

УДК 595.771.502.4.(471)

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ
(DIPTERA: CULICIDAE) ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО
ЗАПОВЕДНИКА «НУРГУШ» КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2020 г. **Е. В. Панюкова^{a*}, Л. Г. Целищева^b, С. В. Пестов^{a,b,c},
А. А. Колесникова^a, С. В. Бакка^b, М. В. Шарахова^{d,e}**

^aИнститут биологии Федеральный Исследовательский Центр,
Коми НЦ Уральское отделение РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

^bФГБУ Государственный заповедник «Нургуш»,
ул. Ленина, 129а, корпус 2, Киров, 610002 Россия

^cКафедра экологии и природопользования, Институт химии и экологии,
Вятский государственный университет,
ул. Ленина, д. 198, г. Киров, 610007 Россия

^dКафедра энтомологии Политехнического института Вирджинии,
360 West Campus Drive, Blacksburg, 24061 Вирджиния США

^eЛаборатория эволюционной геномики насекомых,
Федеральный Научный Центр Институт цитологии и генетики, Сибирское отделение РАН,
проспект акад. Лаврентьева, д. 10, Новосибирск, 630090 Россия
*e-mail: panjukova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 19.04.2020 г.

После доработки 19.05.2020 г.

Принята к печати 28.05.2020 г.

На территории государственного природного заповедника «Нургуш», расположенного в Кировской области, с 2005 г. по 2019 г. изучали фауну и экологические предпочтения кровососущих комаров (Diptera: Culicidae). В статье приведены данные о видах-двойниках группы *Anopheles maculipennis* Кировской области, полученные методом штрих-кодирования ДНК. Составлен список сем. Culicidae заповедника «Нургуш», который включает 25 видов, из них 5 указываются впервые для территории заповедника и Кировской области: *Anopheles beklemishevi* Stegnyi et Kabanova, 1976, *A. daciae* Linton, Nicolescu et Harbach, 2004, *Culiseta morsitans* (Theobald, 1901), *C. alaskaensis* (Ludlow, 1906) и *Culex torrentium* Martini, 1925.

Ключевые слова: кровососущие комары, Culicidae, фауна, экология, Кировская область, заповедник «Нургуш»

DOI: 10.31857/S1234567806040057

Изучение региональных фаун кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) России важно в связи с ролью данных насекомых в природных очагах инфекций, в том числе вирусных. Изучение связей комаров сем. Culicidae с различными группами возбудителей требует как точного определения вида переносчика, так и верных представлений о фауне региона исследований (Халин, Айбулатов, 2019). В последние годы цитогенетическими методами установлен видовой состав малярийных комаров группы *Anopheles maculipennis* в различных регионах России и ближнего зарубежья (Гордеев и др., 2010; Перевозкин и др., 2012, 2015; Gordeev, Moskaev, 2016; Naumenko et al., 2020). Применение новых методик, таких как анализ ДНК (ДНК штрих-кодирование), позволяет различать близкие по морфологическим признакам виды комаров, например виды-двойники рода *Anopheles* Meigen, 1818 (Proft et al., 1999; Nicolescu et al., 2004; Kampen, 2005). В статье приведены данные о видах-двойниках группы *Anopheles maculipennis* Кировской области, полученные методом штрих-кодирования на основе секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК.

Заповедник «Нургуш» был организован в 1994 г., с начала своего образования он включал одноименный участок, который находится в расширении поймы р. Вятки с оз. Нургуш в центре. Площадь заповедника «Нургуш» составляла 5634.2 га (Экологическая ..., 2001). На территории участка «Нургуш» заповедника охраняются уникальные интразональные биоценозы пойменных хвойно-широколиственных, вязово-дубовых и липово-дубовых лесов. В 2010 г. заповедник был расширен на 17815.5 га, за счет присоединения более северного участка «Тулашор», который находится на границе с Республикой Коми. На данном участке охраняются типичные таежные биоценозы еловых лесов. Общая площадь заповедника «Нургуш» в настоящее время составляет 23449.7 га, а площадь охранной зоны – 25508.6 га (Бакка и др., 2018). Таким образом, в состав заповедника входят удаленные на 370 км друг от друга территории с различающимися природно-климатическими и зональными условиями.

История исследования фауны кровососущих комаров заповедника «Нургуш» началась со сборов заместителя директора заповедника по науке, Л.Г. Целищевой. Были получены первые сведения о биотопическом распределении 9 видов (Панюкова, Целищева, 2006). По мере накопления фактического материала за годы исследований был расширен видовой список сем. Culicidae до 20 таксонов (Панюкова, Целищева, 2011; Панюкова, 2015; Панюкова, Бакка, 2017). Данные исследования легли в основу списка видов кровососущих комаров Кировской области (Панюкова, Пестов, 2015).

Целью данной работы стало обобщение и уточнение материалов по фауне и экологии кровососущих комаров государственного природного заповедника «Нургуш» Кировской области. Данная работа продолжает изучение особенностей Culicidae в заповедных условиях европейской части России (Панюкова, 2018; Панюкова, Новаковский, 2019).

В работе обобщены результаты многолетних исследований фауны и экологии кровососущих комаров заповедника «Нургуш», выполненные в разные годы (2005–2006, 2009, 2011, 2013, 2014–2016, 2018, 2019) на двух участках. Всего в данной работе проанализировано 2068 экземпляров кровососущих комаров с участков «Нургуш» и «Тулашор».

Участок «Нургуш» расположен в Котельничском районе Кировской области, в подзоне южной тайги. Он занимает большую часть Нургушского расширения поймы р. Вятки. Его территория представляет собой сплошной лесной массив, состоящий в основном из дуба и липы. В охранной зоне преобладают сосняки, а на увлажненных участках – ельники. Некрупные луговые поляны, возникшие после сведения леса, редки, находятся на окраинах заповедника. Естественные структурные части пойменного ландшафта – пойменные луга, расположенные в прирусловой части поймы, занимают более обширные площади. Рельеф участка «Нургуш» типично пойменный. Характерно наличие ложбин стока – понижений (и их систем) и глубоких впадин. Первые заняты протоками и мелкими водоемами, вторые – пойменными озерами-старицами. Микрорельеф развит очень хорошо, представлен многочисленными мелкими формами: холмами, грядами, ложбинами. Общий наклон территории с севера на юг обуславливает беспрепятственный сток воды весной и в период летне-осенних паводков. В районе участка «Нургуш» на р. Вятке имеются 2 острова: Пищальский и Безымянный. Остров Пищальский (около 830 га) был образован в результате меандрирования русла реки (Летопись..., 2000)¹. Средняя годовая температура воздуха на данном участке заповедника составляет +2.2 °С, средняя температура июля +18 °С, января –13.9 °С. Положительные среднемесячные температуры воздуха регистрируются в течение 7 месяцев (с апреля по октябрь). Годовое количество осадков составляет 583 мм. Большая их часть (385 мм) выпадает в безморозный период года (с июля по октябрь) в виде дождей, преимущественно в июле и августе (Заповедник ..., 2007).

Участок «Тулашор» расположен в Нагорском районе Кировской области в подзоне средней тайги на гряде Северных Увалов и представляет собой всхолмленную равнину. Он находится в бассейне р. Кобра с ее притоками (р. Федоровка, ручей Пожмашор и др.). Преобладающие высоты данной территории от 180 до 215 м над ур. м. При общем равнинном характере рельеф отличается расчлененностью и холмистостью. Северные Увалы представляют собой гряды холмов моренно-ледникового характера, протянувшиеся в широтном направлении. Территория участка «Тулашор» покрыта еловыми лесами естественного происхождения, находящимися на разных стадиях восстановительно-возрастной динамики (Эколого-экономическое..., 2006)². Климат участка «Тулашор» континентальный с холодной многоснежной продолжительной зимой и умеренно теплым летом. Средняя годовая температура + 0.6 °С. Среднее количество осадков за

¹ Летопись природы заповедника «Нургуш» за 1995–1996 гг. 2000. Кн. 1. Боровка. 307 с. Рукопись.

² Эколого-экономическое обоснование расширения территории государственного природного заповедника «Нургуш» за счет кластерного участка «Тулашор» в Нагорском районе Кировской области: Отчет о НИР, 2006. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 123 с. Рукопись.

год составляет 537 мм, при этом большая их часть (390 мм) выпадает в теплый период с апреля по октябрь (Заповедник ..., 2007). Природно-климатические условия определяют особенности фауны и экологии кровососущих комаров на территории двух участков заповедника «Нургуш».

Отбор материала выполнен нами в 13 точках сбора (рис. 1): 1 – старовозрастной еловый лес на кордоне «Тулашор» (59.621800 N, 50.015267 E), 2 – припойменный еловый лес возле р. Федоровка (притока р. Кобры) в устье ручья Пожмашор (59.653933 N, 50.077883 E), 3 – елово-березовый лес с примесью дуба в урочище Окуньки (58.037400 N, 48.397083 E), 4 – ивняк на острове Пицальском (58.046133 N, 48.486217 E), 5 – сосновый лес лишайниковый в охранной зоне (58.00545 N, 48.353333 E), 6 – пойменный луг на берегу оз. Нургуш (58.005917 N, 48.460217 E), 7 – помещения на кордоне «Нургуш»: дом, хозяйственные постройки (58.004983 N, 48.462850 E), 8 – дубовый лес (5.00255 N, 48.457383 E), 9 – пойменный луг р. Вишкиль (57.9757 N, 48.35735 E), 10 – еловый лес (57.984933 N, 48.373367 E), 11 – пойменный луг р. Крутец (57.98770 N, 48.37575 E), 12 – пойменный луг р. Прость (57.99570 N, 48.420467 E), 13 – липовый лес (57.991067 N, 48.434417 E). По типам местообитаний точки сбора распределены следующим образом: еловые леса (Е) точки 1, 2, 3 и 10; сосновые леса (С) точка 5; пойменные луга и ивняки (ПЛ) точки 4, 6, 9, 11, 12; дубовый лес (Д) точка 8; липовый лес (Л) точка 13; помещения (П) точка 7.

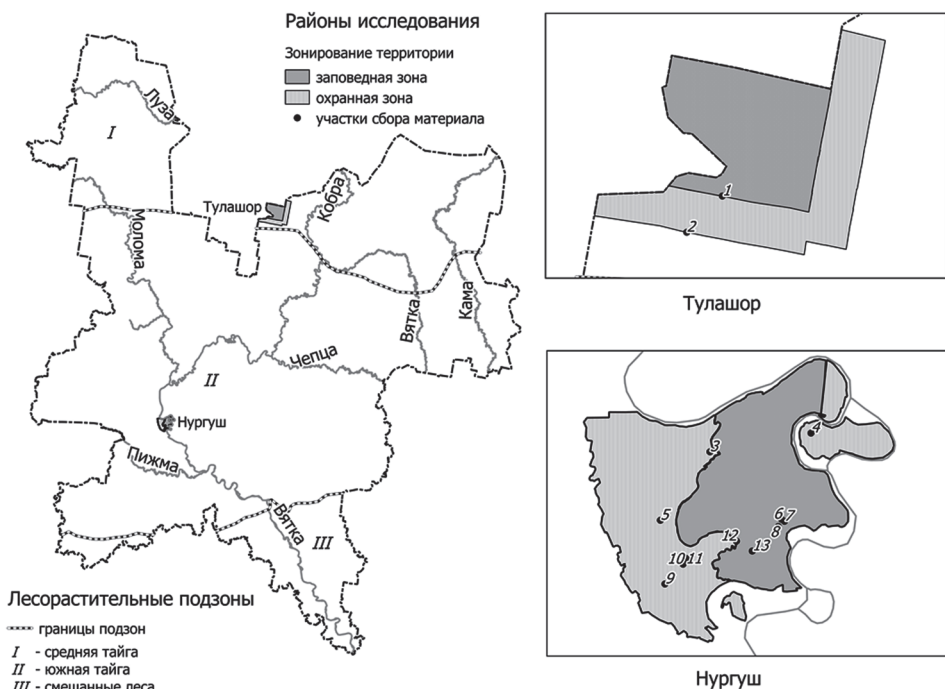


Рисунок 1. Карта-схема района исследования: 1–13 – пункты сборов материала на территории заповедника «Нургуш».

Figure 1. Map-scheme of the study area: 1–13 – sites of material collections in the “Nurgush” Nature Reserve territory.

Сокращения (Е, С, ПЛ, Д, Л, П) приняты в диаграммах и таблицах при анализе материала. Названия ареалов видов приводятся на основе классификации Городкова (1984).

Отбор из водоемов личинок и куколок проводили стандартной эмалированной кюветой (14×19 см), по 5 проб из каждого водоема. При сборе преимагинальных стадий измеряли температуру воды и описывали прибрежную и водную растительность. Имаго самок комаров отлавливали на предплечье учетчика пробиркой-морилкой (5 мл), заполненной раствором 70 % этанола. В одну пробирку помещали не более 10 экземпляров для лучшей сохранности имаго. Сбор вели в течение 20 минут, меняя заполненные пробирки. Определение видов комаров осуществляли по ключам (Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2010). Для определения использовали бинокулярный микроскоп МБС-10 с окуляр-микрометром. Для идентификации имаго малярийных комаров ДНК штрих-кодированием сборы имаго зимующих самок выполнены эксгаустером со стен нежилого помещения на стационаре участка «Нургуш» в сентябре 2018 г. и помещены в 90% этанол. Осенние сборы 2018 г. идентифицировали методом ДНК штрих-кодирования на основе секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК (Naumenko et al., 2020). Штрих-код ДНК служит таксономическим методом, который для идентификации вида использует короткий генетический маркер в митохондриальной ДНК организма либо последовательность внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК.

ДНК была экстрагирована из 6 самок комаров, находившихся на имагинальной стадии развития. Каждый образец был помещен в стерильную пробирку объемом 1.5 мл для предотвращения контаминации. Выделение геномной ДНК из каждого образца проводилось с использованием стандартного протокола для Qiagen D Neasy Blood and Tissue Kit (Qiagen, Germantown, MD, USA) с некоторыми модификациями. Образцы гомогенизировали в 180 мкл буфера для лизиса ATL, а затем добавляли 20 мкл протеазы К и инкубировали на шейкере в течение ночи при 56 °С. Затем добавляли 200 мкл лизирующего буфера AL и инкубировали при 56 °С в течение 10 мин. Отмывание ДНК проводили в 50 мкл стерильной воды для молекулярных исследований (Research Products International, Mt. Prospect, IL, USA). Геномную ДНК хранили при –20 °С. После чего была выполнена полимеразная цепная реакция (ПЦР) внутреннего транскрибируемого спейсера 2 (ITS2). ДНК последовательность была амплифицирована с использованием прямого праймера 5' – АТС АСТ СGG СТС TCG TGG АТС G – 3' (Tm = 71.8 °С) (Proft et al., 1999) и обратного праймера 5' – АТG СТТ ААА ТТТ АGГ GGG ТА – 3' (Tm = 56.8 °С) (Новиков, Шевченко, 2001). Для реакции ПЦР использовали Hot Start Immo Mix™ (Bioline, Taunton, MA, USA). Реакционная смесь для ПЦР содержала 3 мкл геномной ДНК, 15 мкл Immo Mix, 1 мкл прямого и обратного праймеров и 10 мкл воды для молекулярных исследований (Research Products International, Mt. Prospect, IL, USA). Общий объем реакции был доведен до 30 мкл. ПЦР-амплификацию проводили с использованием термоциклера (Eppendorf, Hauppauge, NY, USA) со следующими параметрами для ITS2: 95 °С в течение 10 мин, затем 30 циклов при 94 °С в течение 15 с, 55 °С в течение 30 с и 72 °С в течение 30 с, и последний шаг при 72 °С в течение 5 мин. Реакцию останавливали при 4 °С.

Гель-электрофорез использовали для визуализации ампликонов. Для секвенирования ДНК очищали с использованием Wizard™ PCR и Gel Clean Up Kit (Promega, Fitchburg, WI, USA). Nanodrop (Thermo Fisher Scientific, Haverhill, MA, USA) использовали для измерения концентрации очищенных продуктов ПЦР. Продукты ПЦР смешивали с прямым или обратным праймером и секвенировали с использованием платформы Сэнгера.

Для уточнения идентификации комаров было выполнено сравнение с коллекционными экземплярами Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Фотографии были выполнены камерой, совмещенной с компьютером. Указанный нами ранее *A. detritus* (Haliday, 1833) для участка «Тулашор» заповедника «Нургуш» (Панюкова, Бакка, 2017), не был подтвержден по фондовой коллекции Зоологического института РАН. При сравнении выяснилось, что у имаго комаров из заповедника «Нургуш» некоторые чешуйки на тергитах брюшка утрачены при сборе и транспортировке данных экземпляров (рис. 2), для подтверждения *A. detritus* в заповеднике

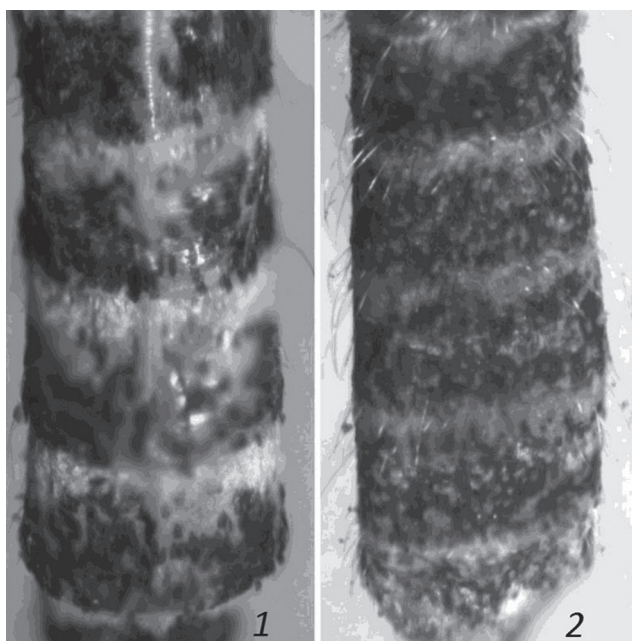


Рисунок 2. Пример сравнения материала полевых сборов с коллекционными экземплярами по фотографиям. 1 – окраска брюшка экземпляра *Aedes* sp. с участка «Тулашор» заповедника «Нургуш» Кировской области. Чешуйки на брюшке повреждены, видна «потертость» по средней линии брюшка. 2 – окраска брюшка *A. detritus* (Haliday, 1833) (этикетирован: Старая Бухара, 04.28.1925, Мончадский) из фондовой коллекции Зоологического института РАН. Белые чешуйки на брюшке хорошо видны.

Figure 2. Example of the comparison between field collected material and fond collection. Note. Photo image 1 shows pattern on abdomen of *Aedes* sp. from region “Tulashor” from nature reserve “Nurgush” in Kirov region. Scales on abdomen are damages, attrition along the midline abdomen is seen. Photo image 2 shows pattern on abdomen of *Aedes detritus* (Haliday, 1833) (labeled: Old Bukhara, 04.28.1925, Monchadsky) from the foundation collection from the Zoological Institute of the Russian Academy of Science. White scales on abdomen are clearly seen.

необходим сбор дополнительного материала. Определение по имаго при повреждении чешуек на брюшке затруднено. У *A. detritus* основным морфологическим отличием считается наличие светлых чешуек в вершинной части каждого тергита брюшка комара (Гуцевич и др., 1970). Для подтверждения наличия данного вида в составе фауны комаров заповедника «Нургуш» необходимо обнаружить личинок *A. detritus* или куколок и получить из них имаго с неповрежденными чешуйками. Личинки данного вида предпочитают соленые водоемы, такие водоемы имеются в долине р. Солоной Кировской области, которая находится недалеко от участка «Тулашор» заповедника «Нургуш».

Статистическая обработка материала и построение дендрограмм выполнены в программе PAST. 2.15 (Hammer et al., 2001). Для анализа полученного материала использованы метод главных компонент (принципиальный компонентный анализ PCA) и кластеризация видов по биотопам. Для сравнения с ранее полученными данными (Панюкова, Пестов, 2015) применяли индексы видового разнообразия: Шеннона, Маргалефа, Менхника и Бергера-Паркера (Песенко, 1982). Рассчитывали индекс доминирования (ИД), а именно долю особей (в %) учитываемого вида по отношению к числу особей в выборке (Балашов, 2008). Для оценки связей отдельных видов кровососущих комаров с типами местообитаний использовали индекс биотопической приуроченности (ИП) по обилию (Беклемишев, 1970). При значениях ИП более 50 % считали вид индикатором данного местообитания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фауна кровососущих комаров заповедника «Нургуш» Кировской области в настоящее время включает 25 видов: *Anopheles beklemishevi* Stegniy et Kabanova, 1976; *A. daciae* Linton, Nicolescu and Harbach, 200; *A. messeae* Falleroni, 1926; *Aedes*³ *behningi* Martini, 1926; *A. cantans* (Meigen, 1818); *A. cataphylla* Dyar, 1916; *A. cinereus* Meigen, 1818; *A. communis* (De Geer, 1776); *A. diantaeus* Howard, Dyar et Knab, 1913; *A. euedes* Howard, Dyar et Knab, 1913; *A. excrucians* (Walker, 1856); *A. intrudens* Dyar, 1919; *A. leucomelas* (Meigen, 1804); *A. pullatus* (Coquillett, 1904); *A. punctor* (Kirby, 1837); *A. riparius* Dyar et Knab, 1907; *A. rossicus* Dolbeshkin, Goritzkaja et Mitrofanova, 1930; *A. sticticus* (Meigen, 1838); *A. vexans* (Meigen, 1818), *Culex pipiens* Linnaeus, 1758; *C. territans* Walker, 1856; *C. torrentium* Martini, 1925; *Culiseta alaskaensis* (Ludlow, 1906); *C. morsitans* (Theobald, 1901) и *Coquillettidia richiardii* Ficalbi, 1889.

Среди них 5 видов (*Anopheles beklemishevi*, *A. daciae*, *Culiseta alaskaensis*, *C. morsitans* и *Culex torrentium*) впервые отмечены в заповеднике «Нургуш» и Кировской области.

Ниже для этих видов приведены точки обнаружения в заповеднике «Нургуш», краткая характеристика их ареалов и особенности экологии.

³ Состав рода *Aedes* в настоящей публикации приводится согласно: Халин, Горностаева, 2008; Wilkerson et al., 2015.

Anopheles beklemishevi (2 экз., самки) собраны 25.09.2018 г. со стен нежилого помещения на кордоне заповедника, на берегу оз. Нургуш (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E). Ареал вида палеарктический бореальный. Из всех видов малярийных комаров наиболее холодоустойчив, дальше всех продвигается на север до тундровой зоны. Для заповедника «Нургуш» редкий летне-осенний вид малярийного комара. Зимуют имаго самок в постройках на кордонах. Данный вид по морфологии и экологическим условиям близок к *A. messeae*, от которого отличается по форме и окраске яиц и генетически. Ранее, все собранные особи малярийных комаров Кировской области были отнесены нами к *A. messeae* (Панюкова, Пестов, 2015), т. к. видовая диагностика *A. messeae* была выполнена по окраске и структуре яиц. Яйца были получены от сытых самок, собранных весной и летом 2006 и 2011 гг. на участке «Нургуш». Для уточнения видовой принадлежности малярийных комаров нами были отобраны имаго самок в сентябре 2014 и 2018 гг. в период их диапаузы. Собранные в 2014 г. имаго погибли после месяца содержания в искусственных условиях. По материалам сборов 2018 г. удалось уточнить видовой список малярийных комаров Кировской области и выявить *A. beklemishevi*.

Anopheles daciae (1 экз., самка) собрана 25.09.2018 г. со стены нежилого помещения, расположенного на берегу оз. Нургуш (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E). Вид морфологически почти не отличается от близкородственного ему вида *Anopheles messeae*. Его определение возможно только методом ДНК штрих-кодирования на основе секвенирования внутреннего транскрибируемого спейсера 2 рибосомной ДНК и по морфологии яиц (Nicolescu et al., 2004). Ареал вида западно-палеарктический бореальный. В России отмечен в Московском регионе (Naumenko et al., 2020), в Европе *A. daciae* впервые был описан с территории Румынии в бассейне р. Дунай (Nicolescu et al., 2004), данные о находках этого вида приведены для юго-восточной Финляндии (Culverwell et al., 2020). Для заповедника «Нургуш» единственный летне-осенний вид. Зимуют имаго самок в тех же условиях, что и другие виды группы видов *A. maculipennis*.

Culiseta morsitans (2 экз., личинки) собраны 27.09.2018 г. в запрудах на р. Крутец под мостом (точка сбора 11: 57.98770 N, 48.37575 E) в охранной зоне участка «Нургуш». Данный вид единичен в заповеднике. Ареал вида западно-палеарктический бореально-субтропический. Вид известен для таежной зоны Европы, на Среднем Урале, в Крыму, на Северном Кавказе, в Западной Сибири и Северной Африке (Гуцевич и др., 1970). Летний, моноциклический вид, зимующий в заповеднике на стадии личинки. Для зимовки необходимы непромерзающие водоемы, которых достаточно на территории участка «Нургуш». Распространение *C. morsitans* в заповеднике лимитируется климато-экологическими условиями, на участке «Тулашор» не обнаружен.

Culiseta alaskaensis (1 экз., самка) собрана 26.09.2018 г. со стены нежилого помещения (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E). Ареал вида субголарктический аркто-борео-монтанный. Распространен вид от тундр до лесостепей Евразии и Северной Америки, на юге ареала отмечается в горных районах (Гуцевич и др., 1970). В тундровой зоне обычен, в таежной становится редким, в лесостепях – единичен. В заповеднике «Нургуш» единичен, зимуют самки в помещениях, возможно, в норах и дуплах деревьев.

Culex torrentium (6 экз., самцы) собраны с потолка нежилого помещения (точка сбора 7: 58.004983 N, 48.462850 E) 30.09.2018. Ареал вида не установлен, так как вид до недавнего времени неправильно идентифицировали как близкий по морфологии к *Culex pipiens*. Надежное морфологическое определение выполнено по строению гипопигия самцов, так как по самкам и личинкам *C. torrentium* морфологически не отличается от *C. pipiens*. Самцы данного вида залетают в нежилые помещения вслед за самками и в поисках укрытий, зимуют сытые самки в этих же помещениях. По нашему мнению, в условиях Кировской области вид может иметь не менее двух генераций: летней и осенней, о чем свидетельствуют осенние находки самцов, продолжительность жизни которых кратковременна. На человека на территории заповедника нападения видов рода *Culex* не отмечены.

Виды, указанные как новые для заповедника «Нургуш» и Кировской области, единичны в сборах. Для данных видов характерна редкость находок (для рода *Culiseta*) или сложность идентификации (для родов *Culex* и *Anopheles*). Определение на стадии личинки видов *Anopheles beklemishevi*, *A. daciae* и *Culex torrentium* возможно только современными генетическими методами. Северные границы распространения данных видов мало изучены. Исследования на заповедных территориях помогают выяснить вопросы особенностей экологии редких и единичных видов.

Анализ видового состава сем. Culicidae двух участков заповедника «Нургуш» в различных природно-климатических и биотопических условиях привел к выводу о том, что на участке «Нургуш» и на участке «Тулашор» существенно различается биологическое разнообразие кровососущих комаров (табл. 1). На участке «Нургуш» встречаются 25 видов, на участке «Тулашор» – только 11. На участке «Нургуш» биотопические условия более разнообразны и он расположен значительно южнее участка «Тулашор».

Методом главных компонент установлена линейная зависимость относительной численности видов комаров от типа биотопа, как результат градиента увлажнения данных местообитаний. Индикатором градиента увлажнения служат показатели относительной численности лесного моноциклического лесного вида *Aedes dianiaetus*

и пойменного полицикличного вида *Aedes cinereus* (табл. 2). Отдельно выделились помещения, в которых отмечены виды, выбирающие данные условия обитания для зимней диапаузы. Это виды родов *Culex*, *Culiseta* и *Anopheles*, которые зимуют на стадии имаго. Индикатором в помещениях служит синантропный полициклический доминирующий вид *Culex pipiens*. Уникальный биоценоз липового леса заселяют виды комаров из соседних биотопов, как пойменных, так и лесных. Формирование фауны кровососущих комаров липняков находится в динамическом процессе и зависит от окружающих биотопов (рис. 3).

Таблица 1. Таксономический состав кровососущих комаров на участках заповедника «Нургуш» Кировской области (по сборам 2005–2019 гг.)

Table 1. Taxonomic composition of bloodsucking mosquitoes in the “Nurgush” Reserve (collections of 2005–2019)

Таксон	Участок «Нургуш»	Участок «Тулашор»
<i>Aedes behningi</i>	+	–
<i>A. cantans</i>	+	–
<i>A. cataphylla</i>	+	+
<i>A. cinereus</i>	+	+
<i>A. communis</i>	+	+
<i>A. diantaeus</i>	+	+
<i>A. euedes</i>	+	–
<i>A. excrucians</i>	+	+
<i>A. intrudens</i>	+	+
<i>A. leucomelas</i>	+	+
<i>A. pullatus</i>	+	+
<i>A. punctor</i>	+	+
<i>A. riparius</i>	+	–
<i>A. rossicus</i>	+	+
<i>A. sticticus</i>	+	+
<i>A. vexans</i>	+	–
<i>Coquillettidia richiardii</i>	+	–
<i>Anopheles beklemishevi</i>	+	–
<i>Anopheles daciae</i>	+	–
<i>A. messeae complex</i>	+	–
<i>Culex pipiens/torrentium</i>	+	–
<i>C. territans</i>	+	–
<i>C. torrentium</i>	+	–
<i>Culiseta alaskaensis</i>	+	–
<i>C. morsitans</i>	+	–
Всего	25	11

Таблица. 2. Распределение по биотопам видов сем. Culicidae заповедника «Нургуш» Кировской области

Table. 2. Distribution of species of the family Culicidae of the “Nurgush” Reserve, Kirov Province, by species biotopes

Вид	Дубо- вый лес (Д)	Еловый лес (Е)	Липо- вый лес (Л)	Поймен- ный луг (ПЛ)	Поме- щение (П)	Сосно- вый лес (С)	Итого
<i>Aedes behningi</i>	1	2	10	0	0	1	14
<i>A. cantans</i>	24	31	19	12	0	8	94
<i>A. cataphylla</i>	2	4	10	13 I, 500 L	3	1	533
<i>A. cinereus</i>	36	4	25	99	0	5	169
<i>A. communis</i>	56	7	50	21	0	4	138
<i>A. diantaeus</i>	118	21	30	54	2	22	247
<i>A. euedes</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>A. excrucians</i>	0	1	0	9 I, 195 L	2	0	207
<i>A. intrudens</i>	35	1	13	71	0	14	134
<i>A. leucomelas</i>	4	0	0	4	0	1	9
<i>A. pullatus</i>	13 I, 1 L	40	0	23	0	9	86
<i>A. punctor</i>	16	1	22	9	3	10	61
<i>A. riparius</i>	1	1	2	4 I, 20 L	0	5	33
<i>A. rossicus</i>	56	1	61	3	0	6	127
<i>A. sticticus</i>	1	0	0	1	0	0	2
<i>A. vexans</i>	2	1	0	0	0	1	4
<i>Anopheles beklemishevi</i>	0	0	0	0	2	0	2
<i>A. daciae</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>A. messeae complex</i>	20	0	0	0	18	0	38
<i>Coquillettidia richiardii</i>	0	0	0	4	0	0	4
<i>Culex pipiens</i>	4	0	0	0	134	0	138
<i>C. territans</i>	0	0	16 L	0	0	0	16
<i>C. torrentium</i>	0	0	0	0	6	0	6
<i>Culiseta alaskaensis</i>	0	0	0	2	0	0	2
<i>C. morsitans</i>	0	0	0	2	0	0	2
Итого	390	116	258	1046	171	87	2068

Примечание. I – имаго, L – личинки, в остальных случаях – имаго.

Note. I – imago, L – larva, in other cases – imago.

Анализ сходства местообитаний по обилию в них Culicidae показал, также, что еловые и сосновые леса заповедника «Нургуш» наиболее близки. Этот вывод отличает изучаемую территорию уникальностью, так как сосновые леса обычно уступают по

обилию видов комаров еловым лесам. В сухих сосняках нападения имаго комаров обычно единичны. В условиях пойменного ландшафта, который характеризует участок «Нургуш» заповедника, сосновые леса не уступают по обилию Culicidae еловым лесам. Дубравы и пойменные луга заповедника объединяются по обилию кровососущих комаров, что очевидно, так как условия для развития личинок Culicidae в данных биотопах сходны. Пойменные луга и дубовые леса во время половодий заливаются речными и озерными водами, в которых развиваются личинки комаров. Помещения отделяются от всех типов местообитаний по своим топическим условиям (рис. 4).

Дендрограмма, построенная с использованием индекса Жаккара (Jaccard, 1901), показала, что близки по видовому составу кровососущих комаров сосновые и дубовые леса. В дубравах заповедника обитают крупные позвоночные животные, такие как кабаны и лоси, которые могут служить прокормителями для имаго самок комаров, здесь отмечено наибольшее число видов Culicidae. Сосновые леса, расположенные в охранной зоне участка «Нургуш», в периоды половодий не заливаются водой и служат временным убежищем для всей наземной фауны позвоночных животных заповедника. Возможно, что это одна из причин привлечения комаров в сосновые местообитания вслед за потенциальными прокормителями. Последовательно к соснякам и дубравам приближаются по видовому составу и обилию комаров еловые леса, липовые леса и пойменные луга, как видно на дендрограмме. Отдельно выделились помещения, как специфические временные станции имаго отдельных видов комаров, использующих помещения для зимней диапаузы, здесь отмечено наименьшее число видов (рис. 5).

Проведенные расчеты индекса приуроченности (ИП) к типам местообитаний позволили выяснить экологические предпочтения отдельных видов комаров (табл. 3). К липовым лесам приурочены редкий *Aedes behningi* (ИП=56) и обычный *A. rossicus* (ИП=52). С экологическими условиями еловых лесов связаны единичный *A. euedes* (ИП=100) и обычный *A. pullatus* (ИП=63). К сосновым лесам приурочен редкий *A. riparius* (ИП=65). Достаточно большое число видов кровососущих комаров (15) было встречено на пойменных лугах, эти условия наиболее благоприятны для данной группы влаголюбивых насекомых. На лугу во все годы сборов доминировали пойменные виды *A. cinereus* (ИП=51) и *A. excrucians* (ИП=57). Только на пойменном лугу встречен *Coquillettidia richiardii* (ИП=100). К пойменным лугам приурочен редкий комар *A. sticticus* (ИП=54). Для дубовых лесов не удалось установить приуроченных к ним видов, значения ИП для всех видов были ниже 50, однако в данном биотопе встречено максимальное число видов комаров (16), что может быть связано с большим числом прокормителей (кабанов), посещающих дубравы для питания желудями.

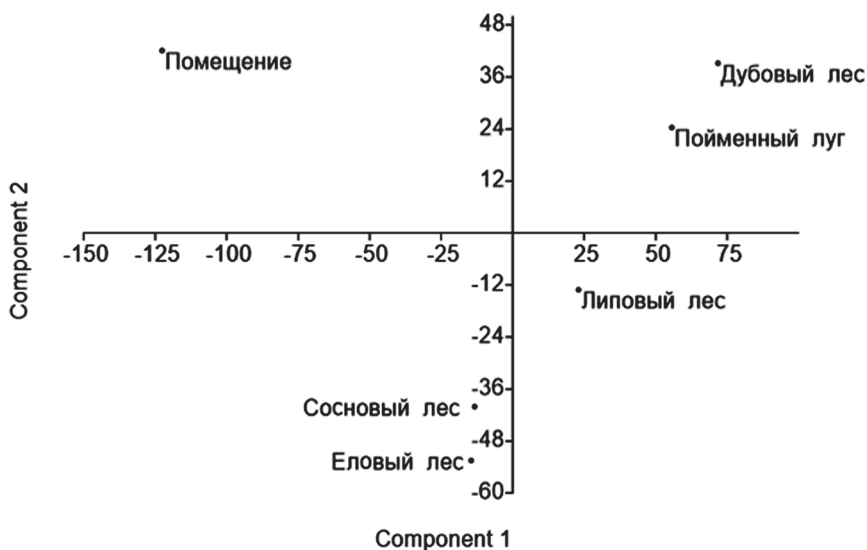


Рисунок 3. График компонентного анализа видового состава кровососущих комаров в основных типах местообитаний на территории заповедника «Нургуш».

Figure 3. A chart of the component analysis of species composition in the major habitat types in the “Nurgush” Nature Reserve.

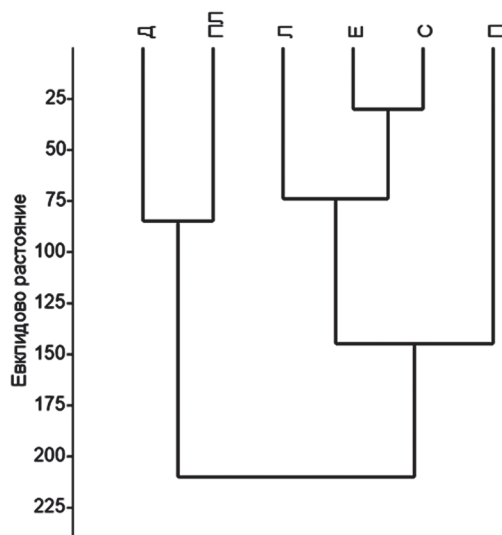


Рисунок 4. Дендрограмма сходства местообитаний видов кровососущих комаров заповедника «Нургуш» с учетом их обилия (Евклидово расстояние). Сокращения: Д – дубовый лес, ПЛ – пойменный луг, Л – липовый лес, Е – еловый лес, С – сосновый лес, П – помещение.

Figure 4. A dendrogram of the habitat similarity of mosquito species in the “Nurgush” Nature Reserve. Their abundance is taken into account (Euclidean distance). Abbreviations: D – oak forest, PL – floodplain meadow, L – linden forest, E – spruce forest, S – pine forest, R – room.

Таблица 3. Индексы приуроченности (ИП) к типам местообитаний и индексы биологического разнообразия кровососущих комаров заповедника «Нургуш» (по сборам имаго)

Table 3. Indices of confinement (IP) to the types of habitats and indices of the biological diversity of blood-sucking mosquitoes of the “Nurgush” Reserve (according to collections of imagoes)

Вид, показатель	Дубовый лес (Д)	Еловый лес (Е)	Липовый лес (Л)	Пойменный луг (ПЛ)	Сосновый лес (С)	Помещение (П)
<i>Aedes behningi</i>	3.54	23.74	56.90	0.00	15.83	0.00
<i>A. cantans</i>	11.51	49.87	14.65	6.81	17.16	0.00
<i>A. cataphylla</i>	3.44	23.07	27.64	26.43	7.69	11.74
<i>A. cinereus</i>	15.72	5.86	17.55	51.11	9.76	0.00
<i>A. communis</i>	27.65	11.59	39.68	12.26	8.83	0.00
<i>A. diantaeus</i>	29.25	17.46	11.95	15.83	24.38	1.13
<i>A. euedes</i>	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>A. excrucians</i>	0.00	18.08	0.00	57.38	0.00	24.53
<i>A. intrudens</i>	17.01	1.63	10.15	40.79	30.42	0.00
<i>A. leucomelas</i>	30.30	0.00	0.00	35.83	33.87	0.00
<i>A. pullatus</i>	6.06	62.51	0.00	12.67	18.75	0.00
<i>A. punctor</i>	13.69	2.87	30.25	9.10	38.25	5.84
<i>A. riparius</i>	2.89	9.68	9.28	13.65	64.51	0.00
<i>A. rossicus</i>	29.82	1.79	52.22	1.89	14.29	0.00
<i>A. sticticus</i>	45.82	0.00	0.00	54.18	0.00	0.00
<i>A. vexans</i>	20.36	34.13	0.00	0.00	45.51	0.00
<i>Anopheles beklemishevi</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
<i>A. daciae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
<i>A. messeae</i>	32.82	0.00	0.00	0.00	0.00	67.18
<i>Coquillettidia richiardii</i>	0.00	0.00	0.00	100.00	0.00	0.00
<i>Culex pipiens</i>	1.30	0.00	0.00	0.00	0.00	98.70
<i>C. torrentium</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
<i>Culiseta alaskaensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00
Число видов	16	14	10	15	13	9
Индекс Шеннона	2.12	1.788	2.044	2.048	2.204	0.8736
Индекс Менхиника	0.8112	1.3	0.6428	0.827	1.394	0.6882
Индекс Маргалёфа	2.515	2.735	1.64	2.415	2.687	1.556
Индекс доминирования Бергера-Паркера	0.3033	0.3448	0.2521	0.3009	0.2529	0.7836

Примечание. Виды *Culiseta morsitans* и *Culex territans* не учтены в таблице, так как собраны только их личинки.

Note. The species *Culiseta morsitans* and *Culex territans* are not included in the table, since only their larvae are collected.

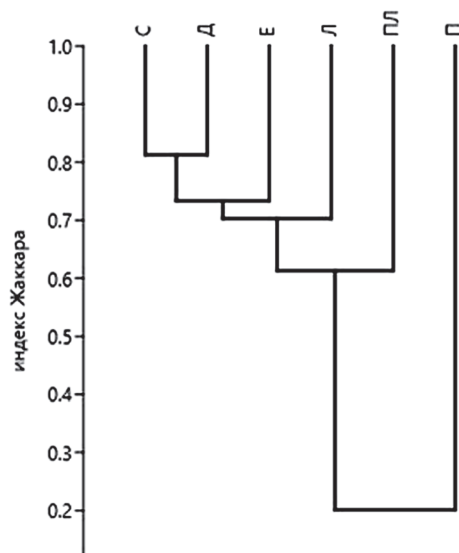


Рисунок 5. Дендрограмма сходства местообитаний по видовому составу (индекс Жаккара). Сокращения такие же, как на рис. 4.

Figure 5. A dendrogram of habitat similarity by species composition (Jacquard index). Abbreviations are the same as in fig. 4.

Согласно данным сравнительного анализа в типичных биотопах заповедника «Нургуш» наибольшие видовая устойчивость и разнообразие кровососущих комаров характерны для сообщества липовых лесов, произрастающих в области только здесь, о чем свидетельствуют индексы Шеннона (2.04), Менхиника (0.64), Маргалефа (1.64) и Бергера-Паркера (0.25), в сравнении с другими биоценозами. Устойчивость и разнообразие представителей сем. Culicidae в липовых лесах отличает заповедник «Нургуш» от всей неохраваемой территории Кировской области, в которой наибольшее разнообразие представителей сем. Culicidae было отмечено в сосновых лесах, как наиболее устойчивом биоценозе.

В результате проведенного исследования список кровососущих комаров Кировской области нами дополнен до 28 видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заповеднике «Нургуш» встречается большее число видов сем. Culicidae (25), чем на не охраняемых территориях Кировской области (22 вида). Только в заповеднике обнаружены единичные экземпляры видов *Culiseta morsitans*, *C. alaskaensis*,

Culex torrentium, *Aedes sticticus*, *Anopheles beklemishevi* и *A. daciae*. Не отмечены в заповеднике виды, известные для Кировской области: *Aedes annulipes*, *A. nigrinus* и *A. cyprius* (Панюкова, Пестов, 2015). Не исключены находки на территории заповедника «Нургуш» комаров *Aedes annulipes*, *A. detritus*, *A. nigrinus* и *A. cyprius* при проведении специальных исследований с учетом фенологии и экологии этих видов. Возможны также интересные находки видов родов *Culex* и *Anopheles* на неохраямой территории Кировской области при проведении генетической идентификации материала.

Видовой состав кровососущих комаров подвергается изменениям, которые могут быть связаны с хозяйственной деятельностью человека или природными процессами. На охраняемых территориях природные процессы практически не нарушаются и резерваты можно считать эталонными по составу населения беспозвоночных животных, в том числе и кровососущих комаров. Это подтверждается ранее полученными результатами (Панюкова, Новаковский, 2019). При сравнении фауны кровососущих комаров Печоро-Илычского заповедника и сопредельных ему территорий, было установлено, что в заповеднике на 50% больше видов сем. Culicidae, чем на территориях подверженных антропогенной нагрузке.

Многолетние мониторинговые исследования кровососущих комаров на заповедных территориях позволили уточнить список видов комаров заповедника «Нургуш» и Кировской области в целом. К особенностям экологии популяций кровососущих комаров заповедника «Нургуш» можно отнести стабильный в годовой динамике видовой состав и постоянный спектр видов-доминантов в типичных биотопах заповедника, что подтверждает устойчивость изучаемых природных сообществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим С.В. Айбулатова и А.В. Халина (ЗИН РАН) за полезные советы при обсуждении результатов исследования и помощь в оформлении статьи, а также Джеймса М. Ходжа (Политехнический Институт Вирджинии) за методическую помощь. Авторы благодарят администрацию заповедника «Нургуш» за организацию и проведение работ на территории заповедника. При работе над статьей была использована фондовая коллекция кровососущих комаров Зоологического института РАН (УФК ЗИН рег. №2–2.20, контракт с Роснаукой «02.452.11.7031» (2006–РИ–26.0/001/070). Генотипирование зимующих комаров было проведено на средства гранта Российского Научного Фонда № 19–14–00130 (руководитель М.В. Шарахова). Работа выполнена при финансовой поддержке госбюджетной темы отдела экологии животных «Систематика, распространение и пространственная организация фауны и населения наземных

и водных животных таежных и тундровых экосистем европейского северо-востока России» (2018–2020 гг., № гос. регистрации: АААА–А17–117112850235–2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакка С.В., Владыкина М.Н., Кондрухова С.В., Лачоха Е.П., Рогожникова Е.В., Тарасова Е.М., Целищева Л.Г. 2018. Государственный природный заповедник «Нургуш». О состоянии окружающей среды Кировской области в 2017 году. Киров. Региональный доклад 81–82.
- Балашов Ю.С. 2008. Словарь научных терминов, используемых в русскоязычной литературе по паразитическим и кровососущим членистоногим. Энтомологическое обозрение 87 (2): 443–453.
- Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., Наука, 502 с.
- Гордеев М.И., Безжонова О.В., Горячева И.И., Шайкевич Е.В., Званцов А.Б., Мамедов С., Мутдалибов Н., Гасымов Э., Ежов М.Н. 2010. Молекулярно-генетический анализ малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* (Diptera, Culicidae) Азербайджана. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 43–45.
- Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. Ареалы насекомых европейской части СССР. Л., 5: 3–20.
- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. 1970. Комары сем. Culicidae. Фауна СССР. Насекомые Двукрылые. Л., Наука, 3 (4): 384 с.
- Заповедник Нургуш. Климат. 2007 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://nurgush.org/about/nature/climate/> (Дата обращения: 11.06.2020).
- Новиков Ю.М., Шевченко А.И. 2001. Инверсионный полиморфизм и дивергенция двух криптических форм таксона *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) на уровне повторяющихся элементов геномной ДНК. Генетика 37(7): 915–925.
- Панюкова Е.В. 2015. Морфоэкологические особенности нового для территории заповедника «Нургуш» вида кровососущего комара (Diptera, Culicidae) *Culex territans* Walker, 1856. Труды Государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, «Старая Вятка», 3: 118–125.
- Панюкова Е.В. 2018. Фауна кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) Печоро-Ильчского заповедника Республики Коми. Паразитология 52 (6): 476–484.
- Панюкова Е.В., Бакка С.В. 2017. К фауне кровососущих комаров участка «Тулашор» заповедника «Нургуш». Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, «Старая Вятка», 4: 97–100.
- Панюкова Е.В., Новаковский А.Б. 2019. Комплексы видов кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Якшинского участка Печоро-Ильчского заповедника Республики Коми. Паразитология 53 (3): 251–264.
- Панюкова Е.В., Пестов С.В. 2015. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Кировской области. Паразитология 49 (3): 208–224.
- Панюкова Е.В., Целищева Л.Г. 2006. К фауне кровососущих комаров государственного природного заповедника «Нургуш». Материалы Всероссийской научной школы «Актуальные проблемы регионального мониторинга: теория, методика, практика». Киров, 2: 445–446.
- Панюкова Е.В., Целищева Л.Г. 2011. Фауна и биотопическое распределение кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) государственного природного заповедника «Нургуш». Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, «Старая Вятка», 1: 115–123.

- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., Наука, 287 с.
- Перевозкин В.П., Гордеев М.И., Москаев А.В., Ахметова Н.М., Бондарчук С.С. 2012. Распространение и инверсионный полиморфизм комаров Карелии. Генетика 48 (7): 806–811.
- Перевозкин В.П., Бондарчук С.С., Минич А.С. 2015. Цитогенетический анализ видового состава и инверсионной структуры популяций малярийных комаров Астраханской области. Генетика 51 (8): 924–932.
- Халин А.В., Горностаева Р.М. 2008. К таксономическому составу кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) мировой фауны и фауны России (критический обзор). Паразитология 42 (5): 360–381.
- Халин А.В., Айбулатов С.В. 2019. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. III. Кровососущие комары (Culicidae). Паразитология 53 (4): 307–341.
- Экологическая безопасность региона (Кировская область на рубеже веков). 2001. Киров, Вятка, 416 с.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Dahl C., Madon M., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. Second Edition. Heidelberg, Dordrecht, London, New York, Springer, 577 pp.
- Culverwell C.L., Vapalahti O.P., Harbach R.E. 2020. *Anopheles daciae*, a new country record for Finland. Medical and Veterinary Entomology 34 (2): 145–150.
- Gordeev M.I., Moskaev A.V. 2016. Chromosomal polymorphism in the populations of malaria mosquito *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) in the Volga region. Russian Journal of Genetics 52 (6): 597–602.
- Hammer O., Harper D.A.T., Pyan P.D. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaentologia Electronica 4(1): 9 p.
- Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines. Bulletin de la Societe vaudoise des sciences naturelles 37 (140): 241–272.
- Kampen H. 2005. Integration of *Anopheles beklemishevi* (Diptera: Culicidae) in a PCR assay diagnostic for palaearctic *Anopheles maculipennis* sibling species. Parasitology Research 97: 113–117.
- Naumenko A.N., Karagodin D.A., Yurchenko A.A., Moskaev A.V., Martin O.I., Baricheva E.M., Sharakhov I.V., Gordeev M.I., Sharakhova M.V. 2020. Chromosome and Genome Divergence between the Cryptic Eurasian Malaria Vector-Species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae*. Genes 11, 165. <https://doi.org/10.3390/genes11020165>
- Nicolescu G., Linton Y.M., Vladimirescu A., Howard T.M., Harbach R.E. 2004. Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence. Bulletin of Entomological Research 94: 525–535.
- Proft J., Maier W. A., Kampen H. 1999. Identification of six sibling species of the *Anopheles maculipennis* complex (Diptera: Culicidae) by a polymerase chain reaction assay. Parasitology Research 85: 837–843.
- Wilkerson R.C., Linton Y.-M., Fonseca D.M., Schultz T.R., Price D.C., Strickman D.A. 2015. Making mosquito taxonomy useful: a stable classification of tribe Aedini that balances utility with current knowledge of evolutionary relationships. PLoS ONE 10(7) e0133602. doi: 10.1371/journal.pone.0133602

FAUNA AND ECOLOGY OF MOSQUITOES (DIPTERA: CULICIDAE)
OF “NURGUSH” NATURAL RESERVE, KIROV PROVINCE

E. V. Panyukova, L. G. Tselishcheva, S. V. Pestov,
A. A. Kolesnikova, S. V. Bakka, M. V. Sharakhova

Key words: mosquitoes, Culicidae, fauna, ecology, Kirov Province, “Nurgush” Reserve

SUMMARY

Fauna and ecological preferences of mosquitoes (Diptera: Culicidae) were studied in 2005–2019 in the territory of the “Nurgush” Reserve located in Kirov Province. The article presents data on twin species from the *Anopheles maculipennis* group in Kirov Province identified by DNA barcoding. A complete list of the Culicidae from the “Nurgush” Reserve includes 25 species, 5 of which are identified for the first time in the reserve and in Kirov Province: *Anopheles beklemishevi* Stegniy et Kabanova, 1976, *A. daciae* Linton, Nicolescu and Harbach, 2004, *Culiseta morsitans* (Theobald, 1901), *C. alaskaensis* (Ludlow, 1906) and *Culex torrentium* Martini, 1925.