ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИВНОГО ВИДА КОМАРОВ AEDES ALBOPICTUS (SKUSE, 1895) НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2021 Бега А.Г.*, Москаев А.В.**, Гордеев М.И.***

ГОУ ВО МО Московский государственный областной университет, г. Мытищи 144014, Россия e-mail: *ag.bega@mgou.ru, **av.moskaev@mgou.ru, ***mi.gordeev@mgou.ru

Поступила в редакцию 07.08.2020. После доработки 25.01.2021. Принята к публикации 17.02.2021.

Целью работы было показать экологические предпочтения и установить современный ареал инвазивного вида комаров Aedes albopictus. Показано продвижение вида от Черноморского побережья Кавказа вглубь европейской части России за период 2017–2019 гг. Северная граница распространения данного вида на 2019 г. проходила через города: Тимашёвск, Кропоткин, Армавир. Лимитирующими параметрами среды на преимагинальных стадиях развития Ae. albopictus являются: содержание растворённого в воде кислорода и кислотность воды. На стадии имаго влажность воздуха и флористический состав территории служат основными факторами, определяющими продвижение вида вглубь Русской равнины. Полученные данные могут быть использованы для проведения эпидемиологического надзора и планирования профилактических мероприятий.

Ключевые слова: Aedes albopictus, расширение ареала, экологическая специализация, инвазия, межвидовая конкуренция.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-1-27-37

Введение

Aedes albopictus Skuse, 1895 является важным переносчиком арбовирусных заболеваний, таких как лихорадки Денге, Чикунгунья и Зика, а также, исходя из экспериментальных исследований, вирусов японского энцефалита и лихорадки Западного Нила [Akıner et al., 2019]. Наиболее опасен из них вирус Денге, им ежегодно инфицируется приблизительно 390 миллионов человек по всему миру [Bhatt et al., 2013]. До 1970 г. эпидемии тяжёлой Денге происходили лишь в 9 странах. В настоящее время болезнь стала эндемической более чем в 100 странах. Другие лихорадки за последние годы тоже получили глобальное распространение. Так, по данным ВОЗ, случаи местной передачи лихорадки Зика зарегистрированы более чем в 80 странах, лихорадки Чукунгунья – более чем в 60 странах. Глобализация и изменения климата способствуют широкому распространению трансмиссивных заболеваний и расселению инвазивных видов переносчиков.

Азиатский тигровый комар *Ae. albopictus* служит ярким примером инвазивного вида,

расселившегося далеко за пределы своего естественного ареала. Первоначально он обитал в странах юго-восточной Азии и на островах Океании, где был лесным зоофильным видом. Однако менее чем за 40 лет он распространился на все континенты, за исключением Антарктиды [Kraemer et al., 2015].

Успех расселения азиатского тигрового комара связан с несколькими причинами. Во-первых, с его переходом к синантропному существованию. Комары, использующие в естественных местообитаниях в качестве мест выплода дупла деревьев и любые естественные углубления с водой, перешли к активному размножению в различных ёмкостях с твёрдыми стенками, таких как цветочные горшки, бочки, автомобильные покрышки. Способность яиц выдерживать пересыхание в течение нескольких месяцев позволила комарам успешно перемещаться между континентами с торговыми грузами [Reiter, Sprenger, 1987], в частности, в процессе транспортировки автомобильных покрышек [Sherpa et al., 2019].

Второй особенностью Ae. albopictus является высокий уровень генетической изменчиво-

сти, который обеспечил появление в процессе инвазии способности комаров впадать в фотопериодическую диапаузу на стадии яйца в условиях умеренного климата [Armbruster, 2016].

В ряде стран Европы описываемый комар уже стал источником автохтонных вспышек арбовирусных инфекций: во Франции [Ruche et al., 2010], Хорватии [Gjenero-Margan et al., 2011], Италии [Angelini et al., 2007; Manica et al., 2017]. Помимо уже известных угроз, расселение вида может таить в себе скрытые опасности. В ряде исследований сообщалось, что этот комар питается на разных видах прокормителей, таких как млекопитающие, птицы, амфибии и рептилии [Tuten et al., 2012; Faraji et al., 2014]. Это обеспечивает большую популяционную устойчивость за счёт расширения экологической ниши и создаёт потенциальную возможность распространения новых зоонозных инфекций в популяциях человека [Ortega-Lopez et al., 2020].

Первые популяции Ae. albopictus на территории Российской Федерации были зарегистрированы в 2011 г. в районе Большого Сочи [Ганушкина и др., 2012]. В течение последующих нескольких лет этот инвазивный вид продвигался вдоль Черноморского побережья Кавказа, захватывая зону влажного субтропического климата. К 2012 г. он распространился до посёлка Джубга, в 2015 г. – до г. Геленджика [Забашта, 2016], в 2016 г. – до г. Новороссийска [Фёдорова и др., 2017]. По нашим и литературным данным, в 2017 г. вид преодолел Большой Кавказский хребет и начал осваивать зону умеренного климата [Фёдорова и др., 2019].

Распространение Ae. albopictus сопровождалось резким снижением численности другого инвазивного вида комаров — Aedes аедурti Linnaeus, 1762. Этот вид впервые был обнаружен в России в 1911 г. на Черноморском побережье Кавказа в районе г. Сочи. В результате обработок инсектицидами к 1950м гт. Ae. аедурti был истреблён. Повторное обнаружение его на территории Большого Сочи было зафиксировано в 2001 г. [Рябова и др., 2005]. За последующие десять лет вид активно расселялся по побережью в зоне влажного субтропического климата вплоть до посёлка Агой [Ганушкина и др., 2013]. В

2013 г. было отмечено резкое снижение численности Ae. aegypti и сокращение мест его обитания [Фёдорова и др., 2018]. Согласно литературным данным, последний раз вид был зарегистрирован в 2016 г. в городе Сочи [Попова и др., 2017]. По нашему мнению, основной причиной резкого снижения численности Ae. aegypti является его конкуренция с Ae. albopictus. Конкурентная замена Ae. aegypti на Ae. albopictus показана в ряде стран [Shragai et al., 2019], хотя в Сингапуре зафиксирован пример обратной замены [Chan, 1971]. В Южной Флориде оба вида обитают совместно [Juliano et al., 2004]. В ряде работ было отмечено, что Ae. albopictus предпочитает в качестве мест выплода ёмкости с уже имеющимися личинками рода Aedes [Shragai et al., 2019], что повышает вероятность межвидовой конкуренции.

проведения эпидемиологического надзора и планирования профилактических мероприятий необходимо знать современное распространение видов комаров - переносчиков трансмиссивных заболеваний, их экологическую приуроченность и лимитирующие факторы, определяющие характер инвазии. Целью нашей работы было изучение процесса инвазии Ae. albopictus на юге европейской части России. В задачи работы входило: 1) проследить изменения ареала вида по годам; 2) выявить экологические предпочтения и пределы толерантности данных комаров к климатическим факторам; 3) определить способность расселения вида в различных флористических районах.

Материал и методика

В целях мониторинга инвазии Ae. albopictus на территории Российской Федерации нами были проведены полевые исследования в летние периоды 2017, 2018 и в 2019 гг. В локальных местообитаниях исследовали типичные места выплода естественного и искусственного происхождения. Имаго отлавливали в местах днёвок. Список населённых пунктов, в которых собирались комары, приведён в таблице 1.

Комаров фиксировали в 96%-м спирте. Учёты численности имаго проводили путём

Таблица 1. Населённые пункты и географические координаты мест взятия проб

| Населённый пункт —— | Год наблюдений | |
|---|----------------|------|
| | 2018 | 2019 |
| пгт. Джубга 44.316428° с. ш., 38.695406° в. д. | + | |
| пгт. Агой 44.145249° с. ш., 39.034304° в. д. | + | |
| г. Туапсе 44.108051° с. ш., 39.086718° в. д. | + | |
| с. Шепси 44.041157° с. ш., 39.155309° в. д. | + | |
| г. Совет Квадже 43.995833° с. ш., 39.214427° в. д. | + | |
| г. Хаджико 44.007527° с. ш., 39.335880° в. д. | + | |
| с. Зубова Щель 48.837521° с. ш., 39.438109° в. д. | + | |
| мкр. Лазаревское 43.916918° с. ш., 39.338349° в. д. | + | |
| мкр. Детляжка 43.754301° с. ш., 39.530723° в. д. | + | |
| с. Ун-Дэре 43.663534° с. ш., 39.626018° в. д. | + | |
| с. Пластунка 43.672831° с. ш., 39.757234° в. д. | + | |
| мкр. Олимпийская Деревня 43.412777° с. ш., 39.937724° в. д. | + | |
| пгт. Красная Поляна 43.680895° с. ш., 40.175727° в. д. | + | |
| с. Эстодок 43.673289° с. ш., 40.298338° в. д. | + | |
| г. Адлер 43.435405° с. ш., 39.923936° в. д. | + | |
| г. Хоста 43.511964° с. ш., 39.872095° в. д. | + | |
| г. Сочи 43.619225° с. ш., 39.727069° в. д. | + | |
| ст. Ханская 44.682933° с. ш., 39.972675° в. д. | + | |
| г. Белореченск 44.755661° с. ш., 39.874615° в. д. | | |
| _ | + | |
| г. Майкоп 44.633831° с. ш., 40.088562° в. д. | + | |
| г. Апшеронск 44.457439° с. ш., 39.754043° в. д. | + | |
| г. Хадыженск 44.436630° с. ш., 39.514880° в. д. | + | |
| мкр. Нижняя Хобза 43.722722° с. ш., 39.575697° в. д. | + | |
| с. Гайдук 44.782850° с. ш., 39.682669° в. д. | + | |
| г. Анапа 44.843251° с. ш., 37.379130° в. д. | + | |
| г. Геленджик 44.560688° с. ш., 38.077308° в. д. | + | |
| г. Абинск 44.862534° с. ш., 38.175716° в. д. | + | |
| пгт. Ильинский 44.838006° с. ш., 38.551500° в. д. | + | |
| пгт. Яблоневский 45.000986° с. ш., 38.934640° в. д. | + | |
| г. Краснодар 45.121661° с. ш., 38.981115° в. д. | + | |
| г. Лабинск 44.632340° с. ш., 40.738865° в. д. | _ | + |
| г. Армавир 45.018811° с. ш., 41.131648° в. д. | _ | + |
| г. Кропоткин 45.429686° с. ш., 40.554044 ° в. д. | _ | + |
| г. Кореновск 45.456580° с. ш., 39.432322° в. д. | _ | + |
| г. Тимашёвск 45.371160° с. ш., 38.567347° в. д. | _ | + |
| г. Усть-Лабинск 45.215079° с. ш., 39.687380° в. д. | _ | + |
| с. Цибанобалка 44.978132° с. ш., 37.345782° в. д. | _ | + |
| ст. Ладожская 45.306588° с. ш., 39.933880° в. д. | _ | + |
| Абхазия, г. Гагра 43.279520° с. ш., 40.270560° в. д. | | + |
| Абхазия, с. Гудаута 43.102364° с. ш., 40.618287° в. д. | | + |
| Абхазия, г. Сухум 43.002904° с. ш., 41.022751° в. д. | | + |
| Абхазия, с. Адзюбжа 42.845523° с. ш., 41.177391° в. д. | | + |
| Абхазия, г. Очамчира 42.708102° с. ш., 41.427598° в. д. | | + |
| Абхазия, г. Гали 42.627403° с. ш., 41.736887° в. д. | | + |

| г. Изобильный | _ |
|------------------------|---|
| г. Ставрополь | _ |
| г. Невинномысск | _ |
| г. Красногвардейск | _ |
| ст. Барсуковская | _ |
| ст. Березанская | _ |
| ст. Журавская | _ |
| г. Тихорецк | _ |
| ст. Гостагаевская | _ |
| ст. Новомалороссийская | _ |
| ст. Ильинская | _ |
| с. Юровка | _ |
| г. Феодосия | _ |
| г. Судак | _ |
| г. Алушта | _ |
| г. Ялта | _ |
| г. Форос | |

отлова «на себе» эксгаустером в вечерние часы (с 18:00 до 20:00). Учёты производили три исследователя одновременно, находясь на некотором расстоянии друг от друга. Каждый исследователь садился на стул и обнажал ноги ниже колен. Из полученных сборщиками данных вычислялась средняя величина. Для учёта выбирали защищённые от ветра, умеренно затенённые места, окружённые растительностью. Для оценки активности нападения самок проводили отлов «на себе» в течение суток: 01.07.2019 г. и 28.09.2019 г. В первую половину каждого часа вёлся учёт, во вторую половину часа – перерыв (00:00-00:30, 01:00-01:30, 02:00-02:30 ... 23:00-23:30). При этом в интервале с 00:00 до 04:30 и с 23:00 до 23:30 Ae. albopictus не нападали. Каждую особь, начавшую акт кровососания, отлавливали эксгаустером. В первый день было поймано 640 особей, во второй – 1865. Активность комаров определяли в зонах, где численность Ae. albopictus была высокой. Учёты активности производил один и тот же исследователь на протяжении всего периода наблюдений в местах, удалённых от других людей и животных.

Видовую принадлежность личинок определяли в лабораторных условиях по морфологическим признакам с использованием стандартных ключей [Гуцевич и др., 1970]. С

помощью комбинированного кондуктометра «Наппа Combo HI 98129» оценивали экологические характеристики личиночных биотопов: водородный показатель (рН), температуру воды (Т), уровень общей минерализации (TDS), удельную электропроводность воды (ЕС). Для оценки общей жёсткости воды (Gh), карбонатной жёсткости (Kh) и содержания кислорода в воде (О2) применяли аквариумные экспресс тесты Tetra (ФРГ). Всего было обследовано 52 личиночных биотопа.

Результаты исследований и их обсуждение

Ранее было показано, что в 2017 г. Ае. albopictus преодолел Большой Кавказский хребет и достиг г. Майкопа [Фёдорова и др., 2019]. Нами установлено, что в 2018 г. вид продолжил продвижение на север и к августу этого года заселил города Краснодар, Белореченск, станицу Ханская. Учёты численности в перечисленных населённых пунктах показали преобладание Ae. albopictus над другими видами комаров. В Краснодаре интенсивность нападения самок составила 48 особей за 30 мин (наблюдение 15.08.2018). Поблизости от нападающих самок нами были найдены многочисленные биотопы с личинками. Регулярная встречаемость и высокая численность вида косвенно указывают на наличие укоренившихся и активно размножающихся популяций в этих населённых пунктах. В 2018 г. в станицах Донская, Пластуновская, Платнировская, городах Кореновск, Армавир, Лабинск Ae. albopictus нами не был обнаружен. В 2019 г. он продвинулся дальше на север до городов Тимашёвск, Кореновск, Кропоткин (рис. 1). В городах Тимашёвск и Кореновск вид был отмечен нами только в отдельных локациях. Интенсивность нападения самок в местах учёта не превышала 10 особей за 30 мин. Это подтверждает гипотезу о недавнем заселении азиатским тигровым комаром двух вышеупомянутых населённых пунктов. В станицах Березанской, Журавской, Новомалороссийской, Ильинской, г. Тихорецке, с. Красногвардейском вид нами не обнаружен.

Наиболее восточной точкой нахождения Ae. albopictus в 2017 и 2018 гг. был г. Майкоп. В 2018 г. мы обследовали территории городов Лабинск, Армавир, Кропоткин и их окрестностей, где вид обнаружен не был. Однако к августу 2019 г. он успешно заселил данные города. В Армавире отмечена высокая численность вида: при учёте «на себе» зарегистрировано 67 нападающих самок за 30 минут. В городах Ставрополь, Невинномысск,

Изобильный, станице Барсуковская данный вид не выявлен.

Самой западной точной обнаружения азиатского тигрового комара на Черноморском побережье Кавказа был г. Анапа [Фёдорова и др., 2019]. Нами были отловлены единичные особи в Анапе в 2019 г. Западнее, в с. Юровка, ст. Гостагаевская и на п-ове Крым, вдоль ЮБК и вглубь до Симферополя в 2019 г. он не обнаружен.

Нами исследовано распространение *Ae. albopictus* на территории Абхазии. Он был обнаружен вдоль всей прибрежной зоны Абхазии, от г. Гагра до г. Гали. Во всех точках в процессе учётов отмечена численность комаров: от 46 до 126 в течение 30 минут (максимальная численность – в г. Очамчире). Ранее вид был выявлен на территории Грузии [Kutateladze et al., 2016].

В настоящий момент этот вселенец успешно освоил зоны влажного субтропического, мягкого умеренного, умеренно континентального, субтропического сухого и средиземноморского климата. *Ае. albopictus* – экзофильный вид. Экзофильные виды на стадии имаго способны нападать в открытой



Рис. 1. Распространение комаров *Ae. albopictus* на юге европейской части России. Стрелками показано направление продвижения: точками с пунктиром показана граница ареала в августе 2018 г., пунктиром отмечены границы ареала в августе 2019 г.

природе и в жилищах человека, но в отличие от эндофильных видов, эти комары после кровососания покидают постройки человека и переваривают кровь в древесной растительности. Растительность создаёт необходимый микроклимат и служит кормовой базой для комаров. Освоение новых флористических районов требует времени для адаптации и является сдерживающим фактором в процессе расселения комаров. Необходимо отметить, что этапы расширения видового ареала совпадают с границами отдельных флористических районов [Мокиевский и др., 2019]. Азиатский тигровый комар начал свою инвазию с захвата колхидских смешанных лесов с вечнозелёным подлеском в районе Большого Сочи. Именно этот флористический район наиболее приближен к влажным субтропикам юго-восточной Азии, откуда исторически Ае. albopictus начал своё распространение по континентам. Следующим этапом его расселения было освоение горных дубовых и дубово-грабовых лесов, занимающих территорию вдоль Черноморского побережья от Мамедовой Щели до п. Джубга, и вглубь европейской части России до г. Белореченска. В 2018 г. он захватил район плавней и пойменных лугов на севере до г. Краснодара, а так же район арчевников и пушисто-дубовый шибляк на западе до г. Анапы. В 2019 г. вид распространился по всей территории луговых степей от Белореченска до Армавира.

Современная северная и восточная границы ареала соответствуют изогисте 550 мм в год и влажности воздуха 60% в летний период, и совпадают с границами вышеописанных флористических районов. Дальнейшее продвижение на север или запад требует осразнотравно-типчаково-ковыльных воения степей, которые мало пригодны для существования Ae. albopictus. По нашему мнению, формирование популяций в степной зоне затруднено и возможно только в местах искусственного озеленения. Однако, окрестности г. Ставрополя относятся к флористическому району дубово-грабовых лесов, к которому также принадлежит территория от Туапсе до Майкопа, уже занятая вселенцем.

Современная западная граница распространения исследуемого вида совпадает с на-

чалом флористического района типчаково-ковыльных степей, также малопригодных для существования популяций азиатского тигрового комара. Данный район характеризуется малым количеством древесной растительности и преобладанием злаков, не способных создать микроклимат для днёвок комаров. Поэтому мы считаем, что продвижение вида на территорию п-ова Крым за счёт разлёта имаго маловероятно. Однако, территории от южного берега Крыма до Симферополя пригодны для обитания вида.

С августа 2018 по август 2019 г. Ае. albopictus продвинулся на 60 км на север и на 90 км на восток вглубь Русской равнины (рис. 1). Известно, что он демонстрирует стратифицированную дисперсию, которая состоит из двух отдельных процессов: ближнего активного расселения за счёт разлёта особей и дальнего пассивного расселения за счёт транспорта. До недавнего времени считалось, что эти комары не осуществляют перелётов свыше 300 м, однако, недавно в полевых экспериментах была доказана возможность разлёта имаго на расстояние до 850 м в течение недели [Vavassori et al., 2019]. Предполагается, что они могут преодолевать расстояние до нескольких километров за поколение [Kaufmann et al., 2013]. Принимая в расчёт максимальную дальность разлёта и суммарную продолжительность весенне-осенних генераций, мы можем рассчитать предельную величину ежегодной активной дисперсии вида: от 20 до 36 км. Продвижение, наблюдаемое нами на территории Российской Федерации, существенно превышает эти значения и, по-видимому, объясняется антропогенным участием. Направления продвижения совпадают с главными трассами федерального значения – M4 «Дон» и E50 «Кавказ». Исходя из этого, можно предположить, что основной вклад в распространение вида на юге европейской части России вносит автотранспорт.

В ходе наших исследований обитающий вместе с *Ae. albopictus* комар *Ae.* аедурті Linnaeus, 1762 был обнаружен только в г. Сочи в единственном местообитании (ул. Дагомысская, учёт 27.08.2019). Он нападал совместно с *Ae. albopictus*, однако существенно уступал ему по численности. В результа-

те суточного учёта активности комаров было зарегистрировано 5 нападающих самок *Ae.* aegypti на 1865 самок *Ae. albopictus*.

В рамках наших исследований мы оценивали суточную активность имаго Ае. albopictus. Учёты, выполненные в различные месяцы и на разных территориях, существенно различались по абсолютной численности особей, однако совпадали по времени активности. На рисунке 2 представлены учёты, проведённые в мкр. Лазаревское 01.06.2019 и в мкр. Сочи 27.08.2019. Самки атаковали в течение всего светлого периода суток, с бимодальными пиками в течение 3-4 часов от рассвета и перед закатом, и небольшим пессимумом в течение двух часов около полудня (рис. 2). Максимальная интенсивность нападения была зарегистрирована в г. Сочи в конце августа и составляла 190 нападающих самок за 30 минут. Самки начинали нападать вскоре после восхода солнца, достигая утреннего пика активности к 7 часам. В утренние часы мы также наблюдали повышение активности роящихся самцов. После заката (на рис. 2 время заката соответствует интервалу с 19 до 20 часов) наблюдали резкое снижение активности имаго. Полученные данные согласуются с наблюдениями, выполненными на юге Китая [Yin et al., 2019].

Мы предполагаем, что активность нападения в течение всего светового дня объясняется экологическими особенностями вида, выработанными в условиях его естественного ареала – влажных тропиков. В тропическом лесу имаго постоянно находятся в тени обильной растительности и не испытывают необходимости в избегании прямых солнечных лучей. Подобное поведение сохраняется и на новых территориях. Однако, хотя комары и сохраняют высокую дневную активность, они не способны находится длительное время под прямыми солнечными лучами и нападают только в затенённых местах, вблизи растительности. Мы можем предположить, что основными лимитирующими климатическими факторами, ограничивающими распространение Ае. albopictus, являются не средние и минимальные зимние температуры, а влажность воздуха и сумма эффективных температур летом. В качестве примера можно отметить, что в г. Майкопе в январе 2019 г. температура воздуха больше недели опускалась до -5 °C, а в отдельные дни до −12 °C.

Интересной особенностью инвазии азиатского тигрового комара на территории России стало первичное заселение населённых пунктов сельского типа и городских территорий с обильной растительностью, а не естествен-



Рис. 2. Суточная активность нападения самок *Ae. albopictus*. Перпендикулярными чертами отмечено время рассвета и заката, пунктиром — для наблюдений в Центральном мкр., сплошной линией — в Лазаревском мкр.

ных лесных массивов. Лишь в 2019 г. нами было отмечено продвижение вида в лесную зону в районе Большого Сочи, с подъёмом до высоты 400 м. Были обнаружены имаго и личинки в опавших крупных листьях и скальных углублениях, заполненных дождевой водой. Данная территория соседствует с населёнными пунктами, где впервые был зарегистрирован Ae. albopictus, и где его численность была максимальна. Исходя из этого, можно предположить, что, по мере роста численности, происходит расширение экологической ниши инвазивного вида.

Отдельного внимания заслуживает выбор мест выплода. Нами было проанализировано 57 личиночных биотопов с твёрдыми стенками. В 32 из них был обнаружен Ае. albopictus. Численность личинок варьировала от единичных особей до 200 штук. В 20 биотопах он обитал совместно с личинками рода Culex (Culex pipiens Linnaeus, 1758); в 13 – с другими видами Aedes (Aedes koreicus Edwards, 1917; Aedes japonicus Theobald, 1901); и в двух – с личинками рода *Anopheles* (Anopheles maculipennis s. s. Meigen, 1818; Anopheles plumbeus Stephens 1828). Личинки Ae. albopictus развивались в автомобильных покрышках, бочках, срезанных канистрах для воды, вазонах на кладбищах, в различных ёмкостях на мусорных свалках. Нами было отмечено, что при наличии выбора из нескольких потенциально пригодных для развития личинок ёмкостей, самки предпочитали не микроёмкости, а небольшие резервуары объёмом от 1 до 10 литров. Комары рода Culex заселяли с одинаковой вероятностью все доступные резервуары. Мы предполагаем, что выбор мест яйцекладок самками Ае. albopictus объясняется тем, что вода в таких резервуарах хорошо прогревается, но не пересыхает. Как правило, подобные ёмкости с личинками находили в затенённых местах.

Важно заметить, что личиночные биотопы Ae. albopictus отмечены преимущественно вблизи населённых пунктов. В биотопах, расположенных на отдалении, существенно возрастала доля резервуаров с комарами Culex.

В каждом из изученных мест выплода мы определяли параметры воды: водородный

показатель (pH), температуру (°C), уровень общей минерализации (ppt), электропроводность воды (μ s), содержание в воде органических веществ (°d) и кислорода (mg/l).

Общий уровень минерализации в местообитаниях составлял от 0.01 до 1.03 ppt. (среднее значение параметра — 0.31 ppt). Удельная электропроводность варьировала от 0.02 до $2.02~\mu S$ (среднее значение составляло $0.61~\mu S$). Результаты свидетельствуют о том, что в большинстве изученных резервуаров с личинками Ae.~albopictus находилась дождевая вода.

Уровень растворённого в воде кислорода находился в диапазоне от 3.8 до 4.5 мг/дм³, при этом в большинстве местообитаний он соответствовал 4.0 мг/дм3. Такое содержание кислорода считается обычным для природных водоёмов в летние месяцы. В местообитаниях, занятых личиками Culex, диапазон и разброс значений данного параметра были существенно шире, от 3.0 до 6.0 мг/дм³. Несмотря на то, что основной объём кислорода личинки Ae. albopictus получают за счёт дыхания атмосферным воздухом, личинкам необходимо дополнительное получение растворённого в воде кислорода с помощью жабр и кожных покровов. Возможно, уровень растворённого в воде кислорода выступает лимитирующим фактором для личинок младших возрастов. Для них доля насыщения кислородом через поверхность тела более существенна, чем для личинок третьего и четвёртого возраста.

Водородный показатель в местообитаниях личинок изменялся от 7.1 до 7.9, что соответствует нейтральной реакции. Среднее значение рН составляло 7.4. Подщелачивание дождевой воды в личиночных биотопах можно объяснить влиянием гидрокарбонатов и силикатов, находящихся в резервуарах. Узость диапазона значений рН, возможно, обусловлена избирательным выбором мест яйцекладок самками Ae. albopictus.

Температура воды в изученных личиночных биотопах изменялась в широких пределах, от 18.8 до 30.0 °C. В большинстве ёмкостей дневная температура составляла 22–26 °C. Наблюдаемый разброс значений обусловлен суточным и погодным ходом температур.

В личиночных биотопах были измерены показатели общей и карбонатной жёсткости воды. Общая жёсткость (Gh) отражает количество растворённых в воде катионов кальция и магния. Gh варьировала от 0.4 до 5.7 °Ж (среднее значение 3.6 °Ж). Карбонатная жёсткость (Kh), определяется наличием в воде гидрокарбонатов магния и кальция. Значения Kh изменялись от 1 до 7.1 °Ж (среднее значение 4.3 °Ж). Мы видим, что данные показатели варьировали в широких пределах. Такой разброс объясняется тем, что в части ёмкостей с личинками находились частицы почвы. Исходя из того, что низкие значения жёсткости не вызывали гибели личинок, можно предположить, что данный параметр не выступает лимитирующим фактором для азиатского тигрового комара, однако может влиять на скорость и интенсивность развития его личинок.

Таким образом, анализ экологических параметров мест выплода указывает на наличие избирательности при выборе мест откладки яиц самками *Ae. albopictus*. В исследованных населённых пунктах мы наблюдали множество пригодных мест выплода для комаров данного вида. Это объясняет их высокую численность в населённых пунктах и синантропизацию вида в процессе инвазии.

Заключение

Современные границы распространения инвазивного вида Ae. albopictus проходят на территории городов Анапы, Тимашёвска, Кропоткина, Лабинска, Армавира. По нашему мнению, зоны разнотравно-типчаково-ковыльных и типчаково-ковыльных степей служат естественным препятствием для активного расселения комаров данного вида. Основным климатическим параметром, ограничивающим их расселение, является влажность воздуха.

Мы предполагаем, что содержание в воде растворённого кислорода и кислотность воды могут выступать лимитирующими факторами при выборе мест яйцекладок самками и для выживаемости личинок азиатского тигрового комара.

Показано, что район колхидских смешанных лесов с вечнозелёным подлеском является оптимальным флористическим районом для обитания Ae. albopictus на юге европейской части России. К настоящему времени вид поэтапно освоил следующие флористические районы: горно-дубовые и дубово-грабовые леса, арчевники и пушисто-дубовый шибляк, горные буковые и дубово-буковые леса, плавни и пойменные луга и луговые степи. Дальнейшее расширение ареала исследуемого вида возможно в окрестностях г. Ставрополя, которые относятся к флористическому району горно-дубовых и дубово-грабовых лесов. Возможно дальнейшее расселение на территорию п-ова Крым, где имеются флористические районы, аналогичные уже освоенным.

Полученные нами данные о распространении и экологии *Ae. albopictus* могут быть использованы для проведения эпидемиологического надзора и планирования профилактических мероприятий с целью предупреждения распространения арбовирусных инфекций на юге европейской части России. Необходимо проведение дальнейшего энтомологического мониторинга территорий, прилегающих к современному ареалу исследуемого вида с целью контроля его инвазии.

Благодарности

Выражаем благодарность глубокоуважаемому рецензенту за ценные советы и комментарии, которые позволили улучшить финальный вариант рукописи.

Финансирование работы

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта N 19-34-90192.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Ганушкина Л.А., Безжонова О.В., Патраман И.В., Таныгина Е.Ю., Сергиев В.П. Распространение комаров *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skus. на Черноморском побережье Кавказа // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2013. Вып. 1. С. 45–46.
- Ганушкина Л.А., Таныгина Е.Ю., Безжонова О.В., Сергиев В.П. Об обнаружении комаров *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skus. на территории Российской Федерации // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2012. Вып. 1. С. 3–4.
- Гуцевич В.А., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. Комары (семейство Culicidae) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3, вып. 4. Л.: Наука, 1970. 384 с.
- Забашта М.В. Расширение ареала *Aedes* (Stegomyia) *albopictus* Skuse, 1895 на Черноморском побережье России // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2016. Вып. 3. С. 10–11.
- Мокиевский В.О., Цетлин А.Б., Игнатов Е.И., Белокопытов В.Н., Зацепин А.Г., Зернов А.С., Литвинская С.А., Репина И.А., Исаченко А.И., Илюшин Д.Г., Гончаров Р.В., Михайлюкова П.Г., Ермолов А.А., Кизяков А.И., Арашкевич Е.Г., Сафронова Л.М., Афанасьев Д.Ф., Колючкина Г.А., Симакова У.В., Сёмин В.Л., Лужняк В.А., Букреев С.А., Барабашин Т.О., Краснова В.В., Беликов Р.А., Миненкова В.В., Астапов М.Б., Фазлуллин С.М., Тильба П.А., Загретдинова Д.Р., Семёнова М.И., Глебова М.А., Гизатулин Т.М., Жукова М.А., Матвеева Т.А., Максимова О.В., Назаров Д.Ю., Амелина А.М., Лазарева Р.Е., Живоглядова Л.А., Ескин Н.Б., Валиева А.С. Экологический Атлас. Чёрное и Азовское моря. М.: Фонд НИР, 2019. 464 с.
- Попова А.Ю., Куличенко А.Н., Малецкая О.В., Дубянский В.М., Дёмина Ю.В., Пакскина Н.Д., Тохов Ю.М., Манин Е.А., Лазаренко Е.В., Шаяхметов О.Х., Фёдорова М.В., Оробей В.Г., Юничева Ю.В., Комарова Н.С., Топорков А.В., Викторов Д.В., Гречаная Т.В., Николаевич П.Н., Куличенко О.А., Пархоменко В.В. Мероприятия по регуляции численности комаров Aedes aegypti и Aedes albopictus в г. Сочи в 2016 г., результаты и пути совершенствования // Проблемы особо опасных инфекций. 2017. Вып. 4. С. 66—71.
- Рябова Т.Е., Юничева Ю.В., Маркович Н.Я., Ганушкина Л.А., Орабей В.Г., Сергиев В.П. Обнаружение комаров *Aedes* (Stegomyia) *aegypti* L. в городе Сочи // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2005. Вып. 3 С. 3–5.
- Фёдорова М.В., Рябова Т.Е., Шапошникова Л.И., Лопатина Ю.В., Себенцова А.Н., Юничева Ю.В. Инвазивные виды комаров на территории г. Сочи: места развития преимагинальных стадий и методы учёта численности // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2017. Вып. 4. С. 9–15.
- Фёдорова М.В., Швец О.Г., Патраман И.В., Медняк И.М., Отставнова А.Д., Леншин С.В., Вышемирский О.И. Завозные виды комаров на черноморском побережье Кавказа: современные ареалы // Медицинская паразитология. 2019. Вып. 1. С. 47–55.

- Фёдорова М.В., Швец О.Г., Юничева Ю.В., Медяник И.М., Рябова Т.Е., Отставнова А.Д. Современные границы распространения инвазивных комаров Aedes (Stegomyia) aegypti (L., 1762) и Aedes (Stegomyia) albopictus (Skuse, 1895) на юге Краснодарского края России // Проблемы особо опасных инфекций. 2018. Вып. 2. С. 101–105.
- Akıner M.M., Öztürk M., Başer A.B. Günay F., Hacıoğlu S., Brinkmann A., Emanet N., Özkul B.A., Nitsche A., Linton Y., Ergünay K. Arboviral screening of invasive *Aedes* species in northeastern Turkey: West Nile virus circulation and detection of insect-only viruses // PLoS Neglected Tropical Diseases. 2019. Vol. 13. No. 5. e0007334.
- Angelini R., Finarelli A., Angelini P., Po C., Petropulacos K., Macini P., Fiorentini C., Fortuna C., Venturi G., Romi R., Majori G., Nicoletti L., Rezza G., Cassone A. An outbreak of chikungunya fever in the province of Ravenna, Italy // Wkly Releases. 2007. Vol. 12. No. 36. 3260.
- Armbruster P.A. Photoperiodic Diapause and the Establishment of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in North America // Journal of medical entomology. 2016. Vol. 53. No. 5. P. 1013–1023.
- Bhatt S., Gething P.W., Brady O.J., Messina J.P., Farlow A.W., Moyes C.L., Drake J.M., Brownstein J.S., Hoen A.G., Sankoh O., Myers M.F., George D.B., Jaenisch T., Wint G.R.W., Simmons C.P., Scott T.W., Farrar J., Hay S.I. The global distribution and burden of dengue // Nature. 2013. Vol. 496. P. 504–507.
- Chan K.L. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore-City // Bull World Health Organ. 1971. Vol. 44. No. 5. P. 651–657.
- Faraji A., Egizi A., Fonseca D.M., Unlu I., Crepeau T., Healy S.P., Gaugler R. Comparative host feeding patterns of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, in urban and suburban Northeastern USA and implications for disease transmission // Plos neglected tropical diseases. 2014. Vol. 8. No. 8. e3037.
- Gjenero-Margan I., Aleraj B., Krajcar D., Lesnikar V., Klobučar A., Pem-Novosel I., Kurečić-Filipović S., Komparak S., Martić R., Đuričić S., Betica-Radić L., Okmadžić J., Vilibić-Čavlek T., Babić-Erceg A., Turković B., Avšić-Županc T., Radić I., Ljubić M., Šarac K., Benić N., Mlinarić-Galinović G. Autochthonous dengue fever in Croatia // Eurosurveillance. 2011. Vol. 16. No. 9. 19805.
- Juliano S.A., Lounibos L.P., O'Meara G.F. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *A. aegypti* in South Florida: differences between sites of coexistence and exclusion? // Oecologia. 2004. Vol. 139. P. 583–93.
- Kaufmann C., Collins L.F., Brown M.R. Influence of age and nutritional status on flight performance of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) // Insects. 2013. Vol. 4. P. 404–12.
- Kraemer M.U.G., Sinka M.E., Duda K.A., Mylne A.Q.N., Shearer F.M., Barker C.M., Moore C.G., Carvalho R.G., Coelho G.E., Bortel W.V., Hendrickx G., Schaffner F., Elyazar I.R.F., Teng H.J., Brady O.J., Messina J.P., Pigott D.M., Scott T.W., Smith D.L., Wint G.R.W., Golding N.,

- Hay S.I. The Global Distribution of Arbovirus Vectors *Aedes Aegypti* and *Ae. Albopictus* // Elife. 2015. Vol. 4. P. 1–18
- Kutateladze T., Zangaladze E., Dolidze N., Mamatsashvili T., Tskhvaradze L., Andrews E.S., Haddow A.D. First Record of *Aedes albopictus* in Georgia and Updated Checklist of Reported Species // Journal of the American Mosquito Control Association. 2016. Vol. 32. No. 3. P. 230–233.
- Manica M., Guzzetta G., Poletti P., Filipponi F., Solimini A., Caputo B., Rosà R., Merler S. Transmission dynamics of the ongoing chikungunya outbreak in central Italy: from coastal areas to the metropolitan city of Rome // Eurosurveillance. 2017. Vol. 22. No. 44. 17–00685.
- Ortega-López L.D., Pondeville E., Kohl A., Leon R., Betancourth M.P., Almire F., Torres-Valencia S., Saldarriaga S., Mirzai N., Ferguson H.M. The mosquito electrocuting trap as an exposure-free method for measuring human-biting rates by *Aedes* mosquito vectors // Parasites Vectors. 2020. Vol. 13. 31.
- Reiter P., Sprenger D. The used tire trade: a mechanism for the worldwide dispersal of container breeding mosquitoes // Journal of the American Mosquito Control Association. 1987. Vol. 3. P. 494–501.
- Ruche G., Souarès Y., Armengaud A., Peloux-Petiot F., Delaunay P., Desprès P., Lenglet A., Jourdain F., Leparc-Goffart I., Charlet F., Ollier L., Mantey K., Mollet T.,

- Fournier J.P., Torrents R., Leitmeyer K., Hilairet P., Zeller H., Van Bortel W., Dejour-Salamanca D., Grandadam M., Gastellu-Etchegorry M. First two autochthonous dengue virus infections in metropolitan France // Eurosurveillance. 2010. Vol. 15. No. 39. 19676.
- Sherpa S., Blum M., Despres L. Cold adaptation in the Asian tiger mosquito's native range precedes its invasion success in temperate regions // Evolution. 2019. Vol. 73. No. 9. P. 1793–1808.
- Shragai T., Harrington L., Alfonso-Parra C., Avila F. Oviposition site attraction of *Aedes albopictus* to sites with conspecific and heterospecific larvae during an ongoing invasion in Medellín, Colombia // Parasites Vectors. 2019. Vol. 12. 455.
- Tuten H., Bridges W., Paul K., Adler P. Blood-feeding ecology of mosquitoes in zoos // Medical and veterinary entomology. 2012. Vol. 26. P. 407–416.
- Vavassori L., Saddler A., Müller P. Active dispersal of *Aedes albopictus*: a mark-release-recapture study using self-marking units // Parasites Vectors. 2019. Vol. 12. 583.
- Yin Q., Li L., Guo X., Wu R., Shi B., Wang Y., Liu Y., Wu S., Pan Y., Wang Q., Xie T., Hu T., Xia D., Xia S., Kambalame D., Li W., Song Z., Zhou S., Deng Y., Xie Y., Zhou X., Wang C., Chen X., Zhou X. A field-based modeling study on ecological characterization of hourly host-seeking behavior and its associated climatic variables in *Aedes* albopictus // Parasites Vectors. 2019. Vol. 12. 474.

ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF INVASIVE MOSQUITO SPECIES AEDES ALBOPICTUS (SKUSE, 1895) IN THE SOUTH OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

© 2021 Bega A.G.*, Moskaev A.V.**, Gordeev M.I.***

Moscow Region State University, Mytishchi, 144014, Russia; e-mail: *ag.bega@mgou.ru, **av.moskaev@mgou.ru, ***mi.gordeev@mgou.ru

The aim of the study was to show ecological preferences and to establish the actual range of the invasive mosquito species *Aedes albopictus*. The moving of *Ae. albopictus* from the Black Sea coast of the Caucasus into the interior of the European part of Russia for the period 2017–2019 is shown. The northern border of the distribution of this species in 2019 passed through the cities: Timashevsk, Kropotkin, and Armavir. The limiting environmental parameters for the preimaginal stages of *Ae. albopictus* development are: the content of oxygen dissolved in the water and the water acidity. We believe that the air humidity and the floristic composition of the territory are the main factors determining the movement of the *Aedes albopictus* mosquitoes deep into the Russian Plain. The data obtained can be used for epidemiological surveillance and planning of preventive measures.

Key words: Aedes albopictus, range expansion, ecological specialization, invasion, interspecies competition.