., Greenough N.C. Overcrowding of mosquito populations: Responses of larval *Aedes aegypti* to stress // Env. Entomol. 1972. No 1. P. 89–93.

Bar-Zeev M. The effect of density of the larvae of a mosquito and its influence on fecundity // Bull. Res. Coun. Israel (B). 1957. 6 B. P. 220–228.

Bartholomew G.A. Body temperature and energy metabolism. Chapter 8 / Animal physiology: Principles and Adaptations. M.S. Gordon (Ed.).Chapter 8. MacMillan: New York, 1972. P. 298–368.

Beckel W.E. Observations on the rearing of larvae, pupae and adults of some *Aedes* mosquitoes of Northern Canada // Can. J. Zool. 1958. Vol. 36. No 5. P. 797–808.

Becker N., Zgomba M., Ludwig M., Petric D., Rettich F. Factors influencing the activity of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* treatments // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1992. Vol. 8. No 3. P. 285–289.

Black W. Learning to use *Ochlerotatus* is just the beginning // J. Am. Mosq. Control Assoc. 2004. Vol. 20. P. 215–216.

Carpenter S.R. Resource limitation of larval treehole mosquitoes subsisting on beech detritus // Ecology. 1983. Vol. 64. No 2. P. 219–223.

Christensen B.M., Rowley W.A. Observation on the laboratory biology and maintenance of *Aedes trivittatus* // Mosquito News. 1978. Vol. 38. No 1. P. 9–14.

Dadd R.H., Kleinjan J.E. Autophagostimulant from *Culex pipiens* larvae: distinction from other mosquito larval factors // Env. Entomol. 1974. Vol. 3. No 1. P. 21–28.

Dame D.A., Haile D.G., Lofgren C.S., Bailey D.L., Mundoe W.L. Improved rearing techniques for larval *Anopheles albimanus*: use of dried mosquito eggs and electric heating tapes // Mosquito News. 1978. Vol. 38. No 1. P. 68–74.

Duhrkopf R.E., Benny H. Differences in the larval alarm reaction in populations of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1990. Vol. 6. No 3. P. 411–414.

Dutton T.J., Sinkins S.P. Strain-specific quantification of *Wolbachia* density in *Aedes albopictus* and effects of larval rearing conditions // Insect Mol. Biol. 2004. Vol. 13. No 3. P. 317–322.

Dye C. Models for the population dynamics of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* // J. Anim. Ecol. 1984. Vol. 53. No 1. P. 247–268.

Fanara D.M., Mulla Mir S. Population dynamics of larvae of *Culex tarsalis* Coquillett and *Culiseta inornata* (Williston) as related to flooding and temperature of ponds // Mosquito News. 1974. Vol. 34. No 1. P. 98–104.

Ford H.R., Green E. Laboratory rearing of *Anopheles albimanus* Wiedemann // Mosquito News. 1972. Vol.32. P. 509–513.

Gadzhieva S.S. Biotopic distribution and conditions for development of bloodsucking mosquitoes from the subfamily Culicinae in Daghestan. Entomol. Review. 2008. Vol. 88. No 3. P. 375–378.

Gill D.E. On selection at high population density // Ecology. 1978. Vol.59. No 6. P. 1289–1291.

Gullies M.T., Shute C.T. Environmental influence and the maxillary index in *Anopheles gambiae* // Nature, Lond. 1954. Vol. 173. P. 409–410.

Eritz G. N., Kline D.L., Daniels E. Improved techniques for rearing *Anopheles freeborni* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1989. Vol. 5. No 2. P. 201–203.

Fienson F.M., Spielman A. Nutrient-mediated juvenile hormone secretion in mosquito // J. Insect Physiol. 1980. Vol. 26. P. 113–117.

Fujioka K.K., Barr A.R., Guptavanij P., Menchaca D.M. Colonization of *Anopheles occidentalis* and *Anopheles hermsi* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1990. Vol. 6. No 2. P. 330.

Hagstrum D.W. A model of the relationship between densities of larval and adult in an isolated population of *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1971. Vol. 64. No 5. P. 1074–1077.

Hawley W.A. The effect of larval density on adult longevity of a mosquito, *Aedes sierrensis*: epidemiological consequences // J. Anim. Ecol. 1985. Vol. 54. No 3. P. 955–964.

Hotchkin P.G. The duration of larval life of *Aedes aegypti* as affected by time of hatch // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1985. Vol. 1. No 4. P. 489–492.

Ikeshoji T., Mulla M.S. Overcrowding factors of mosquito larvae // J. Econ. Entomol. 1970. Vol.63. No 1. P. 90–96.

Ishii T. The effect of population density on larval development of *Culex pipiens pallens* // Jah. J. Ecol. 1963. Vol. 13. No 4. P. 128–132.

Ishii T., Sohn S.R. Highly pollution larval habitats of the *Culex pipiens* complex in Central Sweden // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1987. Vol. 3. No 2. P. 276–281.

Istock C.A., Wassermann S.S., Zimmer H. Ecology and evolution of the pitcher-plant mosquito. 1. Population dynamics and laboratory responses to food and population density // Evolution. 1975. Vol. 29. No 2. P. 296–312.

Kardatzke J.T. Effect of sodium chloride on larval snowmelt *Aedes* (Diptera: Culicidae) // Mosquito News. 1980. Vol. 40. No 2. P. 153–160

Kelly R., Edman J.D. Mosquito size and multiple transmission on avian malaria in the laboratory // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1992. Vol. 8. No 4. P. 386–388.

Kleckner C.A., Bradshaw W.E. Giemsa stain as a marker in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1991. Vol. 7. No 4. P. 654–656.

Lanciani C.A. Photoperiod and the relationship between wing length and body weigt in *Anopheles quadrimaculatus* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1992. Vol. 8. No 3. P. 297–300.

Lillie T.H., Nakasone R.I. An evaluation of commercial diets for rearing *Wyeomyia smithii* // Mosquito News. 1982. Vol.42. No 2. P. 225–231.

Lopez C. Martinez de Ibanez M., Machado-Allison C.E. Densidad larval y dinamica poblacional de *Aedes aegypti* (L.) en condiciones de laboratorio // Acta Cient. Venezolona. 1976. Vol. 27. P. 317–320.

Lord C.C. Density dependence in larval *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) // J. Med. Entomol. 1998. Vol. 35. No 5. P. 825–829.

Machado-Allison C.E. Ecologia de los mosquito (Culicidae). II. Larvas y pupas // Acta Biol.Venez. 1981. Vol. 11. No 1. P. 51–129.

Maire A. Ecologie comparee des especes de moustiques holarctiques (Diptera: Culicidae) // Can. J. Zool. 1980. Vol.58. No 9. P. 1582–1600.

Maire A. Effect of axenic larvae on the oviposition size selection by *Aedes atropalvus* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1985. Vol. 3. No 1. P. 320–323.

Majori G., Ali A., Sabatinelli G. Laboratory and field efficacy of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* and *Bacillus sphaericus* against *Anopheles gambiae* s.l. and *Culex quinquefasciatus* in Ouagadougou, Burkina Faso // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1987. Vol. 3. No 1. P. 20–25.

Mercer D.R. Effects of larval density on the size of *Aedes polynesiensis* adults (Diptera: Culicidae) // J. Med. Entomol. 1999. Vol. 36. No 6. P. 702–708.

Mohsen Z.H., Al-Saady M. Effect of intra- and interspecific competition on survival and development of *Culex quinquefasciatus* and *Culex pipiens molestus* larvae (Diptera: Culicidae) // Jap. J. Sanit. Zool. 1995. Vol. 46. No 3. P. 219–222.

Moore C.G., Whitacre D.M. Competition in mosquitoes. 2. Production of *Aedes aegypti* larvae growth retardant at various densities and nutrition levels // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1972. Vol. 65. P. 915–918.

Mori A. Effects of larval density and nutrition on some attributes of immature and adult *Aedes albopictus* // Trop. Med. 1979. Vol. 21. No 2. P. 85–103.

Mulla M.S., Darwazeh H.A., Ede L., Kennedy B. Laboratory and field evaluation of the IGR fenoxycarb against mosquitoes // Mosquito News. 1985. Vol. 1. No 4. P. 442–448.

Nayar J.K. The biology of *Culex nigripalpus* Theobald (Diptera, Culicidae). Part 2. Adult characteristics at emergence and adult survival without nourishment // J. Med. Entomol. 1968. Vol. 5. No 2. P 203–210.

Nayar J.K. Effects of larval and pupal environmental factors on biological status of adults at emergence in *Aedes taeniorhynchus* // Bull. Entomol. Res. 1969. Vol. 58. No 4. P. 811–827.

Nayar J.K. Wyeomyia mitchellii: observations on dispersal, survival, nutrition, insemination and ovarian development in Florida population // Mosquito News. 1982. Vol. 42. No 3. P. 416–427.

Nayar J.K., Sauerman D.M., Jr. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. Part 1. Effects of environmental factors on ontogenetic timing, endogenous diurnal rhythm and synchrony of pupation and emergence // J. Med. Entomol. 1970 a. Vol. 7. No 2. P. 163–174.

Nayar J.K., Sauerman D.M., Jr. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. Part 2. Effects of larval nurture on adult characteristics at emergence // J. Med. Entomol. 1970 b. Vol. 7. No 2. P. 235–241.

Nayar J.K., Sauerman D.M., Jr. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. Part 3. Effects of temporary crowding on larval aggregation formation, pupal ecdysis and adult characteristics at emergence // J. Med. Entomol. 1970 c. Vol. 7. No 5. P. 521–528.

Nayar J.K., Sauerman D.M., Jr. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. Part. 4. Effects of temporary crowding during larval stages on female flight activity patterns // J. Med. Entomol. 1973. Vol. 10. No 1. P. 37–42.

Nayar J.K., Sauerman D.M., Jr. Flight behavior and phase polymorphism in the mosquito *Aedes taeniorhynchus* // Entomol. exp.appl. 1969. No 12. P. 365–376.

Nayar J.K., Sauerman D.M., Jr. Larval aggregation formation and population density interactions in *Aedes taeniorhynchus*, their effects on pupal ecdysis and adult characteristics et emergence // Entomol. exp.appl. 1968. Vol. 11. No 4. P. 423–442.

Novac D. Note on the ecology and control of the mosquito *Culex molestus* in Moravia, Czechoslovakia // Wiadomosci Parasitol. 1982. No 1–2. P. 47–48.

Papierok B., Croset H., Rioux J.A. Estimation de l'effectif des populations larvaiser d'*Aedes* (*O.*) *cataphylla* Dyar, 1916 (Diptera, Culicidae). I. Methode de capture-marquage-recapture // Ent. Med. Parasit. 1973. Vol. 11. P. 243–249.

Parker B. Colonizing *Aedes dorsalis* // Mosquito News. 1979. Vol. 39. No 2. P. 393–395.

Paulson S.L., Hawley W.A. Effect of body size on the vector competence of field and laboratory populations of *Aedes triseriatus* for La Crosse virus // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1991. Vol. 7. No 2. P. 170–175.

Peters T.M., Chevone B.J. Callahan R.A. Interactions between larvae of *Aedes aegypti* (L.) and *Culex pipiens* (L.) in mixed experimental populations // Mosquito News. 1969. Vol. 29. No 3. P. 435–438.

Pumpuni C.B., Walker E.D. Population size and survivorship of adult *Aedes triseriatus* in scrap tireyard in Northern Indiana // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1989. Vol. 5. No 2. P. 116–172.

Reinert J.F. New classification for the composite genus of *Aedes* (Diptera, Culicidae), elevation of subgenus *Ochlerotatus* to generic rank, reclassification of the other subgenera, and notes on certain subgenera and species // J. Amer. Mosq. Control Assoc. 2000. Vol. 16. No 3. P. 175–188.

Reinert J.F., Harbach R.E., Kitching I.J. Phylogeny and classification of *Aedes* (Diptera: Culicidae), based on morphological characters of all life stages // Zoological J. of the Linnean Society. 2004. Vol. 142. No 3. P. 289–368.

Rajagopalan P.K., Yasuno M., Menon P.K. Density effect on survival of immature stages of *Culex pipiens fatigans* in breeding sites in Delhi villages // Indian J. Med. Res. 1976. Vol. 64. P. 689–708.

Reeves W.C., Milby M.M., Reisen W.K. Development of a statewide arbovirus surveillance program and models of vector populations and virus transmission // Epidemiology and control of mosquito-borne arboviruses in California. California, 1990. P. 431–459.

Reisen W.K. Intraspecific competition in *Anopheles stephensi* Liston // Mosquito News. 1975. Vol. 35. No 4. P. 473–482.

Reisen W.K., Mahmood F., Parveen T. Laboratory observation on the time of mating of *Anopheles culicifacies* Giles // Mosquito News. 1979. Vol.39. No 2. P. 328–332.

Reisen W.K., Meyer R.P., Dhield S.J., Arbolante C. Population ecology of preimaginal *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) in Kern County, California // J. Med. Entomol. 1989. Vol. 26. P. 10–22.

Reisen W.K., Milby M.M., Bock M.E. The effects of immature stress on selected events in the life history of *Culex tarsalis* // Mosquito News. 1984. Vol. 44. P. 385 — 395.

Reisen W.K., Siddiqui T.F., Khan A.Q., Mahmood F., Parveen T. The time of mating of the arbovirus vector, *Culex tritaeniorhynchus* (Diptera: Culicidae) under laboratory conditions // Ent. Exp. Appl. 1979. Vol. 26. P. 124–130.

Renshaw M., Service M.W., Birley M.H. Density-dependent regulation of *Aedes cantans* (Diptera: Culicidae) in natural and artificial populations // Ecol. Entomol. 1993. Vol. 18. P. 223–233.

Rioux J.A., Croset H., Saquet P., Tour S. Essais de marquage par le phosphore radioactif P^{32} pour l'estimation absolue des populations larvaires des Culicides (Diptera, Culicidae) // Vie et Milieu C. 1968. Vol. 19. P. 55–62.

Robert L.L., Olson I.K. Effects of sublethal dosages of insecticides on *Culex quinquefasciatus* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1989. Vol. 5. No 2. P. 239–246.

Roberts D. Overcrowding of *Culex sitiens* (Diptera: Culicidae) larvae: Population regulation by chemical factors or mechanical interference // J. Med. Entomol. 1998. Vol. 35. No 5. P. 665–669.

Rogers D.J. Interpretation of sample data // Pest and vector managament in the tropics. London, 1983. P. 130–160.

Savage H.M., Strickman D. The genus and subgenus categories within Culicidae and placement of *Ochlerotatus* as a subgenus of *Aedes* // J. Am. Mosq. Control Assoc. 2004. Vol. 20. P. 208–214.

Savage K.E., Lowe R.E., Bailey D.L., Dame D.A. Mass rearing of *Anopheles albimanus* // Mosquito News. 1980. Vol.40. No 2. P. 185–190.

Sawby R., Klowden M.J. Sjogred R.D. Sublethal effects of larval methoprene exposure on adult mosquito longevity // J. Am. Mosq. Control Assoc. 1992. Vol. 8. No 3. P. 290–292.

Seawright J.A., Dame D.A., Weidhaas D.E. Field survival and ovipositional characteristic of *Aedes aegypti* and their relation to population dynamics and control // Mosquito News. 1977. Vol. 37. No 1. P. 62–70.

Service M.W. Mosquito ecology. Field sampling methods. London: Applied science publishers LTD, 1976. 583 p.

Service M.W. Study of the nature predators of *Aedes cantans* using the precipitin test // J. Med. Ent. 1973. Vol. 10. P. 503–510.

Service M.W. The role of ecology and ecological modeling in vector control // Bull. Soc. Vector Ecol. 1993. Vol. 18. No 2. P. 85–98.

Siddiqui T.F., Alsam Y., Reisen W.K. The effects of larval density on selected immature and adult attributes in *Culex tritaeniorhynchus* Giles // Trop. Med. 1979. Vol. 18. No 4. P. 195–202.

Skierska B. The effect of larval density on the fertility of females *Culex pipiens molestus* Forsk. (Diptera, Culicidae) // Bull. Inst. med. mor. Gdansku. 1973. Vol. 24. No 1–2. P. 135–141.

Stiling P. Density-dependent processes and key factors in insect populations // J. Anim. Ecol. 1988. Vol.57. No 2. P. 581–593.

Stubbs M. Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in *K*- and *r*-strategies // J. Anim. Ecol. 1977. Vol. 46. P. 677–688.

Suleman M. The effects of intraspecific competition for food and space on the larval development of *Culex quinquefasciatus* // Mosquito News. 1982. Vol. 42. No 3. P. 347–356.

Surtees G. Influence of larval population density on fluctuations in mosquito numbers // Nature. 1959. Vol. 183. P. 269–270.

Teng Hwa-Jen, Apperson C.S. Development and survival of immature *Aedes albopictus* and *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae) in the laboratory: Effects of density, food, and competition on response temperature // J. Med. Entomol. 2000. Vol. 37. No 1. P. 40–52.

Terzian L.A., Stahler N. The effects of larval population density on some laboratory characteristics of *Anopheles quadrimaculatus* Say // J. Parasitol. 1949. Vol. 35. P. 487–489.

Trpis M., Horsfall W.R. Development of *Aedes sticticus* (Meigen) in relation to temperature, diet, density and depth // Ann. zool. fennici. 1969. Vol. 6. No 2. P. 156–160.

Wada Y. Effect of larval density on the development of *Aedes aegypti* and the size of adults // Quaest. entomol. 1965. Vol. 1. No 4. P. 223–248.

Wijeyaratne P.M., Seawright J.A., Weidhaas D.E. Development and survival of a nature population of *Aedes aegypti* // Mosquito News. 1974. Vol. 34. No 1. P. 36–42.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. *Плотность поселений личинок кровососущих комаров в природных водоемах*

Место отлова	*Род	Плотность, экз/м^2	Автор (ы)
1	2	3	4
Тундра	*Aedes hexodontus* Dyar	20–253	Стрельникова, 1976
Лесотундра и пойма сибирских рек	*Aedes*	8–25 90–120 2460–3220	Полякова, 1963 Полякова, 1970 Полякова, 1972
Окрестность г. Норильска	*Aedes*	До 50000	Полякова, 1966
Тундра и лесотундра Южного Ямала	*Aedes*	16–340 (тундра) 32–15400 (лес)	Николаева, 1980
Тундра Таймыра	*Aedes*	22–149	Куприяшкин, Николаева, 1990
Лесотундра Таймыра	*Aedes*	22–106 (низкая) 66–438 (средняя) 482–2590 (высокая)	Куприяшкин, Николаева, 1990
Мурманская область	*Aedes*	От нескольких десятков до 2000	Шарков, 1980 а, б
Заболоченные долины северо-таежных рек	*Aedes*	300–2400	Петручук и др., 1972
Побережье Белого моря	*Aedes*	1200–4900	Тамарина, Георгиева, 1987
Тайга Западной Сибири	*Aedes communis*, *Ae. punctor*, *Ae. pionips*	91–1645	Стрельникова, 1976
Северная тайга Печорского Щугора	*Aedes*	До 1300 (центральная часть поймы) > 6000 (прирусловая часть поймы	Остроушко, 1980
Северная тайга (Печоро-Илычский заповедник)	*Aedes*	92–4084	Соколова, 1968
Северная тайга Урала	*Aedes*	40–1500	Некрасова, 1983
Средняя тайга (Тюменская обл.)	*Aedes*	260–700	Белан, 1970
Южная тайга Урала (г. Екатеринбург)	*Aedes*	787–4986	Некрасова, 1989

Продолжение табл.1

Место отлова	*Род	Плотность, экз/м^2	Автор (ы)
1	2	3	4
Южная тайга Урала (Челябинская обл.)	*Aedes*	100–200	Кутузова, 1990
Южная тайга Урала (Челябинская обл.)	*Aedes*	8–18340	Некрасова, 1995
Южная тайга	*Aedes*	до 24000	Сазонова, 1970
Горно–лесная зона Кемеровской обл.	*Aedes*	700–4000	Ходырев и др., 2000
Алтай, берег Телецкого оз.	*Aedes*	2800–5500	Ходырев и др., 2000
Подтаежные леса около Новосибирска	*Aedes*	5–2254	Мирзаева и др., 1995
Заельцовский бор около Новосибирска	*Aedes*	50–3000	Ходырев и др., 2000
Боровые леса лесостепи около Новосибирска	*Aedes*	1–1889	Мирзаева, Глущенко, 2008
Татарстан	*Aedes*	1–2020	Волкова, 1951
Белоруссия	*Aedes*	2.3–5000	Трухан, Пахолкина, 1984
Приокская низменность	*Aedes*	120–2200	Нефедов,1962
Пойма р. Ока	*Aedes*	до 925	Сазонова, 1963
Старая Русса	*Aedes*	2000–12000	Федорова, 1990
Смешанный лес (Московская обл.)	*Ae. communis, Ae. punctor*	160–1002	Стрельникова, 1976
Пойма р. Северный Донец	*Aedes*	до 280	Шумков, 1970
Украина (Полесье)	*Aedes*	10–4500	Шеремет, 1974
Украина (Каховское водохранилище)	*Ae. caspius*	500–3000	Гоженко, Титова, 1982
Казахстан	*Ae. caspius* *Ae. flavescens*	960–15882 до 35840	Дубицкий, 1978
	Ae. aegypti	12752–164116	Дубицкий, 1978
Пустыня умеренного климата	*Ae. caspius*	36–2000	Стрельникова, 1976

Продолжение табл.1

Место отлова	*Род	Плотность, экз/м^2	Автор (ы)
1	2	3	4
Франция	*Ae. cataphylla*	527–4000	Papierok et al., 1973
Альпы	*Ae. excrucians* *Ae. communis* *Ae. cataphylla* *Ae. puctor* *Ae. pullatus*	5.53 экз/л 0.11 0.009 0.005 0.003 экз/л	Rioux et al., 1968
США	*Ae. taeniorhynchus* *Ae. sollicitans*	до 1.5 экз/см^2	Bidlingmayer, Schoof, 1956 (по: Machado–Allison, 1981)
США, Флорида	*Ae. aegypti*	0.04 экз/мл	Wijeyaratne et al., 1974
Нигерия	*Ae. aegypti*	1140 25000–50000	Muirhead–Tompson, 1948 (по: Machado–Allison, 1981)
Карелия	*Culex pipiens pipiens*	75–27563	Лобкова, 1980
Северная тайга (Печоро-Илычский заповедник)	*Cx. pipiens*	до 740	Соколова, 1968
Северная тайга Урала	*Cx. p. pipiens*	128–3712	Некрасова, 1983
Коми АССР	*Cx. pipiens*	3000–30000	Остроушко, 1989
Якутия, г. Мирный	*Cx. pipiens*	до 7000	Петручук и др., 1972
Московская область	*Cx. p. pipiens*	10000–15000	Маркович, 1974
Горьковская область	*Cx. pipiens*	6000–7000	Нефедов, 1962
Татарстан	*Cx. pipiens*	10–240	Волкова, 1951
Белоруссия	*Cx. p. pipiens*	9.4–10000	Трухан, Пахолкина, 1984
Донецкая область, г. Енакиево	*Cx. pipiens*	до 300–400	Гулей, 1973
Украина (Каховское водохранилище)	*Cx. pipiens*	500–3000	Гоженко, Титова, 1982
Степь (Подонье, Причерноморская низменность)	*Cx. p. pipiens*	120–29000	Стрельникова, 1976
Крым	*Cx. p. pipiens* *Cx. modestus*	1500	Алексеев, 2003

Продолжение табл.1

Пустыня умеренного климата	*Cx. p. pipiens*	53–346	Стрельникова, 1976
Место отлова	*Род	Плотность, экз/м^2	Автор (ы)
1	2	3	4
Каракалпакия, г. Нукус	*Cx. pipiens*	10000–100000	Чабаненко и др., 1991
Швеция	*Cx. p. pipiens*	до 26.1 экз/мл	Ishii, Shon, 1987
Моравия	*Cx. p. molestus*	до 3000–5000	Novac, 1982
Казахстан	*Culex modestus*	832–14144	Дубицкий, 1978
Италия	*Culex quinquefasciatus*	до 1.69 экз/мл	Majori et al., 1987
Япония	*Culex pipiens pallens*	7434–8684	Wada, 1965
США	*Culex tarsalis*	214 (в среднем)	Hagstrum, 1971
Венесуэла, г. Каракас	*Culex fatigans, Cx. corniger*	до 17000	Barrera-Rodriguez et al., 1979 (по: Machado-Allison, 1981)
Подмосковье	*Anopheles maculipennis*	54–123	Олифан и др., 1934
Пойма р. Урал,	*An. maculipennis*	до 120	Беклемишев, 1944
г. Магнитогорск (Урал)	*An. maculipennis*	до 2746	Шипицына, 1949
Татарстан	*An. maculipennis*	2–700	Волкова, 1951
Казахстан	*An. maculipennis*	672–800	Дубицкий, 1978
Белоруссия	*An. maculipennis*	1.2–90	Трухан, Пахолкина, 1984
Пустыня умеренного климата	*An. maculipennis*	45–720	Стрельникова, 1976
Италия	*Anopheles gambiae*	0.001–0.068 экз/мл	Majori et al., 1987
Кения	*An. gambiae*	до 50000	Service, 1976
Нигерия	*An. gambiae*	25000–50000	Muirhead–Tompson, 1948 (по: Machado–Allison, 1981)

*Примечание. * Названия видов и родов даны по литературному источнику.*

Таблица 2. *Плотность поселений личинок кровососущих комаров в экспериментальных (лабораторных) культурах*

*Вид	Плотность	Автор (ы)
Aedes aegypti	0.1; 0.3; 1.0 экз/мл	Расницын, Волкова, 1982
Ae. aegypti	2–6.5 экз/мл	Barbosa et al., 1972
Ae. aegypti	0.5; 5; 8; 16 экз/мл	Barbosa, Peters, 1972, 1973
Ae. aegypti	0.3–1.0; 6–10 экз/мл	Bar-Zeev, 1957
Ae. aegypti	0.5; 0.66 экз/см^2	Davidson, 1977 (по: Machado-Allison, 1981)
Ae. aegypti	0.26 экз/мл	Duhrkopf, Benny, 1990
Ae. aegypti	0.007–0.009 и 0.38–0.57 экз/мл	Fienson, Spielman, 1980
Ae. aegypti	0.5–0.75 экз/см^2	Hotchkin, 1985
Ae. aegypti	0.05 и 0.13 экз/мл	Kelly, Edman, 1992
Ae. aegypti	0.05; 0.1; 0.2; 0.4; 0.8 экз/мл	Lopez et al., 1976
Ae. aegypti	1.0–7.0 экз/мл	Moore, Whitacre, 1972
Ae. aegypti	1.4 экз/мл	Morlan et al., 1966 (по: Peters et al., 1969)
Ae. aegypti	1.33 экз/мл	Peters et al., 1969
Ae. aegypti	0.2 экз/мл	Sawby et al., 1992
Ae. aegypti	0.0014–0.14 экз/мл	Seawright et al., 1977
Ae. aegypti	0.03–0.12 экз/мл	Surtees, 1959
Ae. aegypti	0.04; 0.64; 1.28; 2.56 экз/мл	Wada, 1965
Ae. aegypti	0.01–0.4 экз/мл	Wijeyaratne et al., 1974
Ae. albopictus	0.26 экз/мл	Duhrkopf, Benny, 1990
Ae. atropalpus	0.5 и 0.9 экз/мл	Maire, 1985
Ae. cantans	0.1; 0.5; 1.0; 2.0 экз/мл	Renshaw et al., 1993
Ae. caspius	0.05; 0.1; 0.2 экз/мл	Гоженко, Титова, 1982
Ae. caspius	0.001; 0.001; 0.5 экз/мл	Ивницкий и др., 1984
Ae. caspius	0.01; 0.05; 0.25; 1.0; 2.0 экз/мл	Лопатин, 1983
Ae. c. dorsalis	0,029; 0,14; 0,29 экз/мл	Некрасова, 1990
Ae. c. dorsalis	0.05; 0.5 экз/мл	Некрасова, 1990
Ae. c. dorsalis	800; 3000; 19800; 71400 экз/м^2	Тамарина, Георгиева, 1987
Ae. cataphylla	0.05; 0.5 экз/мл	Некрасова, 1997
Ae. communis	0,029; 0,14; 0,29 экз/мл	Некрасова, 2004
Ae. communis	0.04–0.28 экз/мл	Beckel, 1958
Ae. dorsalis	0.007–0.1 экз/мл	Parker, 1979

Продолжение табл. 2

*Вид	Плотность	Автор (ы)
Ae. flavescens	0.4–12 экз/мл	Дубицкий, 1978
Ae. flavescens	0.05; 1.0 экз/мл	Некрасова, 1996
Ae. polynesiensis	100, 200, 400 экз/садок	Mercer, 1999
Ae. sollicitans	0.23; 0.57 экз/мл	Nayar, Sauerman, 1970 b
Ae. sticticus	0.017; 0.035; 0.053; 0.07; 0.117 экз/мл	Trpis, Horsfall, 1969
Ae. taeniorhynchus	0.23; 0.57 экз/мл	Nayar, Sauerman, 1970 b
Ae. togoi	0.05; 0.125; 0.25 экз/мл	Ясюкевич, Расницын, 1991
Ae. triseriatus	0.3 экз/мл	Paulson, Hawley, 1991
Ae. triseriatus	0.1 экз/мл	Pumpuni, Walker, 1989
Ae. trivittatus	0.13–0.2 экз/мл	Christensen, Rowley, 1978
Ae. vexans	0.07; 0.5; 1.0; 1.33 экз/мл	Becker et al., 1992
Culex bahamensis	0.2–0.5 экз/мл	Robert, Olson, 1989
Cx. fatigans	0.3–1.0 экз/мл	Devidson, 1977 (по: Machado-Allison, 1981)
Cx. fatigans	0.3 экз/мл	Reddy, 1976 (по: Machado-Allison, 1981)
Cx. nigripalpus	0.23; 0.57 экз/мл	Nayar, 1968
Cx. pipiens	0.5; 1.25; 2.0; 2.5; 3.75; 5.0 экз/мл	Валентюк, Ермаков, 1980
Cx. pipiens	0.01; 0.1; 0.2 экз/мл	Гоженко, Титова, 1982
Cx. pipiens	1–10 экз/мл	Dadd, Kleinjan, 1974
Cx. pipiens molestus	0.01; 0.05; 0.25; 1.0; 2.0 экз/мл	Лопатин, 1983
Cx. p. molestus	0.03; 0.067 экз/мл	Некрасова, 1990
Cx. p. molestus	0.125; 1.0 экз/мл	Mohsen, Al-Saady, 1995
Cx. p. molestus	0.02; 0.04; 0.08; 0.12; 0.16 экз/мл	Skierska, 1973
Cx. p. pallens	0.05–4.0	Ishii, 1963
Cx pipiens pipiens	0,029; 0,14; 0,29 экз/мл	Некрасова, 1990
Cx. p. pipiens	0.05; 0.5 экз/мл	Некрасова, 1990
Cx. p. pipiens	0.03; 0.067 экз/мл	Некрасова, 1990
Cx. p. pipiens	От 1000 до 34000 экз/м^2	Тамарина, Георгиева, 1987
Cx. p. pipiens	0.07; 0.5; 1.0; 1.33 экз/мл	Becker et al., 1992
Cx. quinquefasciatus	0.3; 5; 6.7 экз/мл	Ikeshoji, Mulla, 1970
Cx. quinquefasciatus	0.12 экз/мл	Majori et al., 1987
Cx. quinquefasciatus	0.125; 1.0 экз/мл	Mohsen, Al-Saady, 1995
Cx. quinquefasciatus	0.1 экз/мл	Mulla et al., 1985

Продолжение табл. 2

*Вид	Плотность	Автор (ы)
Cx. quinquefasciatus	0.23; 0.57 экз/мл	Nayar, Sauerman, 1970 b
Cx. quinquefasciatus	0.2–0.5 экз/мл	Robert, Olson, 1989
Cx. quinquefasciatus	1; 2; 3; 4; 5 экз/мл	Suleman, 1982
Cx. salinaris	0.2–0.5 экз/мл	Robert, Olson, 1989
Cx. sitiens	0.05–1.0 экз/мл	Roberts, 1998
Cx. tarsalis	0.3; 0.6; 1.2; 2.4 экз/мл	Reisen et al., 1984
Cx. tritaeniorhynchus	0.5; 2.0; 4.0 экз/мл	Baqar et al., 1980
Cx. tritaeniorhynchus	0.1; 0.5; 1.0; 3.0; 6.0; 9.0 экз/мл	Siddiqui et al., 1979
Anopheles albimanus	0.13 экз/мл	Dame et al., 1978
An. albimanus	0.3–1.0 экз/см^2	Devidson, 1977 (по: Machado-Allison, 1981)
An. freeborni	0.13; 0.32 экз/мл	Eritz et al., 1989
An. gambiae	0.12 экз/мл	Majori et al., 1987
An. gambiae	0.3–1.0 экз/см^2	Devidson, 1977 (по: Machado-Allison, 1981)
An. hermsi	0.21 экз/мл	Fujioka et al., 1990
An. maculipennis	0.0002–0.15 экз/мл	Олифан, 1934
An. quadrimaculatus	0.08 экз/мл	Lanciani, 1992
An. occidentalis	0.21 экз/мл	Fujioka et al., 1990
An. sacharovi	0.016; 0.032; 0.064; 0.13; 0.26; 0.52; 1.05; 2.1; 4.2 экз/мл	Захарова и др., 1990
An. stephensi	0.1; 0.5; 0.75; 1.0; 2.0; 3.0 экз/мл	Reisen, 1975
Wyeomyia mitchellii	0.5 экз/мл	Nayar, 1982
Wy. smithii	0.2; 0.4; 0.8 экз/мл	Istock et al., 1975
Wy. smithii	0.24 экз/мл	Kleckner, Bradshaw, 1991
Wy. smithii	0.2 экз/мл	Lillie, Nakasone, 1982
Mansonia informis	0.04–0.05 экз/мл (opt)	Wharton, 1957 (по: Machado-Allison, 1981)
M. richiardii	0.02; 0.04; 0.08; 0.12; 0.2 экз/мл	Гоженко, Титова, 1982
Culiseta bergrothi	0.029; 0.14 экз/мл	Некрасова, 1997
Theobaldia bergrothi	1.43; 5.7; 14.3; 17.1 экз/мл	Маслов, 1955

*Примечание. * Названия видов даны по литературному источнику.*

Таблица 3. *Температура и химические особенности воды, пригодные для личинок комаров разных видов*

Вид	Признаки*											
	Минерализация, ‰				pH				Температура воды, °C			
	min	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*
Ochlerotatus burjaticus	–	3.47	–	–	–	8.6	–	–	–	–	–	–
Oc. behningi	–	–	–	–	–	–	–	–	15	21	27	12
Oc. campestris	–	–	2.95	–	–	–	>9	–	–	–	–	–
Oc. cantans	0.11	2.17	8.36	8.25	7.0	7.75	8.6	1.6	10	22.75	28.25	20
Oc. caspius	0.11	1.89	30	12.19	5.6	7.95	8.6	3.1	15	29.5	34	19
Oc. cataphylla	0.11	1.87	3.66	3.53	5.6	7.1	8.6	3.0	7	12.5	18	11
Oc. communis	0.1	0.25	0.39	0.29	5.0	6.57	7.7	1.8	7	12.17	22	13.25
Oc. cyprius	0.23	0.41	0.59	0.36	4.6	7.28	8.6	4.0	14	16	–	–
Oc. detritus	0.83	3.0	3.01	9.48	–	–	–	–	8	15	32	24
Oc. diantaeus	–	0.11	–	–	–	7.7	–	–	8	9	24	16
Oc. dorsalis	0.23	2.3	8.36	8.13	5.6	6.87	8.6	3	4	24	31	17
Oc. euedes	0.11	0.3	0.49	0.38	5.8	7.9	8.6	2.8	–	–	–	–
Oc. excrucians	0.1	1.24	2.38	2.28	3.2	7.32	8.6	5.4	–	–	28	–
Oc. flavescens	0.11	2.46	29.89	19.02	5.6	7.62	9.3	3	7	–	16.5	>12
Oc. hexodontus	0.11	1.87	3.64	3.45	7.2	7.8	8.6	1.4	–	12	–	–
Oc. impiger	0.12	2.22	8.47	8.35	–	6.85	–	–	–	9	–	–
Oc. intrudens	0.11	1.87	3.64	3.53	4.6	7.8	8.6	4	8	12.5	23	>15
Oc. kasach-stanicus	–	–	0.74	–	–	7.62	–	–	–	12.5	–	–
Oc. leucomelas	3.31	–	–	–	5.9	7.4	7.7	1.8	–	–	28	–
Oc. mariae	2	10	18	16	–	–	–	–	–	–	–	–
Oc. nigrinus	–	–	–	–	6.4	6.8	7.2	0.8	–	–	–	–
Oc. pionips	0.11	0.25	0.39	–	–	7.45	–	–	7	13	–	–
Oc. pullatus	0.1	0.125	0.15	–	–	7.45	–	–	4	13	28	20
Oc. punctor	0.35	0.37	0.39	–	3.2	5.47	7.6	4.4	–	12.5	–	–
Oc. stramineus	12.5	14.2	70.78	58.28	–	–	8.42	–	–	–	–	–
Oc. simanini	–	–	3.68	–	–	8.15	–	–	4	12.5	34	30
Oc. sticticus	–	0.15	–	–	–	7.2	–	–	–	12.5	–	–
Oc. subdiversus	0.11	0.14	0.18	–	7	7.45	7.9	0.9	–	–	–	–
Oc. implicatus	0.46	0.48	–	–	–	8	8,2	–	–	–	–	–
Oc. gutzevichi	12.5	14.2	15.9	3.39	–	8.4	8.5	–	–	–	–	–

Продолжение табл. 3

Вид	Признаки*											
	Минерализация, ‰				pH				Температура воды, °C			
	min	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*
Oc. annulipes	–	–	–	–	–	6.78	–	–	–	–	–	–
Oc. nigripes	–	–	–	–	–	7.13	–	–	–	–	–	–
Aedes cinereus	0.11	2.3	8.36	8.25	5.8	6.8	7.52	2.7	13	19.8	26–29	18
Ae. esoensis	0.15	0.32	0.50	0.35	6.5	6.7	6.9	0.2	–	20	32	14
Ae. vexans	0.64	1.11	3.51	2.87	4.6	7.37	7.9	2.3	14–16	29.5	34	18
Ae. nipponii	0.19	1.91	3.64	3.45	6.5	7.55	8.6	2.1	–	–	–	–
Ae. (Finlaya) japonicus	0.07	0.42	0.77	0.7	6.9	6.95	–	–	9–10	20.5	32	23
Ae. (F.) koreicus	0.07	0.42	0.77	0.7	6.9	6.95	–	0.1	–	25–26	–	–
Ae. (F.) togoi	–	–	30–40	–	–	–	–	–	4–5	22.75	37	32
Ae. (Stegomyia) aegypti	–	–	6.5	–	–	8.25	0.5	–	15	27.5	37	22
Ae. (S.) albopictus	–	–	–	–	–	8,4	–	–	–	–	–	–
Ae. polynesiensis	–	–	–	–	–	8,4	–	–	–	–	–	–
Anopheles (An.) atroparvus	3	7.5	14	11	–	–	–	–	–	–	–	–
An. dhali	–	–	–	–	6.9	7.45	8	1.1	–	–	–	–
An. (An.) maculipennis	0.25	4.62	9	8.72	4	8.2	9	5	10	27.5	35	25
An. (An.) messeae	0.32	1.5	6	2.96	7	7.4	8	1	7	25	35	25
An. (An.) sacharovi	–	–	–	15–20	–	–	–	–	21	32	40	>19
An. (Myzomyia) superpictus	–	–	11–12	–	–	–	–	–	–	30	38	–
An. (An.) claviger	0.22	4.59	8.96	8.73	5.8	7.15	7.6	1.8	7–8	14	21	<14
An. (An.) hyrcanus	0.14	0.43	0.73	0.59	7	7.3	7.6	0.6	12	27.5	35	23
An. (An.) plumbeus	–	–	–	–	4.4	–	9.3	–	<10	20	–	–
An. (An.) pulcherrimus	–	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Продолжение табл. 3

Вид	Признаки*											
	Минерализация, ‰				pH				Температура воды, °C			
	min	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*
An.(An.) algeriensis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	20	–
An. stephensi	–	–	18	–	–	–	–	–	–	–	–	–
An. culicifacies	–	–	–	–	5.4	7.6	9.8	–	–	–	–	–
Culex (Culex) gelidus	–	–	–	–	7.6	7.9	8.2	0.6	–	–	–	–
Cx. (Cx.) orientalis	–	0.15	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cx.(Cx.) p. pipiens	0.06	1.44	10.65	10.58	4.4	7.5	9	4.6	10	25.5	27	17
Cx. (Cx.) p. molestus	0.15	0.32	0.5	0.35	–	–	–	–	10	27.75	32.2	20
Cx. (Cx.) p. fatigans	–	–	–	–	–	7.75	8.2	–	–	–	–	–
Cx. (Cx.) theileri	0.2	0.6	1	0.8	–	–	–	–	–	–	–	–
Cx. (Cx.) univittatus	–	–	2	–	7.2	8.45	9.7	2.5	–	–	–	–
Cx. (Cx.) vagans	0.07	0.42	0.77	0.7	6.9	7.1	7.3	–	–	–	–	–
Cx. (Cx.) tritaeniorhynchus	–	–	10	–	–	–	–	–	9	22.5	30	21
Cx. (Barradius) modestus	0.19	1.45	3.6–7	5.11	7.8	8.2	8.6	0.8	>17	26	29	12
Cx. (B.) pusillus	–	–	3–12	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cx. (Neoculex) hayashii	–	0.15	–	–	–	7.3	–	–	–	–	–	–
Cx. (N.) territans	0.52	0.64	0.77	>0.25	6.9	7.65	8.4	1.5	–	–	–	–
Cx. (N.) hortensis	–	–	0.21	–	–	5.5	–	–	–	16.5	33	18
Cx. (N.) martinii.	–	0.11	–	–	–	7.2	–	–	4	10.25	18	14
Culiseta (Culiseta) alaskaensis	0.29	0.76	1.24	0.96	7.2	7.5	8	0.8	<10	16.83	25	8.3
Cs. (Cs.) annulata	–	–	6.8	–	5.6	–	8.7	3.1	–	–	–	–

Продолжение табл. 3

Вид	Признаки*											
	Минерализация, ‰				pH				Температура воды, °C			
	min	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*	*min*	сред-нее	*max*	*lim*
Cs. (Cs.) bergrothi	0.3	0.5	0.6	0.3	5.8	7.2	8.6	2.8	6	15.67	30	24
Cs. (Cs.) setivalva	–	–	10.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cs. (Cs.) subochrea	–	–	6.8	–	–	–	–	–	15	–	–	–
Cs. (Allotheobaldia) longiareolata	–	5.52	10	–	–	7.6	–	–	15	30	33	18
Coquillettidia richiardii	–	0.5	–	–	5.6	8.15	8.7	3.1	<18	21	>24	–
Uranotaenia unguiculata	0.2	1.05	1.1	0.1	–	7.6	–	–	–	–	–	–

Примечание. Авторы данных: Гуцевич и др., 1970: Виноградова, 1997; Дубицкий, 1970; Кухарчук, 1981; Маслов, 1967; Руководство по медицинской энтомологии, 1974; Сазонова, 1959; Учебник медицинской энтомологии, 1949; Шарков и др., 1984; Alwis, Munasingle, 1972; Clements, 1963, по Сазонова, Карпова, 2010; Fanara, Mulla, 1974; Gubler, 1971; Iversen, 1971, Jalil, 1972; Manouchehri, Romani, 1975 и др.

SUMMARY

Nekrasova L.S., Vigorov Yu.L.

SPECIES PECULIARITIES OF THE POPULATION AND BIOCOENOTIC REACTIONS OF BLOODSUCKING MOSQUITOES

This book describes for the first time the diversity of species' reactions to larval community overcrowding and its effect on abundance and properties of adults in bloodsucking mosquitoes. For the first time in Russian literature the data on diversity of ecological characteristics of the different mosquito taxa including conditions for development, distribution in natural zones and ecosystems, patterns of dominance, and other properties are compiled and discussed. The interesting relationships between the adaptations of mosquitoes and the patterns of their participation in different types of forest, forest-steppe, and steppe ecosystems are revealed. For the first time the mosquito community structure is investigated in the insular forests of the Southern Urals, in the forest and steppe ecosystems of the Ural region. The diversity of species' adaptations and other features of different mosquito taxa are discussed in the light of causal relationships between the non-uniformity of the evolutionary transformation rates in reactions and characters, on the one hand, and ecological plasticity, on the other.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

ГЛАВА 1 РАЗНООБРАЗИЕ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМЫХ РЕАКЦИЙ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ 6

ГЛАВА 2 ПОИСКИ СХОДСТВА РЕАКЦИЙ НА ПЕРЕНАСЕЛЕННОСТЬ У РАЗНЫХ ВИДОВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ 22

ГЛАВА 3 ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ ВИДОВ КОМАРОВ И ПЛОТНОСТЬ ПОСЕЛЕНИЙ ИХ ЛИЧИНОК 41

ГЛАВА 4 ПЛОТНОСТНЫЕ РЕАКЦИИ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ 57

ГЛАВА 5 ВИДОВОЕ И ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В РАЗНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ УРАЛА 72

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 111

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 115

ПРИЛОЖЕНИЕ 129

SUMMARY 141

CONTENTS

INTRODUCTION 3

CHAPTER 1 DIVERSITY OF THE DENSITY-DEPENDENT REACTIONS ON MOSQUITOES 6

CHAPTER 2 SIMILARITY OF THE DENSITY-DEPENDENT REACTIONS OF DIFFERENT SPECIES ON MOSQUITOES 22

CHAPTER 3 ECOLOGICAL PECULIARITY OF THE MOSQUITO SPECIES AND THEIR LARVAL DENSITY 41

CHAPTER 4 DENSITY REACTIONS AND TAXONOMICAL STATUS OF MOSQUITOES 57

CHAPTER 5 SPECIAL AND COENOTICAL DIVERSITY OF THE BLOODSUCKING MOSQUITOES IN DIFFERENT ECOSYSTEMS IN THE URALS 72

CONCLUSION 111

LITERATURE 115

APPENDIX 129

SUMMARY 141

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

НЕКРАСОВА Любовь Степановна
ВИГОРОВ Юрий Леонидович

ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Редактор Е.Л. Михайлова
Технический редактор Н.Б. Гощицкий
Корректор А.Ю. Вигоров
Компьютерная верстка С.С. Трофимовой

Подписано в печать 04.10.2011 г.
Формат 60×90 / 16
Бумага ВХИ.
Печать офсетная.
Усл. печ. л.
Тираж 300.
Заказ №

Издательство «Гощицкий».
Отпечатано в ПК «Агат», Екатеринбург, ул. М-Сибиряка, 36.