

ХИЩНИКИ КАК АГЕНТЫ КОНТРОЛЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИЧИНОК КОМАРОВ В МИКРОВОДОЕМАХ (Обзор)

© 2022 г. Д. Д. Виноградов^{a, b, *}, А. Ю. Синев^b, А. В. Тиунов^a

^aИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: vdd98@list.ru

Поступила в редакцию 19.02.2021 г.

После доработки 26.03.2021 г.

Принята к публикации 22.04.2021 г.

В работе обсуждаются хищники, способные контролировать численность личинок комаров в фитотельматах и их искусственных аналогах. Приведен краткий обзор спектра потребителей личинок кулицид в микроводоемах: плоских червей, ракообразных, паукообразных, насекомых, позвоночных животных и хищных растений. Рассмотрены биология и возможности практического использования двух наиболее эффективных агентов биологического контроля — хищных комаров рода *Toxorhynchites* и веслоногих ракообразных. Обсуждается возможность использования хищников для контроля численности личинок комаров в микроводоемах в условиях умеренных широт.

Ключевые слова: биологический контроль, кровососущие комары, *Toxorhynchites*, копеподы, *Aedes*, фитотельматы, временные водоемы

DOI: 10.31857/S0320965222010144

ВВЕДЕНИЕ

Интерес к экологии личинок настоящих комаров (Culicidae), заселяющих микроводоемы, связан в первую очередь с их способностью распространять возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний человека. Среди типичных обитателей микроводоёмов основное внимание уделяется *Aedes aegypti* (L., 1762) и *A. albopictus* (Skuse, 1895) (Becker et al., 2010). *Ae. albopictus* переносит лихорадку денге, Зика и Западного Нила, чикунгунью и энцефалит Ла-Кросс (Dahmana, Mediannikov, 2020), *Ae. aegypti* — лихорадку денге и Зика, желтую лихорадку, чикунгунью, вирусы Синдбис, Майарао и другие инфекции (Alto et al., 2005; Long et al., 2011; Dutra et al., 2016). Микроводоемы заселяют и некоторые представители рода *Anopheles* — известные переносчики малярии, а также филяриозов, некоторых арбовирусов и других инфекций (Kitching, 2000; Becker et al., 2010). Для борьбы с личинками опасных комаров широко применяются инсектициды, но этот метод имеет ряд хорошо известных недостатков. Инсектициды негативно воздействуют на других членистоногих, а целевые виды нередко вырабатывают устойчивость к ядовитым веществам (Папченко, Макрушин, 2013; Su et al., 2019). На этом фоне перспективно выглядят биологические методы борьбы, среди которых — использование против личинок комаров естественных хищников. Ис-

следование трофической экологии кулицид имеет и теоретическое значение. Личинки комаров часто обильны в пресных водах, а после метаморфоза покидают водоемы. При этом они переносят на сушу биомассу и биогенные элементы, тем самым упрочняя связи между наземными и водными экосистемами (Baxter et al., 2005). Кроме того, населенные комарами микроводоемы сами могут стать интересными модельными объектами трофической экологии (Srivastava, Lawton, 1998; Srivastava et al., 2004).

В данной работе обсуждаются хищники, способные контролировать численность личинок комаров в фитотельматах и их искусственных аналогах (Приложение, рис. 1S). Фитотельматы — микроводоемы образованные в полостях растений, например, в дуплах, пазухах листьев, розетках бромелиевых, полостях стеблей бамбуков, ловчих кувшинах хищных растений и в других объектах. Объем таких водоемов варьирует от 3–10 мл (скопления воды в пазухах и влагищах листьев) до ≥ 30 л (крупные дупла), но чаще всего ≤ 1 л. Продолжительность их жизни неодинакова — небольшие фитотельматы могут осушаться и наполняться, в зависимости от режима осадков и испарения, а крупные дупла сохраняют воду годами. Основной цепей питания в фитотельматах служит детрит, в первую очередь листовой опад, а также разлагающийся материал самого растения, в ко-

тором сформирован водоем (Williams, 1987; Kitching, 2000). Искусственными аналогами фитотельмат могут быть цветочные вазы, поилки и ванночки для животных, скопления воды в выброшенных шинах и банках (Thorp, Rogers, 2015). Очерченный круг водоемов частично соответствует английскому термину *container habitats* (“контейнерные местообитания”), который, однако, объединяет также и более крупные водоемы, например водосборные цистерны.

ОБЩИЙ ОБЗОР ХИЩНИКОВ, ПОЕДАЮЩИХ КУЛИЦИД В МИКРОВОДОЕМАХ

Плоские черви (Platyhelminthes). Некоторые турбеллярии (*Turbellaria*) способны питаться личинками комаров (Medved, Legner, 1974; Dambach, 2020). Турбеллярии встречаются в фитотельматах (Kitching, 2000), но пока неизвестно, в какой степени они могут влиять на численность кулицид. Некоторые турбеллярии (*Girardia anceps* (Kenk, 1930) (Tricladida: Dugesidae), *Mesostoma ehrenbergii* (Focke, 1836) и *Bothromesostoma cf. evelinae* Marcus, 1946 (Rhabdocoela: Typhloplanidae)), не отмеченные в фитотельматах, могут успешно выживать и поедать комаров в искусственных микроводоемах; их, вероятно, можно использовать для борьбы с комарами (Tranchida et al., 2009).

Паукообразные (Arachnida). Личинки комаров могут входить в рацион водных и полуводных пауков, таких как европейские *Argyroneta* (Cybaeidae), всесветно распространенные *Dolomedes* (Pisauridae), *Pirata* и *Pardosa* (Lycosidae) (Перевозкин и др., 2004), но присутствие этих хищников не характерно для микроводоемов (Kitching, 2000). Единственный известный пример паука, охотящегося на личинок комаров в фитотельматах (полостях стеблей бамбука), это *Paracyrba wanlessi* Žabka et Kovac, 1996 (Salticidae) (Žabka, Kovac, 1996). Водяные клещи рода *Arrhenurus* (Arrhenuridae) могут питаться личинками комаров первого возраста (Rajendran, Prasad, 1994) и встречаются в фитотельматах (Kitching, 2000). Работы по оценке паукообразных в качестве агентов биологического контроля комаров не проводили.

Ракообразные (Crustacea). К важным регуляторам численности комаров в микроводоемах относятся веслоногие ракообразные (Copepoda). Копеподы используются на практике в качестве агентов биоконтроля (Lazaro et al., 2015), и им посвящен отдельный раздел данной статьи. Среди других ракообразных поедание комаров известно для щитней (Notostraca) (Tietze, Mulla, 1991) и некоторых десятиногих (Decapoda) (Collins, 1998), но они не встречаются в фитотельматах (Fiers et al., 2013).

Стрекозы (Odonata). Личинками комаров питаются личинки многих видов равнокрылых и разнокрылых стрекоз (Сайджафарова и др., 2006; Kumar et al., 2008; Shaalan, Canyon, 2009; Barry, Roberts, 2014; Jacob et al., 2017), но для обитателей фитотельмат этот аспект биологии изучен только у нескольких видов коромысел (Aeshnidae), настоящих стрекоз (Libellulidae) и представителей сем. Pseudostigmatidae (Corbet, 1996; Fincke et al., 1997). Длительное развитие делает личинок стрекоз перспективными агентами биоконтроля, но во временных водоемах виды должны быть устойчивы к пересыханию. Для относительно крупных искусственных резервуаров, таких как цистерны, разработаны методы биологического контроля комаров с участием стрекоз (Sebastian et al., 1990).

Клопы (Heteroptera). Многие водные и полуводные клопы, в первую очередь гладыши (Notonectidae), белостомовые (Belostomatidae) и гребляки (Corixidae), питаются личинками комаров (Nam et al., 2000; Shaalan, Canyon, 2009; Нурушев и др., 2015; Dalal et al., 2020). В фитотельматах отмечены хищные клопы трех семейств: водомерки (Gerridae), велии (Veliidae) и палочковидные водомерки (Hydrometridae) (Kitching, 2000; Mogi, 2000). Для представителей всех трех семейств известна охота на кулицид (Mogi, 2007; Оганесян, 2012). В настоящее время клопов, типичных для микроводоемов, практически не используют в качестве агентов биологического контроля комаров, в этом отношении они мало изучены. Однако некоторые авторы (Sivagnaname, 2009) предлагают использовать для контроля комаров в микроводоемах клопов *Diplonychus indicus* Venkatesan et Rao, 1980 (Belostomatidae), способных выживать и эффективно поедать комаров из воды в выброшенных автомобильных шинах.

Жуки (Coleoptera). Хищные жуки, на стадии личинки и/или имаго нападающие на кулицид, встречаются среди плавунцов (Dytiscidae), водолюбов (Hydrophilidae) и некоторых других семейств (Mogi, 2007; Becker et al., 2010). Плавунцы и водолюбы описаны в фитотельматах (Greeney, 2001), но их пищевые предпочтения остаются неизученными. Насколько нам известно, на данный момент ни один вид жуков не используется на практике в качестве агента контроля опасных комаров в микроводоемах, хотя экспериментальные работы в этом направлении ведутся (Aditya et al., 2006).

Двукрылые (Diptera). Личинки некоторых настоящих комаров являются облигатными или факультативными хищниками, нападающими на других кулицид (Mogi, 2007; Shaalan, Canyon, 2009), однако они мало изучены в качестве контроля опасных видов. Исключение – представители рода *Toxorhynchites*, им посвящен отдельный раздел (см. ниже). В отдельных работах изучают

представителей рода *Lutzia*, которые обитают в фитотельматах и других микроводоемах и также считаются перспективными агентами контроля кулицид (Singh et al., 2014; Moirangthem, Singh, 2018).

Среди других двукрылых важными потребителями настоящих комаров в микроводоемах могут быть личинки сем. Chaoboridae. Они, в отличие от более крупных хищников, поедают личинок кулицид всех возрастов, а не только последнего (Cuthbert et al., 2019a). Лабораторные и полевые исследования показывают, что хаобориды могут оказаться эффективными агентами биоконтроля (Borkent, 1980). В последнее время предлагается использовать личинок *Chaoborus* в комплексе с копеподами (Cuthbert et al., 2020), а также с темными красителями для воды. Показано, что окрашенная вода более привлекательна для самок комаров при откладке яиц, чем неокрашенная, при этом *Chaoborus* одинаково успешно ловит личинок в обоих случаях. Это означает, что небольшие искусственные водоемы с темной водой, в которые внесены хаоборусы, можно использовать в качестве своеобразных “ловушек для яиц”: кулициды будут активно откладывать яйца в такие местообитания, где молодых личинок смогут поедать хищники (Cuthbert et al., 2019d).

Личинок коретреллы (Corethrellidae: *Corethrella*) также исследуют в качестве контроля комаров (McLaughlin, 1990; Alto et al., 2005). Известно, что они потребляют преимущественно младших личинок кулицид, а также способны к так называемым “компульсивным убийствам” (Lounibos et al., 2008). Это явление более подробно описано для *Toxorhynchites* и рассмотрено ниже в соответствующем разделе.

Хищники, поедающие кулицид в фитотельматах, встречаются и в других семействах двукрылых (Chironomidae, Ceratopogonidae, Tipulidae, Perisclididae, Syrphidae, Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae) (Mogi, 2007), но их не изучали в качестве потенциальных агентов биологического контроля.

Рыбы (Pisces). Насекомоядных рыб считают одним из главных регуляторов численности комаров в крупных водоемах и широко используют на практике (Walton, 2007). Однако рыбы, как правило, не встречаются в фитотельматах и других микроводоемах (Kitching, 2000).

Земноводные (Amphibia). Личинки бесхвостых земноводных, в том числе обитающие в фитотельматах, могут включать в свой рацион личинок и яйца комаров (Bowatte et al., 2013; Salinas et al., 2018), однако чаще всего, по-видимому, головастики находят с личинками кулицид в сложных конкурентных отношениях (Mokany, Shine, 2003a, 2003b). Показано также, что самки *Ae. aegypti* чаще откладывают яйца в емкости с головастиками, чем без них (Bowatte et al., 2013). В

совокупности это делает личинок амфибий потенциально полезными агентами биологического контроля кулицид, и в последние годы ведется работа по разработке методов их разведения и выпуска в водоемы (Raghavendra et al., 2008; Sarwar, 2015).

Растения (Plantae). В лабораторных условиях показано, что пузырчатка крупнокорневая (*Utricularia macrorhiza* LeConte, Lentibulariaceae) и альдрованда пузырчатая (*Aldrovanda vesiculosa* L., Droseraceae) эффективно уничтожают личинок комаров в небольших контейнерах. Хотя эти растения нетипичны для микроводоемов, потенциально они могут быть использованы в программах биологического контроля кулицид (Ogwal-Okeng et al., 2011; Couret et al., 2020).

Другие хищники. Питание личинками комаров отмечено также среди гидроидных (Hydrozoa), пиявок (Hirudinea), личинок ручейников (Trichoptera) (Mogi, 2007; Becker et al., 2010), однако эти организмы не встречаются или редки в фитотельматах (Kitching, 2000).

КОМАРЫ РОДА *Toxorhynchites*

Род *Toxorhynchites* Theobald, 1901 объединяет 88 видов необычных комаров, самых крупных представителей сем. Culicidae (длина взрослых достигает 13 мм) (Coetzee, 2017). Их имаго питаются на цветках или фруктах и не способны к кровососанию, а личинки (Приложение, рис. 2S) хищничают, поедая других водных животных. Использовать комаров рода *Toxorhynchites* для контроля численности кровососущих комаров впервые предлагали еще в начале XX в. (Colledge, 1911, цит. по: (Collins, Blackwell, 2000)), и с тех пор ведутся исследования в этом направлении.

Большая часть видов рода *Toxorhynchites* распространена в лесах экваториальных и тропических широт, хотя некоторые виды и подвиды (*Toxorhynchites rutilus rutilus* (Coquillett, 1896), *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Dyar et Knab, 1906)) в Северной полушарии заходят в умеренную зону (Trimble, Smith, 1978). Так, северная граница распространения в Северной Америке проходит через оз. Эри, но в Евразии *Toxorhynchites* не отмечены севернее 25° с.ш., за исключением Корейского п-ва и о. Хонсю (GBIF, 2021). Личинки обитают почти во всех типах естественных микроводоемов, среди которых фитотельматы, а также в искусственных водоемах, таких как скопления воды в выброшенных консервных банках и автомобильных шинах (Coetzee, 2017).

Особенности биологии и экологии *Toxorhynchites*. Биология комаров рода *Toxorhynchites* подробно описана (Steffan, Evenhuis, 1981; Collins, Blackwell, 2000; Focks, 2007). Остановимся на тех

аспектах, которые наиболее важны в качестве контроля популяций кровососущих комаров в микроводоемах.

Личинки *Toxorhynchites* spp. — активные хищники, питаются личинками кровососущих комаров и другими водными животными: личинками прочих двукрылых, мелкими нимфами стрекоз, головастиками, ракообразными, малошешеточными червями (Focks, 2007). Как минимум два вида, *Toxorhynchites haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787) и *T. rutilus*, могут захватывать сухопутных насекомых, упавших в воду (Campos, Lounibos, 2000; Dézerald et al., 2015). Личинки *Toxorhynchites* spp. способны к каннибализму, особенно в условиях недостатка других жертв подходящего размера, что затрудняет их разведение (Coetzee, 2017; Schiller et al., 2019). Кроме того, в случае отсутствия животной пищи личинки могут переходить на питание детритом (Steffan, Evenhuis, 1981).

Считается, что личинки кулицид служат основной добычей *Toxorhynchites* spp. (Coetzee, 2017). Многие работы это подтверждают, но такая картина наблюдается не всегда. Например, анализ содержимого пищеварительного тракта личинок *T. rutilus*, обитающих в затопленных дуплах и шинах во Флориде, показал, что они предпочитают остракод и личинок хирономид, на личинок кулицид приходится лишь 5–6% жертв (Campos, Lounibos, 2000). Впрочем, причиной может быть и малое число особей кулицид в исследованных водоемах. Личинки *T. haemorrhoidalis* в фитотельматах бромелиевых растений чаще выбирают упавших в воду муравьев, чем личинок кулицид, несмотря на то, что питание комарами ускоряет развитие хищника (Dézerald et al., 2015). Напротив, *Toxorhynchites splendens* между личинками кулицид и хирономид чаще выбирает первых (Pramanik et al., 2017).

В лабораторных условиях показано, что личинки *Toxorhynchites* активно питаются многими видами комаров: *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus*, *Culex quinquefasciatus* Say, 1823, *Armigeres subalbatus* (Coquillett, 1898), *Anopheles stephensi* Liston, 1901 (Pramanik, Raut, 2003; Aditya et al., 2006, 2007; Albeny et al., 2011; Millado, Sumalde, 2018; Digma et al., 2019). При высокой плотности жертв одна личинка *Toxorhynchites* старшего возраста за сутки убивает 20–50 старших личинок *Aedes*, хотя при меньшей плотности жертв этот показатель ожидаемо падает (Padgett, Focks, 1981; Arunkumar, Sangaran, 2013; Digma et al., 2019). Скорость потребления находится в прямой зависимости от плотности жертв и размера хищника и в обратной — от объема контейнера. Суммарное число жертв, потребляемых одной личинкой *Toxorhynchites* на четвертом возрасте, на который приходится наиболее активное питание, может достигать 200 взрослых или 4500 молодых личинок *Ae. aegypti* (Padgett, Focks, 1980). Личин-

ки *Toxorhynchites* предпочитают добычу соответствующего размера: хищники первого возраста поедают недавно вылупившихся, последнего (четвертого) — взрослых личинок и куколок (Lounibos, 1979; Padgett, Focks, 1981; Millado, Sumalde, 2018).

Обилие и доступность пищи сильно влияют на продолжительность личиночного развития, которая может варьировать в широких пределах. На нее также влияет температура. В некоторых случаях развитие может растягиваться до трех месяцев, хотя чаще завершается за три–четыре недели (Trimble, Smith, 1978; Steffan, Evenhuis, 1981). Это значительно больше, чем продолжительность личиночной стадии большинства кулицид, которая может быть 7–10 сут (Coetzee, 2017). Кроме того, личинки, по крайней мере, одного вида умеренной зоны, *T. rutilus*, переживают зиму в состоянии диапаузы, что дополнительно удлиняет личиночное развитие (Lounibos et al., 1998).

Личинкам *Toxorhynchites* spp. свойственны так называемые компульсивные или избыточные убийства (англ. compulsive killing, surplus killing): они нередко убивают своих потенциальных жертв, но не поедают их (Russo, 1986). Это чаще случается перед окукливанием. Предполагается, что таким образом личинка защищает будущую беззащитную куколку от животных, которые потенциально могут ей навредить (Collins, Blackwell, 2000). Другие авторы отмечают, что подобное явление описано в лабораторных условиях и в случае искусственного внесения взрослых личинок в водоемы, тогда как его существование в природе спорно (Focks, 2007). У *T. rutilus rutilus* отмечено похожее поведение старших личинок во время зимней диапаузы (Lounibos et al., 1998). Если компульсивные убийства происходят в естественной среде, это может повышать эффективность *Toxorhynchites* spp. как агентов контроля численности кровососущих комаров.

Хищники могут оказывать на своих потенциальных жертв и косвенное влияние, не убивая их. Этот аспект биологии *Toxorhynchites* изучен сравнительно слабо. В экспериментах с *Culex mollis* Dyar et Knab, 1906 показано, что у личинок, живущих вместе с личинками *Toxorhynchites theobaldi*, увеличивается время развития и общая смертность. Этот эффект наблюдается даже в том случае, когда хищник содержится в сетке и не может поедать подокрытых личинок, но может выделять некие вещества, улавливаемые потенциальными жертвами (Andrade, 2015).

Известно, что потенциальные жертвы могут менять свое поведение, реагируя на некоторые химические сигналы, выделяемые хищником. Разные кулициды по-разному ведут себя в присутствии личинок *Toxorhynchites*. Так, личинки *Aedes (Ochlerotatus) triseriatus* (Say, 1823) под дей-

ствием сигналов от хищника (*Toxorhynchites rutilus*) меньше двигаются и реже питаются, а поведение *Aedes albopictus* не отличается от нормального (Kesavaraju, Juliano, 2006). В другом исследовании показано, что *Ae. albopictus* и *Anopheles sinensis* Wiedemann, 1828 в присутствии *Toxorhynchites splendens* демонстрируют низкую активность, в отличие от личинок *Aedes aegypti*, которые продолжают питаться так же активно, как и без хищника. В результате *Toxorhynchites splendens* чаще поедает *Aedes aegypti*, чем представителей двух других видов. Видимо, это связано с тем, что личинки *Toxorhynchites splendens* предпочитают не плавать за жертвой и не ловить ее активно, а неподвижно ждать, пока она случайно им не встретится (Zuharah et al., 2015). Вопрос о влиянии хищников на поведение жертв требует дальнейшего изучения и может иметь большое значение при разработке методов биологического контроля популяций опасных видов.

Еще один вариант влияния хищника на биологию жертвы – воздействие на выбор самкой водоема при откладке яиц. Считается, что самки комаров решают, в какой водоем откладывать яйца, исходя из доступности пищи для личинок и потенциальной опасности со стороны хищников (Albeny-Simões et al., 2014). Показано, что наличие насекомоядных рыб и даже изображений золотых рыбок (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)) снижает привлекательность водоемов для самок кровососущих комаров, однако опыты с *Toxorhynchites splendens* не показали аналогичного результата (Dieng et al., 2017). Наоборот, имеются данные, согласно которым самки *Aedes aegypti* чаще откладывают яйца в те контейнеры, где живут личинки *Toxorhynchites theobaldi*, по сравнению с емкостями, где их нет. Видимо, это объясняется тем, что при питании хищников образуются гниющие отходы и увеличивается численность бактерий, которые и привлекают самок (Albeny-Simões et al., 2014).

Применение *Toxorhynchites* для контроля популяций кровососущих комаров. Опыт контроля численности кровососущих комаров с помощью *Toxorhynchites* подробно описан в обзорных статьях (Collins, Blackwell, 2000; Focks, 2007; Schreiber, 2007; Shaalan, Canyon, 2009). Остановимся подробнее на общих закономерностях и работах последних лет.

Многие черты биологии делают представителей рода *Toxorhynchites* многообещающими агентами контроля численности кровососущих комаров. Во-первых, личинки *Toxorhynchites* заселяют микроводоемы, недоступные для многих других хищников, например для рыб. Во-вторых, самки комаров сами распространяют яйца по целевым водоемам. В-третьих, *Toxorhynchites* чаще поедают личинок старших возрастов и куколок, что повы-

шает эффективность контроля: эффект от уничтожения преимущественно молодых личинок может сглаживаться общей высокой смертностью на личиночной стадии, а вариант с поеданием старших личинок и куколок лишен этого недостатка. Наконец, имаго *Toxorhynchites* не опасны для людей и не переносят заболеваний.

Представители рода *Toxorhynchites* оказались эффективными агентами биологического контроля кровососущих комаров на островах Тихого океана и Карибского моря, в Африке, США, Австралии. Работы проводили в основном против переносчиков опасных заболеваний: *Aedes aegypti*, *Ae. albopictus*, *Ae. polynesiensis* Marks, 1951, *Ae. africanus* (Theobald, 1901), *Ae. notoscriptus* (Skuse, 1889), *Culex quinquefasciatus*, *Aedes subalbatus* (Brown, 1996; Collins, Blackwell, 2000; Shaalan, Canyon, 2009).

Несмотря на достигнутые успехи, имеется ряд особенностей *Toxorhynchites*, затрудняющих их использование для биологического контроля и требующих дополнительного изучения: температурное ограничение; долгое развитие хищника и различия в популяционной динамике хищника и жертвы; несовпадение предпочтений хищников и жертв в выборе водоемов (Focks, 2007). Рассмотрим их подробнее.

Так, большинство видов *Toxorhynchites*, как отмечено выше, теплолюбивы, и их использование в умеренной зоне лимитировано низкой активностью с осени до весны. Даже северные виды и подвиды, например *T. rutilus septentrionalis*, переживают в малоактивном состоянии температуры, при которых развиваются личинки некоторых кровососущих комаров, такие как *Aedes triseriatus*. Развитие хищников растягивается, а суточное потребление жертв падает (Trimble, Smith, 1979). Предполагается, однако, что и в умеренном климате можно выпускать *Toxorhynchites* весной для подавления размножения целевых видов в летний период.

Кроме того, личинки *Toxorhynchites* развиваются, по крайней мере, в три раза дольше, чем их жертвы, поэтому при всплесках численности вторых первые оказываются неспособны быстро ответить повышением своей численности. Этот эффект не сказывается на долгосрочном контроле, а кратковременные всплески численности целевых видов можно подавить выпуском дополнительных партий хищников. Долгое развитие имеет и другие следствия. Так, личинки *Toxorhynchites* способны продолжать длительное время голодать в ожидании добычи. Каннибализм среди взрослых личинок не очень распространен, поэтому голодающие хищники могут скапливаться в контейнерах в относительно больших количествах (Focks et al., 1980).

Необходимо отметить, что самки рода *Toxorhynchites*, как и других родов кулицид, отклады-

вают яйца в микроводоемы, но в антропогенном ландшафте предпочтения хищников и жертв различаются. *Toxorhynchites* чаще заселяют затененные водоемы, главным образом дупла или их искусственные аналоги, также находящиеся в тени и обычно связанные с растительностью. Целевые же кровососущие виды заселяют более широкий спектр местообитаний, включая незатененные и не связанные с деревьями, например скопления воды на открытых свалках. Именно несовпадение предпочтений в выборе водоемов считается главной причиной неудач в тех случаях, когда заселенные на новые территории особи *Toxorhynchites* spp. формируют устойчивые популяции, но оказываются неспособны эффективно контролировать целевые виды, например *Ae. albopictus* на Гавайях в 1950-х гг. (Nakagawa, 1963) и *Ae. polynesiensis* на островах Фиджи в 1930-х гг. (Toohey et al., 1985). Для решения этой проблемы предлагается вносить яйца хищника в нужные водоемы вручную, причем это действие приходится повторять регулярно, но при таком подходе теряется ряд преимуществ перед другими методами борьбы и возрастает стоимость процедур. Так, тщательный выбор местообитаний для внесения яиц *Toxorhynchites* после первых неудачных опытов позволил добиться эффективного контроля *Aedes polynesiensis* в опытных локациях на островах Фиджи (Toohey et al., 1985). Впрочем, проблема несовпадения в выборе водоемов стоит только в антропогенных ландшафтах, где имеется обилие незатененных водоемов, но не в лесах, где отсутствие этого недостатка не затрудняет использование *Toxorhynchites*.

Применение *Toxorhynchites* в составе комплексных методов контроля. Так как сами *Toxorhynchites* spp. являются кулицидами, на них негативно воздействуют многие методы борьбы с комарами. В частности, это относится ко многим традиционным инсектицидам и токсинам бактерий рода *Bacillus*. Это затрудняет использование *Toxorhynchites* spp. в составе комплексных методов контроля. Однако применение малотоксичных для *Toxorhynchites* spp. инсектицидов (малатион, темефос и дибром) приводит к положительным результатам (Collins, Blackwell, 2000). В Новом Орлеане комбинация *T. amboinensis* и малатиона привела к снижению плотности популяции *Aedes aegypti* на 96%, тогда как применение только малатиона – на 29% (Focks et al., 1986).

Еще одно направление разработки комплексных мер, появившееся в последние годы, – использование хищных комаров в сочетании с энтомопатогенными грибами. Показано, что личинки *Toxorhynchites brevipalpis* устойчивы к сравнительно высоким концентрациям конидий и бластоспор гриба *Metarhizium brunneum* Petch (Ascomycota: Нуроскреales). В лабораторных тестах одновременное использование *Toxorhynchites bre-*

vipalpis и *Metarhizium brunneum* против *Aedes aegypti* показало положительный результат, хотя и менее сильный, чем аддитивный (Alkhaibari et al., 2018). В некоторых работах предлагается комбинировать *Toxorhynchites* с другими хищниками. Показано, что взрослые личинки *Toxorhynchites speciosus* (Skuse, 1889) и хищные копеподы *Mesocyclops aspericornis* (Daday, 1906) могут сосуществовать в микроводоемах и снижать численность личинок *Aedes notoscriptus* и *Culex quinquefasciatus* (Brown, 1996).

Искусственное разведение *Toxorhynchites* и практические замечания. Применение комаров рода *Toxorhynchites* как агентов биологического контроля требует их разведения в неволе, которое отличается некоторыми особенностями. Во-первых, выращивание хищных личинок связано с использованием живых кормов: другие варианты питания не могут обеспечить нормальное развитие, удлинняя его в несколько раз и уменьшая размеры взрослых комаров (Focks, 2007). Во-вторых, каннибализм личинок при совместном выращивании на ранних стадиях представляет собой серьезную проблему. На него влияет обилие кормовых насекомых, их размер относительно хищников и разброс размеров самих личинок *Toxorhynchites* (Focks, 2007). Полностью избежать каннибализма помогает содержание личинок в контейнерах по одной.

Наиболее распространенный метод разведения *T. rutilus* предложен в работе (Focks, Boston, 1979). Он подразумевает выращивание сотен личинок в больших контейнерах при обилии пищи в виде личинок *Aedes aegypti* соответствующего возраста. Кормовые личинки в свою очередь питаются порошком высушенной печени и дрожжами и разводятся в том же контейнере, в котором развиваются хищные личинки. Развитие *Toxorhynchites rutilus* при таких условиях занимает ~2 нед.

Новая методика предложена в работе Schiller et al. (2019). Авторы отмечают, что использование в качестве живого корма кулицид имеет ряд отрицательных сторон. Синхронизация жизненных циклов кормовых и хищных комаров вызывает сложности, а отдельные личинки *Aedes aegypti*, успевающие развиться в имаго, представляют опасность, поскольку способны переносить заболевания человека. В качестве альтернативы авторы предлагают использовать меньше кулицид и больше других живых кормов: нематод, кольчатых червей (Naididae), личинок звонцов (Chironomidae). Еще одно важное отличие состоит в том, что личинки *T. rutilus* содержатся одиночно в небольших контейнерах, это сводит на нет каннибализм и позволяет эффективно убирать несъеденный корм. Имаго содержатся массово в сетчатых садках. Такой метод выращивания *T. rutilus* оказывается эффективнее предыдущего.

Toxorhynchites spp., выращенные в лаборатории, могут быть выпущены на всех стадиях развития. Яйца, личинки и куколки требуют помещения в целевые водоемы вручную. Это трудоемкая работа, но такой подход позволяет гарантированно охватить те местообитания, в которых присутствие хищника необходимо. Выпуск имаго менее трудоемок, но и у него есть свои недостатки. Во-первых, он должен проводиться в определенное время суток (ранним утром или вечером). Во-вторых, как отмечено выше, самки могут откладывать яйца в нецелевые водоемы. В-третьих, содержание имаго в лаборатории требует большого пространства и трюдзатрат.

Конкретное решение об использовании той или иной стратегии должно приниматься в соответствии с условиями работы в каждом частном случае (Focks, 2007; Schiller et al., 2019).

ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (Copepoda)

Хищные копеподы (Copepoda) – массовые и широко распространенные в пресных водах ракообразные, считающиеся наиболее эффективными агентами контроля численности комаров среды беспозвоночных хищников, в том числе в микроводоемах (Marten, Reid, 2007).

Особенности биологии и экологии копепод. Биология пресноводных копепод подробно описана в работе (Thorp, Rogers, 2015). В контексте биологического контроля популяций комаров наиболее полно из копепод исследованы циклопы (Cyclopoida: Cyclopidae), которых в пресных водах насчитывается ~800 видов, многие из них – хищные (Marten, Reid, 2007; Thorp, Rogers, 2015). В последние годы обращают внимание и на хищных каланоид (Calanoida: Diaptomidae) (Cuthbert et al., 2018b).

Хищные копеподы заселяют как крупные постоянные и пересыхающие водоемы, так и микроводоемы, включая фитотельматы (Fiers et al., 2013; Schneider, 2013). Маленькие размеры и широкая пищевая специализация позволяют им достигать высокой численности в разнообразных миниатюрных местообитаниях, связанных с деятельностью человека (Schreiber et al., 1996; Kay et al., 2002). В одной шине с водой может жить до 500 особей *Mesocyclops longisetus* (Thiébaud, 1912) (Marten et al., 1994).

Разные виды веслоногих ракообразных по-разному переносят высыхание. Каланоидные копеподы образуют покоящиеся яйца, устойчивые к высыханию (Dambach, 2020). Многие циклопоидные копеподы могут впадать в диапаузу на стадиях последних копеподитов и взрослых (Thorp, Rogers, 2015). *Acanthocyclops* и *Diacyclops* в таком состоянии переживают даже полное пересыхание водоемов (Wyngaard et al., 1991). Некоторые виды

Mesocyclops, эффективно поедающие комаров, способны выживать во влажном грунте без свободной воды, но не выдерживают пересыхания грунта ниже определенного порога (Zhen et al., 1994). Эта особенность может затруднять применение копепод в качестве агентов биологического контроля в небольших периодически пересыхающих водоемах.

Веслоногие ракообразные – относительно мелкие животные. Питаться личинками комаров способны только крупные виды размерами >1 мм (Marten, Reid, 2007). Большинство из них охотится на личинок первого, реже второго возраста, лишь отдельные виды (как *Lovenula raynerae* Suárez-Morales, Wasserman, et Dalu, 2015 (Diaptomidae)) нападают на крупных личинок (Cuthbert et al., 2018b). Копеподы не специализируются на охоте на комаров. Они питаются разнообразными водными организмами подходящего размера, в том числе ветвистоусыми ракообразными, личинками рыб, коловратками, инфузориями и другими простейшими и даже планктонными водорослями (Kumar, Rao, 2003; Frimpong, Lochmann, 2005; Thorp, Rogers, 2015; Cuthbert et al., 2019b). Наличие альтернативной жертвы может снижать эффективность поедания личинок комаров, что, например, показано в лабораторных экспериментах для двух видов *Mesocyclops*, выбирающих между кулицидами и клadoцерами, а также для *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) и *Megacyclus viridis* (Jurine, 1820), поедавших личинок комаров и инфузорий (Kumar, Rao, 2003; Kumar et al., 2008; Cuthbert et al., 2019b). В то же время широкая пищевая специализация позволяет копеподам длительное время существовать в водоемах, незаселенных комарами, а после появления личинок переходить на питание ими.

Даже молодые личинки комаров по размеру сопоставимы с копеподами или превосходят их, и ракообразные применяют специфические техники для поимки таких относительно крупных жертв. Копеподы, по крайней мере изученные виды, чаще всего атакуют личинок сбоку или сзади, повреждая брюшко или сифон (Scharer, Hernández-Chavarría, 2006). Показано, что травмы сифона наиболее опасны для *Aedes aegypti*, видимо, из-за нарушения работы дыхательной системы (Awasthi et al., 2012). Копеподы обычно удерживают жертву, пока она не умрет, и затем поедают. Крупные рачки могут съесть молодых личинок *Aedes* почти целиком (Awasthi et al., 2012). Однако при избытке жертв копеподы атакуют их одну за другой, съедая только часть каждой личинки, и, соответственно, убивают больше комаров, чем могут съесть (Marten, Reid, 2007).

Наиболее эффективные циклопоидные копеподы (например, некоторые виды *Mesocyclops*) в небольших местообитаниях способны убить до 50

личинок *Aedes* за сутки (Marten et al., 1994), в то время как для личинок *Anopheles* и особенно *Culex* эти цифры оказываются ниже (Mittal et al., 1997; Kumar, Rao, 2003). В более крупных контейнерах рачки уничтожают комаров менее активно (Marten et al., 1994; Dieng et al., 2002). Каляноидные копеподы *Lovenula* уничтожают до пяти личинок *Culex* в час (Cuthbert et al., 2018b).

Веслоногие ракообразные оказывают и косвенное воздействие на жертв. В присутствии эпибентосных копепод *Megacyclops formosanus* (Narada, 1931) личинки *Aedes aegypti* тратят меньше времени на фильтрацию и собирание пищи, а также уходят из придонного слоя воды, в котором встречаются копеподы, ближе к поверхности (Awasthi et al., 2015). Также отмечено, что в присутствии рачков личинки начинают активнее двигаться и изгибаться, что может мешать хищникам их поймать (Awasthi et al., 2012). Воздействие на поведение жертв может влиять на эффективность биологического контроля, но этот вопрос в отношении копепод остается малоизученным.

Применение копепод для контроля популяций кровососущих комаров. К моменту публикации информативного обзора Marten, Reid (2007) в качестве агентов биоконтроля протестированы 48 видов копепод из 15 родов, и работы по изучению новых видов продолжают. В последние годы показана эффективность циклопид *Megacyclops formosanus*, *Megacyclops gigas* (Claus, 1857), *Cyclops divergens* (Lindberg, 1936), *Cyclops heberti* Einsle, 1996, *Acanthocyclops einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004 (Kalimuthu et al., 2014; Früh et al., 2019), а также калянид *Lovenula raynerae* Suárez-Morales, Wasserman, et Dalu, 2015 и *Paradiaptomus lamellatus* Sars, 1895 (Cuthbert et al., 2018b, 2019c; Balakrishnan et al., 2019). Многие перспективные виды пока остаются неизученными, в первую очередь это многочисленные представители хорошо зарекомендовавших себя родов *Macrocylops*, *Megacyclops* и *Mesocyclops*.

Полевые эксперименты подтверждают эффективность копепод как агентов биоконтроля. В микроводоемах объектом контроля чаще всего становятся представители рода *Aedes*, а в качестве экспериментальных водоемов использовали колдцы, кувшины, цветочные вазы, цистерны, бочки, заполненные водой шины и другие “контейнерные местообитания”, а также дупла деревьев, норы сухопутных крабов. Некоторые виды рачков снижают численность личинок *Aedes* в экспериментальных водоемах на 90–100% (Riviere et al., 1987; Marten, 1990; Kay et al., 2002; Rey et al., 2004). Сочетание нескольких видов копепод в одном водоеме может снижать эффективность потребления комаров, по-видимому, из-за того, что одни ракооб-

разные начинают использовать в пищу других (Dieng et al., 2002).

В Южном Таунсвилле в Австралии представителей рода *Mesocyclops* применяли для снижения численности личинок комаров *Ochlerotatus* spp. и *Aedes* spp. в системе дождевой канализации. Оказалось, достаточно заселения лишь 50 особей рачков в один канализационный люк, чтобы за два дождливых года копеподы распространились по большей части канализационной системы города. В люках, заселенных хищниками, число личинок снижалось вплоть до полного исчезновения. Также показано, что копеподы *Mesocyclops* и *Metacyclops* способны переживать в канализации засушливые периоды (Kay et al., 2002).

В работах небольшого масштаба даже в случае успешного снижения числа личинок в экспериментальных водоемах не удается добиться заметного уменьшения численности взрослых особей. Для этого необходимы работы большего масштаба, способные повлиять на местную популяцию комаров. Такие исследования проводятся в некоторых регионах, но их эффективность часто ограничена организационными возможностями (Marten, Reid, 2007; Lazaro et al., 2015).

Во Вьетнаме проведена уникальная по своим масштабам работа по снижению численности *Aedes aegypti*. Главными методами борьбы стало заселение копепод рода *Mesocyclops* в природные и искусственные водоемы, а также очистка окрестностей деревень от мусора, собирающего воду. В 1990-х годах проведен пилотный проект в масштабах одной деревни (Nam et al., 1998), затем аналогичную схему реализовали в регионе с населением ~400 тыс. человек (Nam et al., 2000, 2005, 2012; Kay et al., 2002; Kay, Nam, 2005). Удалось добиться сильного снижения численности и даже полной элиминации не только личинок, но и взрослых *Aedes aegypti*. Это стало возможным благодаря широкому привлечению к работе местного населения, что позволило охватить широкий круг водоемов и значительные территории. Насколько нам известно, на данный момент это пример наиболее масштабного применения копепод в качестве агентов биологического контроля.

Для эффективного биоконтроля не обязательно добиваться заселения всех водоемов копеподами. Водоемы с хищниками превращаются в “ловушки для яиц” комаров, которые напрасно тратят энергию на размножение. Показано, что самки комаров не только не избегают откладывать яйца в водоемы, заселенные копеподами, но и выбирают их чаще незаселенных (Vonesh, Blaustein, 2010), хотя этот вопрос требует дальнейшего изучения. Почти полного уничтожения локальной популяции комаров можно достигнуть при заселении копеподами 90% мест выплода (Nam et al., 1998).

В отдельных случаях копеподы, хорошо зарекомендовавшие себя в лаборатории, оказывались неспособны значимо повлиять на численность комаров в полевых условиях. Считается, что эффективность контроля зависит в первую очередь от длительности нахождения популяции рачков в водоеме и от ее плотности. Снижать эти показатели, а вместе с ними и эффективность контроля может пересыхание водоема, измельчение оседей, регулярное изъятие воды из резервуара, голод, неприспособленность к локальным климатическим условиям и накопление в воде токсинов (Marten et al., 1994; Marten, Reid, 2007). Рассмотрим перечисленные факторы подробнее.

Многие копеподы, как отмечено выше, не переносят полного высыхания, поэтому при их заселении в пересыхающие водоемы необходима повторная интродукция после очередного заполнения водой. Эту проблему можно решить тщательным выбором водоема и вида ракообразных, а также искусственным поддержанием влажности водоемов в течение сухого сезона. Иногда выпущенные исследователями веслоногие способны расселяться по новым местообитаниям и заново заселять дупла, ранее высохшие, а позже вновь наполненные водой (Riviere et al., 1987).

Некоторые виды копепод, попав в новое местообитание, быстро размножаются, истощают пищевые ресурсы и, как следствие, мельчают. Когда в водоем попадают личинки комаров, копеподы оказываются слишком мелкими, чтобы нападать на личинок. Наиболее эффективные виды рачков, по-видимому, лишены этого недостатка благодаря склонности к каннибализму (Marten, 1990).

Копеподы могут исчезать из хозяйственных емкостей даже без их полного осушения, если скорость воспроизведения рачков недостаточна для компенсации их потерь из-за регулярного изъятия воды. В таких условиях оказываются эффективны виды, предпочитающие плавать около дна и стенок емкостей, откуда реже берут воду, чем из центральной части сосудов (Marten, Reid, 2007).

Показано, что в некоторых типах водоемов с чистой водой копеподы погибают из-за отсутствия пищи, чаще эта проблема наблюдается не в микроводоемах, а в более крупных водосборных цистернах (Jennings et al., 1994).

На выживание копепод оказывает негативное влияние неблагоприятные температурные условия (Marten et al., 1994; Brown, 1996), низкое содержание кислорода и накопление в воде токсинов (Rey et al., 2004; Veronesi et al., 2015).

Применение копепод в составе комплексных методов контроля. Некоторые работы показывают высокую эффективность применения копепод вместе с другими хищниками: личинками кома-

ров *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830) и *Toxorhynchites speciosus*, клопами *Anisops sardea* Herrich-Schaeffer, 1849 (Notonectidae) (Brown, 1996; Buxton et al., 2020; Cuthbert et al., 2020). Сочетание копепод с *Toxorhynchites* представляется перспективным. С одной стороны, хищные комары не влияют негативно на численность веслоногих (хотя в лабораторных тестах показано, что в отсутствие более крупных жертв *Toxorhynchites* способны нападать на копепод). С другой стороны, личинки *Toxorhynchites* могут поедать личинок *Culex* и *Anopheles*, которых копеподы уничтожают хуже. Тем не менее этот вопрос, насколько нам известно, мало разработан (Marten, 1990; Brown, 1996). Активно изучается взаимодействие веслоногих ракообразных с рыбами, однако рыбы не способны заселять микроводоемы.

Веслоногие ракообразные устойчивы к некоторым инсектицидам, например к токсину бактерии *Bacillus thuringiensis israelensis* Barjac, 1978 (*Bti*), перметрину и пирипроксифену, поэтому эти вещества могут быть использованы для контроля комаров совместно с копеподами (Riviere et al., 1987; Marten et al., 1993; Wang et al., 2005). Пиперин и эвгенол негативно воздействуют на веслоногих, но летальные для них дозы выше, чем для личинок комаров, поэтому эти два вещества также можно применять совместно с ракообразными (Dhanker et al., 2013). Немногочисленные имеющиеся данные о воздействии инсектицидов на пресноводных хищных копепод даны в обзорной работе (Lorenzo et al., 2014).

Хорошие результаты дает использование веслоногих вместе с экстрактами различных растений (Murugan et al., 2011; Kalimuthu et al., 2013, 2014) и даже металлическими наночастицами, которые токсичны для личинок комаров, но менее токсичны для веслоногих (Naresh Kumar et al., 2013; Murugan et al., 2015). Еще одно развивающееся направление — сочетание использования хищников, в том числе копепод, с красителями для воды (принцип работы этого метода описан выше) (Cuthbert et al., 2018a). Все эти работы проведены в лабораторных условиях, предложенные комплексные методы борьбы с опасными комарами еще не проверялись в масштабных полевых экспериментах.

Искусственное разведение копепод и практические замечания. Методика разведения и интродукции веслоногих ракообразных хорошо разработана и описана (Nam et al., 2000; Balakrishnan et al., 2019). Основная идея состоит в том, что местные виды копепод, типичные для той области, в которой планируются мероприятия по борьбе с комарами, размножают в лабораторных условиях и выпускают в новые, не занятые ими местообитания. Для разведения веслоногих используют контейнеры объемом от 3–5 до 150 л. Первых ракооб-

разных для создания культуры ловят в природных водоемах планктонными сетями. В качестве корма используют микроводоросли или инфузорий, культивируемых в тех же сосудах, где живут копеподы. В одном 150-литровом контейнере, заселенном 50 рачками *Mesocyclops*, за 21 сут развивается 4500 особей (Nam et al., 2000). Во Вьетнаме для удобной транспортировки и хранения копепод Nam et al. (2000) использовали небольшие фрагменты пенополистирола, впитывающего воду, но поддерживающего достаточную для выживания ракообразных влажность.

При разработке практических методов контроля необходимо учитывать, что некоторые копеподы служат промежуточными хозяевами опасного паразита ришты (*Dracunculus medinensis* (Linnaeus, 1758)). В районах, где распространен дракункулез, необходимо выбирать виды копепод, не переносящих ришту. Имеются данные, что копеподы могут участвовать и в передаче возбудителя холеры (Marten, Reid, 2007). В любом случае обе эти проблемы могут быть решены фильтрацией пищевой воды от рачков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможные направления будущих исследований. Важным направлением работы представляется расширение знаний о биологии потенциальных хищников. Так, остаются неизученными многие виды хищных копепод, включая представителей многообещающих родов *Macrocyclus*, *Megacyclus* и *Mesocyclops* по всему миру, а также десятки видов хищных кулицид тропического рода *Toxorhynchites*. Мало известно об особенностях непрямого воздействия хищников на жизнедеятельность комаров: на их поведение, пищевые предпочтения, выбор самками водоема для откладки яиц. Интегрированные методы контроля с участием хищников, даже хорошо изученных, только начинают разрабатываться.

Отдельного рассмотрения заслуживает вопрос о взаимодействии хищников разных видов и групп в микроводоемах. Опыт некоторых работ показывает потенциальную эффективность совместного использования *Toxorhynchites* и копепод (Marten, 1990; Brown, 1996). С другой стороны, три разных вида веслоногих в одном микроводоеме оказались гораздо менее эффективными агентами контроля, чем те же ракообразные по отдельности (Dieng et al., 2002). Разработана теоретическая база для описания системы взаимодействия нескольких хищников (Sih et al., 1998), но она редко применяется к сообществам микроводоемов.

Использование хищников против комаров в России и сопредельных странах. В настоящее время в России и других странах СНГ методы контроля

численности комаров с помощью хищников почти не разработаны, однако в перспективе могут оказаться полезными. Так, в Туркменистане в дуплах развиваются некоторые опасные виды кулицид, например *Aedes caspius* (Pallas, 1771) – переносчик туляремии, филяриозов и некоторых арбовирусов (Мамедниязов, 1995). Можно предположить, что против этого и других опасных фитотельматных видов было бы эффективно использовать хищников. Для большинства видов кулицид умеренных широт дупла и аналогичные им микроводоемы считаются не основным и мало значимым местом выплода, в отличие от более крупных водоемов, временных и постоянных (Малькова и др., 2013). Методы борьбы с комарами в озерах и болотах разработаны достаточно хорошо, однако не учитывают возможность использования хищных беспозвоночных, хотя такие хищники, эффективно поедающие кулицид, описаны во многих регионах (Дубицкий, 1970; Кухарчук, 1981; Ахметбекова и др., 1982; Назарова и др., 2019).

В последние годы в южных регионах России (в Краснодарском крае и Крыму) было замечено появление опасных *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* (Рябова и др., 2005; Ганушкина и др., 2012; Федорова и др., 2018; Коваленко и др., 2020). Их распространение ограничено изотермами января 0°C для первого и –1...–3°C для второго вида, поэтому на данный момент считается, что оба вида могут укорениться на Черноморском побережье, но не севернее. Ожидается, что с потеплением климата ареал комаров будет расширяться, хотя вероятность возникновения эпидемических вспышек лихорадок, связанных с *Aedes*, пока оценивается как низкая (Akiner et al., 2016; Ясюкевич и др., 2017). Учитывая приуроченность этих комаров к искусственным микроводоемам, можно предположить, что при возникновении необходимости контроля численности *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* для этой цели удастся применить хищников. Перспективно выглядит использование копепод, которые хорошо зарекомендовали себя в разных частях света как агенты биологического контроля численности *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus*. Важно отметить, что в России встречаются крупные хищные веслоногие, например родов *Cyclops* и *Mesocyclops*, приспособленные к локальным климатическим условиям (Алексеев, Барабаншиков, 2006; Лазарева, Жданова, 2020).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (рис. S1, S2) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>. Для авторизованных пользователей таблицы доступны по адресу <https://doi.org.10.31857/S0320965222010144>.

Рис. 1S. Примеры фитотельмат и их аналогов

Рис. 2S. Внешний вид личинки *Toxorhynchites* sp. четвертого возраста, пойманной в заполненном водой дупле (национальный парк Каттъян, Вьетнам)

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института проблем экологии и эволюции РАН по темам “Проблемы экологической безопасности” (AAAA-A18-118042490053-3) и “Тропическая экология и тропическая медицина” (AAAA-A18-118090390074-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.Р., Барабанщиков Е.И. 2006. Новый для фауны России вид *Mesocyclops* (Cyclopoidea, Sorepoda) из озера Ханка // Зоол. журн. Т. 85. № 10. С. 1257. (Alekseev V.R., Barabanshchikov E.I. 2006. A species of the genus *Mesocyclops* (Cyclopoidea, Sorepoda) from lake Khanka new for the russian fauna // Zool. Zhurn. V. 85. № 10. P. 1257.)
- Ахметбекова Р.Т., Дубицкий А.М., Чилдибаев Д. 1982. О роли водных членистоногих в снижении численности массовых видов кровососущих двукрылых в аридной зоне Казахстана // Паразитология и паразитарные болезни. Т. 16. № 3. С. 246.
- Ганушкина Л.А., Таныгина Е.Ю., Безжонова О.В., Сергиев В.П. 2012. Об обнаружении комаров *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse. на территории Российской Федерации // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. Т. 1. С. 3.
- Дубицкий А.М. 1970. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Казахстана. Алма-Ата: Изд-во “Наука”.
- Коваленко И.С., Якунин С.Н., Абибулаев Д.Э. и др. 2020. Обнаружение *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) в Крыму // Проблемы особо опасных инфекций. Т. 2. С. 135. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2020-2-135-137>
- Кухарчук Л.П. 1981. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск: Изд-во “Наука”.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. 2020. Копепода *Cyclops bohater* (Crustacea, Sorepoda) в Европейской России // Биология внутр. вод. № 6. С. 550.
- Малькова М.Г., Якименко В.В., Винарская Н.П. и др. 2013. Кровососущие комары Западной Сибири: фауна, систематика, особенности экологии, методы полевых и лабораторных исследований. Омск: Омский научный вестник.
- Мамеднязов О. 1995. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Туркменистана и интегрированная борьба с ними. Ашхабад: Ылым.
- Назарова Ш.Д., Хабиров З., Комилова С.Р. 2019. Естественные враги кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в юго-западном Таджикистане // Глобальные экологические проблемы: локальное решение. Москва: Изд-во “Перо”. С. 131. <https://doi.org/10.1017/SBO9781107415324.004>
- Нурушев М.Ж., Есенбекова П.А., Темрешев И.И. 2015. Водные полужесткокрылые биорегуляторы кровососущих двукрылых Иле-Блакашского региона // Вест. Омского гос. агр. ун-та. Т. 1. № 17. С. 41.
- Оганесян В.С. 2012. Водные клопы (Heteroptera) – регуляторы численности кровососущих комаров Армении // Мед. наука Армении. Т. 52. № 3. С. 65.
- Папченкова Г.А., Макрушин А.В., 2013. Влияние инсектицида Танрек® на репродукцию и жизнедеятельность *Daphnia magna* Straus в 15-суточном тесте // Биология внутр. вод. № 4. С. 74.
- Перевозкин В.П., Лукьянцев С.В., Гордеев М.И. 2004. Сравнительный анализ пищедобывающего поведения водных и полуводных пауков *Argyroneta, Dolomedes, Pirata, Pardosa* // Экология. № 2. С. 127.
- Рябова Т.Е., Юничева Ю.В., Маркович Н.Я. и др. 2005. Обнаружение комаров *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. в г. Сочи // Мед. паразитол. и паразитар. болезни. Т. 3. С. 3.
- Сайджафарова А.О., Перевозкин В.П., Смирнов Г.В. 2006. Особенности пищедобывающего поведения нимф стрекоз и их влияние на структуру личиночных популяций кровососущих комаров в экспериментальной системе “хищник–жертва” // Докл. Томского гос. ун-та систем управ. и радиоэлектр. Т. 5. № 13. С. 14.
- Федорова М.В., Швеиц О.Г., Юничева Ю.В. и др. 2018. 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. Т. 771. № 2. С. 101. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-2-101-105>
- Ясюкевич В.В., Попов И.О., Туткина С.Н., Ясюкевич Н.В. 2017. Адвентивные виды *Aedes* на территории России – оценка риска новой биологической угрозы здоровью населения России // Проблемы экол. мониторинга и моделирования экосистем. Т. 28. № 3. С. 51.
- Aditya G., Ash A., Saha G.K. 2006. Predatory activity of *Rhantus sikkimensis* and larvae of *Toxorhynchites splendens* on mosquito larvae in Darjeeling, India // J. Vector Borne Dis. V. 43. P. 66.
- Aditya G., Bhattacharyay S., Kundu N. et al. 2007. Predatory efficiency of the sewage drain inhabiting larvae of *Toxorhynchites splendens* wiedemann on *Culex quinquefasciatus* Say and *Armigeres subalbatus* (Coquillett) larvae // South-east Asian J. Trop. Med. Public Health. V. 38. № 5. P. 799.
- Akiner M.M., Demirci B., Babuadze G. et al. 2016. Spread of the Invasive Mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in the Black Sea Region Increases Risk of Chikungunya, Dengue, and Zika Outbreaks in Europe // PLoS Neglected Tropical Diseases. V. 10. № 4. P. 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004664>
- Albeny-Simões D., Murrell E.G., Elliot S.L. et al. 2014. Attracted to the enemy: *Aedes aegypti* prefers oviposition sites with predator-killed conspecifics // Oecologia. V. 175. № 2. P. 481. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2910-1>
- Albeny D.S., Martins G.F., Andrade M.R. et al. 2011. *Aedes aegypti* survival in the presence of *Toxorhynchites violaceus* (Diptera: Culicidae) fourth instar larvae // Zoologia. V. 28. № 4. P. 538. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000400017>

- Alkhaibari A.M., Maffei T., Bull J.C., Butt T.M. 2018. Combined use of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium brunneum*, and the mosquito predator, *Toxorhynchites brevipalpis*, for control of mosquito larvae: Is this a risky biocontrol strategy? // J. Invertebr. Pathol. V. 153. P. 38.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2018.02.003>
- Alto B.W., Griswold M.W., Lounibos L.P. 2005. Habitat complexity and sex-dependent predation of mosquito larvae in containers // Oecologia. V. 146. № 2. P. 300.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0198-x>
- Andrade M.R. 2015. Container-dwelling mosquitoes: habitat size, direct and indirect effects of predation. Universidade Federal de Viçosa.
- Arunkumar S., Sangaran A. 2013. Predatory Potential of Larvae of *Toxorhynchites splendens* on the Larvae of *Aedes* sp. // Indian Vet. J. V. 90. № 3. P. 18.
- Awasthi A.K., Molinero J.C., Wu C.H. et al. 2015. Behavioral changes in mosquito larvae induced by copepods predation // Hydrobiologia. V. 749. № 1. P. 113.
<https://doi.org/10.1007/s10750-014-2154-4>
- Awasthi A.K., Wu C., Tsai K., King C. 2012. How does the ambush predatory copepod *Megacyclops formosanus* (Harada, 1931) capture mosquito larvae of *Aedes aegypti* // Zool. Studies. V. 51. № 7. P. 927.
- Balakrishnan S., Santhanam P., Manickam N., Srinivasan M. 2019. A Method of Bio-efficacy Potential of Zooplankton (Copepod) for the Control of Vector Mosquitoes // Basic and Applied Zooplankton Biology. Singapore: Springer. P. 127.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-7953-5_42_5
- Barry M.J., Roberts D.M. 2014. Indirect Interactions Limit the Efficiency of Odonata as Natural Control Agents for Mosquito Larvae // J. Insect Behav. V. 27. № 5. P. 626.
<https://doi.org/10.1007/s10905-014-9455-3>
- Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // Freshwater Biol. V. 50. № 2. P. 201.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x>
- Becker N., Petrić D., Zgomba M. et al. 2010. Mosquitoes and Their Control. Berlin: Springer.
<https://doi.org/10.1007/978-3-540-92874-4>
- Borkent A. 1980. The potential use of larvae of *Chaoborus cooki* Saether (Diptera: Chaoboridae) as a biological control of mosquito larvae // Mosquito News. V. 40. № 4. P. 634.
- Bowatte G., Perera P., Senevirathne G. et al. 2013. Tadpoles as dengue mosquito (*Aedes aegypti*) egg predators // Biol. Control. V. 67. № 3. P. 469.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.005>
- Brown M.D. 1996. Evaluation of *Mesocyclops aspericornis* (Cyclopoida: Cyclopidae) and *Toxorhynchites speciosus* as integrated predators of mosquitoes in tire habitats in Queensland // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 12. № 3. P. 414.
- Buxton M., Cuthbert R.N., Dalu T. et al. 2020. Complementary impacts of heterospecific predators facilitate improved biological control of mosquito larvae // Biol. Control. V. 144. P. 104216.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104216>
- Campos R.E., Lounibos L.P. 2000. Natural Prey and Digestion Times of *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) in Southern Florida // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 93. № 6. P. 1280.
[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2000\)093\[1280:npadto\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2000)093[1280:npadto]2.0.co;2)
- Coetsee M. 2017. Culicidae (Mosquitoes) // Manual of Afrotropical Diptera. V. 2. Nematoceros Diptera and Lower Brachycera. South African National Biodiversity Institute, Pretoria. P. 677.
- Colledge W.R. 1911. Notes on a brush-tongued mosquito // Proc. R. Soc. Queensl. V. 23. P. 121.
- Collins A.P. 1998. Laboratory evaluation of the freshwater prawn, *Macrobrachium borellii*, as a predator of mosquito larvae // Aquat. Sci. V. 60. № 1. P. 22.
<https://doi.org/10.1007/s000270050023>
- Collins L.E., Blackwell A. 2000. The biology of *Toxorhynchites* mosquitoes and their potential as biocontrol agents // Biocontrol News and Information. V. 21. № 4. P. 105N.
- Corbet P.S. 1996. Treeholes as larval habitat of the dragonfly *Hadrothemis camarensis* (Odonata: Libellulidae) in kakamega forest, Kenya // Aquatic Insects. V. 18. № 3. P. 129.
- Couret J., Notarangelo M., Veera S. et al. 2020. Biological control of *Aedes* mosquito larvae with carnivorous aquatic plant, *Utricularia macrorhiza* // Parasites and Vectors. V. 13. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.1186/s13071-020-04084-4>
- Cuthbert R.N., Callaghan A., Dick J.T.A. 2019a. Differential Interaction Strengths and Prey Preferences across Larval Mosquito Ontogeny by a Cohabiting Predatory Midge // J. Med. Entomol. V. 56. № 5. P. 1428.
<https://doi.org/10.1093/jme/tjz059>
- Cuthbert R.N., Callaghan A., Dick J.T.A. 2019b. The Effect of the Alternative Prey, *Paramecium caudatum* (Peniculiada: Parameciidae), on the Predation of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) by the Copepods *Macrocyclus albidus* and *Megacyclus viridis* (Cyclopoida: Cyclopidae) // J. Med. Entomol. V. 56. № 1. P. 276.
<https://doi.org/10.1093/jme/tjy155>
- Cuthbert R.N., Callaghan A., Dick J.T.A. 2018a. Dye another day: the predatory impact of cyclopoid copepods on larval mosquito *Culex pipiens* is unaffected by dyed environments // J. Vector Ecol. V. 43. № 2. P. 334.
<https://doi.org/10.1111/jvec.12318>
- Cuthbert R.N., Callaghan A., Sentis A. et al. 2020. Additive multiple predator effects can reduce mosquito populations // Ecol. Entomol. V. 45. № 2. P. 243.
<https://doi.org/10.1111/een.12791>
- Cuthbert R.N., Dalu T., Wasserman R.J. et al. 2018b. Calanoid copepods: An overlooked tool in the control of disease vector mosquitoes // J. Med. Entomol. V. 55. № 6. P. 1656.
<https://doi.org/10.1093/jme/tjy132>
- Cuthbert R.N., Dalu T., Wasserman R.J. et al. 2019c. Additive multiple predator effects of two specialist parasitoid copepods towards larval mosquitoes // Limnologia. V. 79.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125727>
- Cuthbert R.N., Ortiz-Perea N., Dick J.T.A., Callaghan A. 2019d. Elusive enemies: Consumptive and ovipositional effects on mosquitoes by predatory midge larvae are enhanced in dyed environments // Biol. Control.

- V. 132. P. 116.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.02.008>
- Dahmana H., Mediannikov O.** 2020. Mosquito-borne diseases emergence/resurgence and how to effectively control it biologically // *Pathogens*. V. 9. № 4. P. 1.
<https://doi.org/10.3390/pathogens9040310>
- Dalal A., Cuthbert R.N., Dick J.T.A., Gupta S.** 2020. Prey preferences of notonectids towards larval mosquitoes across prey ontogeny and search area // *Pest Manage. Sci.* V. 76. № 2. P. 609.
<https://doi.org/10.1002/ps.5556>
- Dambach P.** 2020. The use of aquatic predators for larval control of mosquito disease vectors: Opportunities and limitations // *Biol. Control*. V. 150: e104357.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104357>
- Dézerald O., Céréghino R., Corbara B. et al.** 2015. Temperature: Diet Interactions Affect Survival through Foraging Behavior in a Bromeliad-Dwelling Predator // *Biotropica*. V. 47. № 5. P. 569.
<https://doi.org/10.1111/btp.12249>
- Dhanker R., Kumar R., Hwang J.-S.** 2013. How effective are *Mesocyclops aspericornis* (Copepoda: Cyclopoida) in controlling mosquito immatures in the environment with an application of phytochemicals? // *Hydrobiologia*. V. 716. P. 147.
<https://doi.org/10.1007/s10750-013-1559-9>
- Dieng H., Boots M., Tuno N. et al.** 2002. A laboratory and field evaluation of *Macrocyclus distinctus*, *Megacyclus viridis* and *Mesocyclops pehpeiensis* as control agents of the dengue vector *Aedes albopictus* in a peridomestic area in Nagasaki, Japan // *Med. Vet. Entomol.* V. 16. № 3. P. 285.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.2002.00377.x>
- Dieng H., Satho T., Suradi N.F.B. et al.** 2017. Presence of a predator image in potential breeding sites and oviposition responses of a dengue vector // *Acta Tropica*. V. 176. P. 446.
<https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2017.08.033>
- Digma J.R., Sumalde A.C., Salibay C.C.** 2019. Laboratory evaluation of predation of *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera: Culicidae) on three mosquito vectors of arboviruses in the Philippines // *Biol. Control*. V. 137. № 104009.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104009>
- Dutra H.L.C., Rocha M.N., Dias F.B.S. et al.** 2016. *Wolbachia* Blocks Currently Circulating Zika Virus Isolates in Brazilian *Aedes aegypti* Mosquitoes // *Cell Host and Microbe*.
<https://doi.org/10.1016/j.chom.2016.04.021>
- Fiers F., Romero M., Jocque M., Martens K.** 2013. Crustacea in phytotelmata: a global overview // *J. Crustacean Biol.* V. 33. № 4. P. 451.
<https://doi.org/10.1163/1937240x-00002161>
- Fincke O.M., Yanoviak S.P., Hanschu R.D.** 1997. Predation by odonates depresses mosquito abundance in water-filled tree holes in Panama // *Oecologia*. V. 112. № 2. P. 244.
<https://doi.org/10.1007/s004420050307>
- Focks D.A.** 2007. *Toxorhynchites* As Biocontrol Agents // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 23. Suppl. to № 2. P. 118.
[https://doi.org/10.2987/8756-971x\(2007\)23\[118:ta-ba\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2987/8756-971x(2007)23[118:ta-ba]2.0.co;2)
- Focks D.A., Boston M.D.** 1979. A quantified mass-rearing technique for *Toxorhynchites rutilus rutilus* (Coquillett) // *Mosquito News*. V. 39. № 3. P. 616.
- Focks D.A., Dame D.A., Cameron A.L., Boston M.D.** 1980. Predator-prey interaction between insular populations of *Toxorhynchites rutilus rutilus* and *Aedes aegypti* // *Environ. Entomol.* V. 9. № 1. P. 37.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1093/ee/9.1.37>
- Focks D.A., Sackett S.R., Kloter K.O. et al.** 1986. The integrated use of *Toxorhynchites amboinensis* and ground-level ULV insecticide application to suppress *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // *J. Med. Entomol.* V. 23. № 5. P. 513.
<https://doi.org/10.1093/jmedent/23.5.513>
- Frimpong E., Lochmann S.** 2005. Mortality of Fish Larvae Exposed to Varying Concentrations of Cyclopoid Copepods // *North Am. J. Aquaculture*. V. 67. № 1. P. 66.
<https://doi.org/10.1577/fa03-066.1>
- Früh L., Kampen H., Schaub G.A., Werner D.** 2019. Predation on the invasive mosquito *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae) by native copepod species in Germany // *J. Vector Ecol.* V. 44. № 2. P. 241.
<https://doi.org/10.1111/jvec.12355>
- GBIF.** 2021. *Toxorhynchites* Theobald, 1901. GBIF Backbone Taxonomy. <https://doi.org/> accessed via GBIF.org on 2021-02-19.
<https://doi.org/10.15468/39omei>
- Greeney H.F.** 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography // *J. Trop. Ecol.* V. 17. № 2. P. 241.
<https://doi.org/10.1017/S026646740100116X>
- Jacob S., Thomas A.P., Manju E.K.** 2017. Bio control efficiency of Odonata nymphs on *Aedes aegypti* larvae // *IOSR Journal of Environmental Science, Toxicology, and Food Technology*. V. 11. № 9. P. 1.
<https://doi.org/10.9790/2402-1109020104>
- Jennings C.D., Greenwood J.G., Kay B.H.** 1994. Response of *Mesocyclops* (Cyclopoida: Copepoda) to biological and physicochemical attributes of rainwater tanks // *Environ. Entomol.* V. 23. № 2. P. 479–486.
- Kalimuthu K., Lin S.M., Tseng L.C. et al.** 2014. Bio-efficacy potential of seaweed *Gracilaria firma* with copepod, *Megacyclus formosanus* for the control larvae of dengue vector *Aedes aegypti* // *Hydrobiologia*. V. 741. № 1. P. 113.
<https://doi.org/10.1007/s10750-013-1745-9>
- Kalimuthu K., Wang C.H., Liu S.M. et al.** 2013. Mosquito larvicidal activity of *Broussonetia papyrifera* compound marmesin by blocking protein AESCP-2, docking strategies, and combined effect of copepod *Megacyclus formosanus* against dengue vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // *J. Mar. Sci. Technol. (Taiwan)*. V. 21. Suppl. P. 308.
<https://doi.org/10.6119/JMST-013-1223-8>
- Kay B.H., Nam V.S.** 2005. New strategy against *Aedes aegypti* in Vietnam // *Lancet*. V. 365. № 9459. P. 613.
[https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(05\)17913-6](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(05)17913-6)

- Kay B.H., Lyons S.A., Holt J.S. et al. 2002. Point source inoculation of *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopidae) gives widespread control of *Ochlerotatus* and *Aedes* (Diptera: Culicidae) immatures in service manholes and pits in north Queensland, Australia // *J. Med. Entomol.* V. 39. № 3. P. 469.
<https://doi.org/10.1603/0022-2585-39.3.469>
- Kay B.H., Nam V.S., Tran V.T. et al. 2002. Control of *Aedes* vectors of dengue in three provinces of Vietnam by use of *Mesocyclops* (Copepoda) and community-based methods validated by entomologic, clinical, and serological surveillance // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* V. 66. № 1. P. 40.
<https://doi.org/10.4269/ajtmh.2002.66.40>
- Kesavaraju B., Juliano S.A. 2006. Differential Behavioral Responses to Water-Borne Cues to Predation in Two Container-Dwelling Mosquitoes // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 97. № 1. P. 194.
[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2004\)097\[0194:dbrt-wc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2004)097[0194:dbrt-wc]2.0.co;2)
- Kitching R.L. 2000. Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1017/CBO9780511542107>
- Kumar R., Muhid P., Dahms H.U. et al. 2008. Potential of three aquatic predators to control mosquitoes in the presence of alternative prey: A comparative experimental assessment // *Mar. Freshw. Res.* V. 59. № 9. P. 817.
<https://doi.org/10.1071/MF07143>
- Kumar R., Rao T.R. 2003. Predation on mosquito larvae by *Mesocyclops thermocyclopoides* (Copepoda: Cyclopoida) in the presence of alternate prey // *Int. Rev. Hydrobiol.* V. 88. № 1. P. 570.
<https://doi.org/10.1002/iroh.200310631>
- Lazaro A., Han W.W., Manrique-Saide P. et al. 2015. Community effectiveness of copepods for dengue vector control: Systematic review // *Trop. Med. Int. Health.* V. 20. № 6. P. 685.
<https://doi.org/10.1111/tmi.12485>
- Long K.C., Ziegler S.A., Thangamani S.L. et al. 2011. Experimental transmission of mayaro virus by *Aedes aegypti* // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* V. 85. № 4. P. 750.
<https://doi.org/10.4269/ajtmh.2011.11-0359>
- Lorenzo T.Di., Marzio W.D., Di Sáenz M.E. 2014. Sensitivity of hypogean and epigeal freshwater copepods to agricultural pollutants // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 21. P. 4643.
<https://doi.org/10.1007/s11356-013-2390-6>
- Lounibos L.P. 1979. Temporal and Spatial Distribution, Growth and Predatory Behaviour of *Toxorhynchites brevipalpis* (Diptera: Culicidae) on the Kenya Coast // *J. Animal Ecol.* V. 48. № 1. P. 213.
- Lounibos L.P., Makhni S., Alto B.W., Kesavaraju B. 2008. Surplus killing by predatory larvae of *Corethrella appendiculata*: Preupal timing and site-specific attack on mosquito prey // *J. Insect Behav.* V. 21. № 2. P. 47.
<https://doi.org/10.1007/s10905-007-9103-2>
- Lounibos L.P., Martin E.A., Duzak D., Escher R.L. 1998. Daylength and temperature control of predation, body size, and rate of increase in *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 91. № 3. P. 308.
<https://doi.org/10.1093/aesa/91.3.308>
- Marten G.G. 1990. Evaluation of cyclopoid copepods for *Aedes albopictus* control in tires // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 6. № 4. P. 681.
- Marten G.G., Borjas G., Cush M. et al. 1994. Control of Larval *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) by Cyclopoid Copepods in Peridomestic Breeding Containers // *J. Med. Entomol.* V. 31. № 1. P. 36.
<https://doi.org/10.1093/jmedent/31.1.36>
- Marten G.G., Che W., Bordes E.S. 1993. Compatibility of cyclopoid copepods with mosquito insecticides // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 9. № 2. P. 150.
- Marten G.G., Reid J.W. 2007. Cyclopoid Copepods // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 23. № 2. P. 65.
[https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2987/8756-971X-\(2007\)23\[65:CC\]2.0.CO;2](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2987/8756-971X-(2007)23[65:CC]2.0.CO;2)
- McLaughlin R.E. 1990. Predation Rate of Larval *Corethrella brakeleyi* (Diptera: Chaoboridae) on Mosquito Larvae // *The Florida Entomologist.* V. 73. № 1. P. 143.
- Medved R.A., Legner E.F. 1974. Feeding and Reproduction of the Planarian, *Dugesia dorotocephala* (Woodworth), in the Presence of *Culex peus* Speiser // *Environ. Entomol.* V. 3. № 4. P. 637.
<https://doi.org/10.1093/ee/3.4.637>
- Millado J.B.H., Sumalde A.C. 2018. Voracity and prey preference of philippine population of *Toxorhynchites splendens* wiedemann (Diptera: Culicidae) among *Aedes* spp. (Diptera: Culicidae) and *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae) // *Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health.* V. 49. № 2. P. 240.
- Mittal P.K., Dhiman R.C., Adak T., Sharma V.P. 1997. Laboratory evaluation of the biocontrol potential of *Mesocyclops thermocyclopoides* against mosquito larvae // *Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health.* V. 28. № 4. P. 857.
- Mogi M. 2007. Insects and other invertebrate predators // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 23. № 2. P. 93.
[https://doi.org/10.2987/8756-971x\(2007\)23\[93:iao-ip\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2987/8756-971x(2007)23[93:iao-ip]2.0.co;2)
- Mogi M. 2004. Phytotelmata: hidden freshwater habitats supporting unique faunas // *Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region.* Kuala Lumpur: Academy of Sciences Malaysia. P. 13.
- Moirangthem B.D., Singh S.N. 2018. Comparative studies of three potent bioagent against mosquito larvae // *Int. J. Mosq. Res.* V. 5. № 6. P. 10.
- Mokany A., Shine R. 2003a. Biological warfare in the garden pond: tadpoles suppress the growth of mosquito larvae // *Ecol. Entomol.* V. 28. № 1. P. 102.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00476.x>
- Mokany A., Shine R. 2003b. Competition between tadpoles and mosquito larvae // *Oecologia.* V. 135. № 4. P. 615.
<https://doi.org/10.1007/s00442-003-1215-6>

- Murugan K., Benelli G., Panneerselvam C.J. et al. 2015. *Cymbopogon citratus*-synthesized gold nanoparticles boost the predation efficiency of copepod *Mesocyclops aspericornis* against malaria and dengue mosquitoes // *Experimen. Parasitol.* V. 153. P. 129.
<https://doi.org/10.1016/j.exppara.2015.03.017>
- Murugan K., Hwang J.-S., Kovendan K. et al. 2011. Use of plant products and copepods for control of the dengue vector, *Aedes aegypti* // *Hydrobiologia.* V. 666. P. 331. ZOOPLANKTON
<https://doi.org/10.1007/s10750-011-0629-0>
- Nakagawa P.Y. 1963. Status of *Toxorhynchites* in Hawaii // *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* V. 18. № 2. P. 291.
- Nam V.S., Yen N.T., Duc H.M. et al. 2012. Community-based control of *Aedes aegypti* by using *Mesocyclops* in Southern Vietnam // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* V. 86. № 5. P. 850.
<https://doi.org/10.4269/ajtmh.2012.11-0466>
- Nam V.S., Yen N.T., Holynska M. et al. 2000. National progress in dengue vector control in Vietnam: survey for *Mesocyclops* (Copepoda), *Micronecta* (Corixidae) and fish as biological control agents // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* V. 62. № 1. P. 5.
<https://doi.org/https://doi.org/10.4269/ajtmh.2000.62.5>
- Nam V.S., Yen N.T., Kay B.H. et al. 1998. Eradication of *Aedes aegypti* from a village in Vietnam, using copepods and community participation // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* V. 59. № 4. P. 657.
<https://doi.org/10.4269/ajtmh.1998.59.657>
- Nam V.S., Yen N.T., Phong T.V. et al. 2005. Elimination of dengue by community programs using *Mesocyclops* (Copepoda) against *Aedes aegypti* in central Vietnam // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* V. 72. № 1. P. 67.
<https://doi.org/10.4269/ajtmh.2005.72.67>
- Naresh K.A., Jeyalalitha T., Murugan K., Madhiyazhagan P. 2013. Bioefficacy of plant-mediated gold nanoparticles and *Anthocephalus cadamba* on filarial vector, *Culex quinquefasciatus* (Insecta: Diptera: Culicidae) // *Parasitol. Res.* V. 112. № 3. P. 1053–1063.
<https://doi.org/10.1007/s00436-012-3232-z>
- Ogwal-Okeng J., Kalema J., Namaganda M. et al. 2011. Larvicidal activity of aquatic carnivorous plant on *Anopheles* mosquito larval stages // *Res. J. Biol. Sci.* V. 6. № 9. P. 436.
- Padgett P.D., Focks D.A. 1981. Prey stage preference of the predator, *Toxorhynchites rutilus rutilus* on *Aedes aegypti* // *Mosquito News.* V. 41. № 1. P. 67.
- Padgett P.D., Focks D.A. 1980. Laboratory observations on the predation of *Toxorhynchites rutilus rutilus* on *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // *J. Med. Entomol.* V. 17. № 5. P. 466.
<https://doi.org/10.1093/jmedent/17.5.466>
- Pramanik M.K., Raut S.K. 2003. Occurrence of the giant mosquito *Toxorhynchites splendens* in drains and its predation potential on some vector mosquitoes of Kolkata (Calcutta), India // *Med. Entomol. Zool.* V. 54. № 4. P. 315.
<https://doi.org/https://doi.org/10.7601/mez.54.315>
- Pramanik S., Banerjee S., Saha G.K., Aditya G. 2017. Observations on the predation of mosquito in presence of chironomid prey by *Toxorhynchites splendens* Wiedemann, 1898 (Diptera: Culicidae): implications in biological control of mosquito // *Ecology, Environment and Conservation.* V. 23. № 4. P. 2163.
- Raghavendra K., Sharma P., Dash A.P. 2008. Biological control of mosquito populations through frogs: Opportunities & constrains // *Indian J. Med. Res.* V. 128. № 1. P. 22.
- Rajendran R., Prasad R.S. 1994. A laboratory study on the life cycle and feeding behaviour of *Arrenurus madaraszii* (Acari: Arrenuridae) parasitizing *Anopheles mosquitoes* // *Ann. Trop. Med. Parasitol.* V. 88. № 2. P. 169.
<https://doi.org/10.1080/00034983.1994.11812855>
- Rey J.R., Connell S.O., Suárez S. et al. 2004. Laboratory and field studies of *Macrocyclus albidus* (Crustacea: Copepoda) for biological control of mosquitoes in artificial containers in a subtropical environment // *J. Vector Ecol.* V. 29. № 1. P. 124.
- Riviere F., Kay B.H., Klein J., Sechan Y. 1987. *Mesocyclops aspericornis* (Copepoda) and *Bacillus thuringiensis* var. *Israelensis* for the Biological Control of *Aedes* and *Culex* Vectors (Diptera: Culicidae) Breeding in Crab Holes, Tree Holes, and Artificial Containers // *J. Med. Entomol.* V. 24. № 4. P. 425.
- Russo R. 1986. Comparison of Predatory Behavior in Five Species of *Toxorhynchites* (Diptera: Culicidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 79. № 3. P. 715.
<https://doi.org/10.1093/aesa/79.4.715>
- Salinas A.S., Costa R.N., Orrico V.G.D., Solé M. 2018. Tadpoles of the bromeliad-dwelling frog *Phyllodytes luteolus* are able to prey on mosquito larvae // *Ethol. Ecol. Evol.* V. 30. № 6. P. 485.
<https://doi.org/10.1080/03949370.2018.1438518>
- Sarwar M. 2015. Controlling Dengue Spreading *Aedes* Mosquitoes (Diptera: Culicidae) Using Ecological Services by Frogs, Toads and Tadpoles (Anura) as Predators // *Am. J. Clin. Neurol. Neurosurg.* V. 1. № 1. P. 18.
- Schaper S., Hernández-Chavarría F. 2006. Scanning electron microscopy of damage caused by *Mesocyclops thermocyclopoides* (Copepoda: Cyclopoidea) on larvae of the Dengue fever vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // *Revista de Biología Tropical.* V. 54. № 3. P. 847.
- Schiller A., Allen M., Coffey J. et al. 2019. Updated methods for the production of *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera, Culicidae) for use as biocontrol agent against container breeding pest mosquitoes in Harris County, Texas // *J. Insect Sci.* V. 19. № 2. P. 1.
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iez011>
- Schneider D.W. 2013. Predation and food web structure along a habitat duration gradient // *Oecologia.* V. 110. № 4. P. 567.
<https://doi.org/10.1007/s004420050197>
- Schreiber E.T. 2007. *Toxorhynchites* // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 23. Suppl. to № 2. P. 129.
[https://doi.org/https://doi.org/10.2987/8756-971X\(2007\)23\[129:T\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[129:T]2.0.CO;2)

- Schreiber E.T., Hallmon C.F., Eskridge K.M., Marten G.G.* 1996. Effects of *Mesocyclops longisetus* (Copepoda: Cyclopidae) on mosquitoes that inhabit tires: influence of litter type, quality, and quantity // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 12. № 4. P. 688.
- Sebastian A., Sein M.M., Thu M.M., Corbet P.S.* 1990. Suppression of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) using augmentative release of dragonfly larvae (Odonata: Libellulidae) with community participation in Yangon, Myanmar // *Bulletin of Entomol. Res.* V. 80. № 2. P. 223. <https://doi.org/10.1017/S0007485300013468>
- Shaalán E.A., Canyon D.V.* 2009. Aquatic insect predators and mosquito control // *Public Health.* V. 26. № 3. P. 223.
- Sih A., Englund G., Wooster D.* 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey // *Trends in Ecology & Evolution.* V. 13. № 9. P. 350. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01437-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01437-2)
- Singh H., Marwal R., Mishra A., Singh K.V.* 2014. Predatory habits of *Lutzia (Metalutzia) fuscana* (Wiedmann) (Diptera: Culicidae) in the arid environments of Jodhpur, western Rajasthan, India // *Arthropods.* V. 3. № 1. P. 70.
- Sivagnaname N.* 2009. A novel method of controlling a dengue mosquito vector, *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) using an aquatic mosquito predator, *Diplonychus indicus* (Hemiptera: Belostomatidae) in tyres // *Dengue Bulletin.* V. 33. № 1. P. 148.
- Srivastava D.S., Lawton J.H.* 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // *The American Naturalist.* V. 152. № 4. P. 510.
- Srivastava D.S., Kolasa J., Bengtsson J. et al.* 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? // *Trends in Ecology & Evolution.* V. 19. № 7. P. 379. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.010>
- Steffan W.A., Evenhuis N.L.* 1981. Biology of *Toxorhynchites* // *Ann. Rev. Entomol.* V. 26. P. 159–181.
- Su T., Thieme J., White G.S. et al.* 2019. High Resistance to *Bacillus sphaericus* and Susceptibility to Other Common Pesticides in *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) from Salt Lake City, UT // *J. Med. Entomol.* V. 56. № 2. P. 506.
- Thorpe J.H., Rogers C.D.* 2015. Thorpe and Covich's Freshwater Invertebrates // *Ecol. Gen. Biol. Academic Press.* 1118 p.
- Tietze N.S., Mulla M.S.* 1991. Biological control of *Culex* mosquitoes (Diptera: Culicidae) by the tadpole shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca: Triopsidae) // *J. Med. Entomol.* V. 28. № 1. P. 24. <https://doi.org/10.1093/jmedent/28.1.24>
- Toohey M.K., Goettel M.S., Takagi M. et al.* 1985. Field Studies on the Introduction of the Mosquito Predator *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera: Culicidae) into Fiji // *J. Med. Entomol.* V. 22. № 1. P. 102. <https://doi.org/10.1093/jmedent/22.1.102>
- Tranchida M.C., Maciá A., Brusa F. et al.* 2009. Predation potential of three flatworm species (Platyhelminthes: Turbellaria) on mosquitoes (Diptera: Culicidae) // *Biol. Control.* V. 49. № 3. P. 270. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.12.010>
- Trimble R.M., Smith S.M.* 1978. Geographic variation in development time and predation in the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae) // *Can. J. Zool.* V. 56. № 10. P. 2156. <https://doi.org/10.1139/z78-291>
- Trimble R.M., Smith S.M.* 1979. Geographic variation in the effects of temperature and photoperiod on dormancy induction, development time, and predation in the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus septentrionalis* (Diptera: Culicidae) // *Can. J. Zool.* V. 57. № 8. P. 1612.
- Veronesi R., Carrieri M., Maccagnani B. et al.* 2015. *Macrocyclus albidus* (Copepoda: Cyclopidae) for the biocontrol of *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* in Italy // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 31. № 1. P. 32. <https://doi.org/10.2987/13-6381.1>
- Vonesh J.R., Blaustein L.* 2010. Predator-Induced Shifts in Mosquito Oviposition Site Selection: A Meta-Analysis and Implications for Vector Control // *Israel J. Ecol. Evol.* V. 56. № 3–4. P. 263. <https://doi.org/10.1560/IJEE.56.3-4.263>
- Walton W.E.* 2007. Larvivorous fish including *Gambusia* // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 23. P. 184. [https://doi.org/10.2987/8756-971X\(2007\)23\[184:LFIG\]-2.0.CO;2](https://doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[184:LFIG]-2.0.CO;2)
- Wang S., Phong T.V.U., Tuno N. et al.* 2005. Sensitivity of the larvivorous copepod species, *Mesocyclops pehpeiensis* and *Megacyclops viridis*, to the insect growth regulator, pyriproxyfen // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 21. № 4. P. 483. [https://doi.org/10.2987/8756-971X\(2006\)21\[483:SO-TLCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2987/8756-971X(2006)21[483:SO-TLCS]2.0.CO;2)
- Williams D.D.* 1987. The Ecology of Temporary Waters. Croom Helm, London. <https://doi.org/10.1577/1548-8659-117.4.417>
- Wyngaard G.A., Taylor B.E., Mahoney D.L.* 1991. Emergence and dynamics of cyclopoid copepods in an unpredictable environment // *Freshwater Biol.* V. 25. № 2. P. 219. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb00487.x>
- Žabka M., Kovac D.* 1996. *Paracyrba wanlessi* – a new genus and species of Spartaecinae from Peninsular Malaysia, with notes on its biology (Arachnida: Araneae: Salticidae) // *Senckenbergiana Biologica.* V. 76. № 1–2. P. 153.
- Zhen T.M., Jennings C.D., Kay B.H.* 1994. Laboratory studies of desiccation resistance in *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopoida) // *J. Am. Mosq. Control Assoc.* V. 10. № 3. P. 443.
- Zuharah W.F., Fadzly N., Yusof N.A. et al.* 2015. Risky behaviors: Effects of *Toxorhynchites splendens* (Diptera: Culicidae) Predator on the Behavior of Three Mosquito Species // *J. Insect Sci.* V. 15. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iev115>

Predators as Larval Control Agents of Mosquitoes in Micro-reservoirs (Review)

D. D. Vinogradov^{1, 2, *}, A. Y. Sinev², and A. V. Tiunov¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

**e-mail: vdd98@list.ru*

The article discusses predators that can control populations of mosquito larvae (Culicidae) in phytotelmata and their anthropogenic analogues. An overview of the entire spectrum of consumers of mosquito larvae in micro-reservoirs is given, including flatworms, crustaceans, arachnids, insects, vertebrates and carnivorous plants. The biology and practical use of the two most effective biological control agents – the predatory mosquitoes *Toxorhynchites* and copepods – are considered in more detail. Prospects for the use of invertebrate predators for controlling mosquito larvae in micro-reservoirs in temperate climatic zones are briefly discussed.

Keywords: biological control, *Toxorhynchites*, copepods, *Aedes*, phytotelmata, micro-reservoirs, container habit