

УДК 595.771

**ЧИСЛЕННОСТЬ САМЦОВ *CULISETA* И *CULEX*  
(DIPTERA, CULICIDAE) В ПРИВХОДОВЫХ ЧАСТЯХ ПЕЩЕР  
КАК ОТРАЖЕНИЕ ИХ РАЗЛИЧНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ  
К НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ НАРУЖНОГО ВОЗДУХА**

© 2020 г. А. В. Разыграев\*

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия  
Санкт-Петербургский государственный химико-фармацевтический университет,  
ул. Профессора Попова, 14, лит. А, Санкт-Петербург, 197376, Россия  
\*e-mail: a.v.razygraev@gmail.com

Поступила в редакцию 17.12.2019 г.

После доработки 17.01.2020 г.

Принята к публикации 17.01.2020 г.

Охарактеризованы различия в численности самцов кровососущих комаров из родов *Culiseta* и *Culex* в привходовых частях Саблинских пещер (Тосненский р-н, Ленинградская обл.) в осенний период при понижении температуры наружного воздуха до +8 °С и ниже. Показано, что при температуре наружного воздуха от +1 до +3 °С численность самцов *Culiseta* (преимущественно *C. annulata*) в убежищах существенно выше, чем при температуре наружного воздуха от +5 до +8 °С, а численность самцов рода *Culex* (преимущественно *C. pipiens*) практически одинакова при тех же значениях температуры. Таким образом, получено подтверждение того, что имаго *Culiseta annulata* более устойчивы к низким температурам наружного воздуха и при температурах от +5 до +8 °С нуждаются в убежищах в меньшей степени, нежели *Culex pipiens*. Также статистически подтверждаются связи относительного обилия самцов *Culiseta* и *Culex* внутри пещер с сочетанием двух факторов – температуры и влажности воздуха снаружи от пещер.

**Ключевые слова:** кровососущие комары, температура, влажность воздуха, пещеры, *Culiseta annulata*, *Culex pipiens*, Culicidae

**DOI:** 10.31857/S1234567806020042

Климатические условия по-разному влияют на распространение различных видов кровососущих комаров. Например, распространение видов *Culex pipiens* Linnaeus, 1758 и *C. torrentium* Martini, 1925 различным образом коррелирует с географической широтой и длительностью вегетационного периода, которая зависит от суммы климатических факторов (Hesson et al., 2014). Понимание климатических предпочтений разных видов кровососущих комаров важно с точки зрения прогнозирования изменений их ареалов, а также возможного распространения переносимых ими возбудителей заболеваний.

В зимний период на северо-западе РФ *Culex pipiens pipiens* биотип «*pipiens*», *C. torrentium*, *C. territans* Walker, 1856, *Culiseta annulata* (Schrank, 1776) и *C. alaskaensis* (Ludlow, 1906) диапаузируют в фазе имаго (Wegner, 2009; Becker et al., 2010). Численность имаго у видов, зимующих во взрослой фазе, как правило, возрастает к осени. Оплодотворенные самки осенью перемещаются в убежища, где проводят зиму в диапаузе, а самцы погибают до наступления зимы. По сообщениям польских авторов (Skierska, 1965; Wegner, 2009), самцы и самки *C. annulata* сохраняют активность при низких температурах и могут быть обнаружены вне укрытий при температуре +6 °С. Более того, самки *C. annulata* способны к прерывистой диапаузе с поиском прокормителя в зимнее время (Wegner, 2009; Becker et al., 2010). Вероятно, зимующие в фазе имаго виды рода *Culiseta* Felt 1904, в том числе *C. annulata*, лучше адаптированы к активности при низкой температуре по сравнению с видами рода *Culex* Linnaeus 1758. При посещении Саблинских пещер (Ленинградская обл.) автором было замечено, что осенью при вечернем понижении температуры наружного воздуха самцы *Culex* и *Culiseta* собираются в привходовых частях пещер (места зимовок самок), причем, по впечатлениям автора, при более сильных понижениях температуры численность самцов рода *Culiseta* в убежищах более высока. В связи с данными наблюдениями возникло предположение, что самцы рода *Culiseta* в меньшей степени нуждаются в убежищах при похолодании, чем самцы рода *Culex*.

Цель настоящего исследования – косвенная проверка гипотезы о том, что имаго рода *Culiseta* более приспособлены к активности при низких температурах, нежели имаго рода *Culex*<sup>1</sup>. Задачей было сравнить численности<sup>2</sup> самцов рода *Culex* и рода *Culiseta* в убежищах при различных внешних температурах в осенний период. Численность самок не сравнивали, поскольку осенью они массово уходят на зимовку

<sup>1</sup> Гипотеза относится в первую очередь к представителям родов *Culex* и *Culiseta*, характерным для данного региона (Ленинградская обл.), и к имаго осеннего поколения.

<sup>2</sup> Под численностью в данной статье понимается число особей на весь обследованный объем пещер (один и тот же для самцов рода *Culex* и рода *Culiseta*). Под относительной численностью (относительным обилием) самцов рода *Culex* и рода *Culiseta* понимаются доли самцов рода *Culex* и рода *Culiseta* в общем числе всех особей двух родов. При использовании терминов автор ориентировался на монографию Песенко (1982).

в убежища и их обилие в пещерах не может рассматриваться как отражение суточных изменений внешней температуры.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Подсчеты и сборы самцов родов *Culex* и *Culiseta* проводились в окрестностях п. Ульяновка (Ленинградская обл., Тосненский р-н) в период с 20 сентября по 18 октября 2019 г. в Саблинских пещерах. Всего зарегистрировано 150 экз. самцов этих двух родов.

Обследованы следующие пещеры: Псевдо-Санта-Мария (отрезанная обвалами часть пещеры Жемчужная, координаты входа 59°40'05.2"N, 30°48'02.9"E), Графский грот (два входа 59°39'59.4"N, 30°48'10.0"E и 59°39'59.3"N, 30°48'10.3"E) и привходовая часть пещеры Штаны (59°40'02.4"N, 30°48'05.5"E). Все входы в данные пещеры расположены на склоне каньона р. Тосна, обращенном на юго-запад (правый берег).

Подсчет самцов кровососущих комаров родов *Culex* и *Culiseta* проводили в течение трех часов после захода солнца, при этом температура воздуха снаружи пещер не превышала +8 °С. В каждый из 6 дней подсчет выполнялся методом сплошного обследования фиксированного ряда привходовых частей пещер. Полностью осматривались стены и своды. При значительной высоте свода (Графский грот) проводили осмотр стен до высоты 2 м от пола. Самцы родов *Culex* и *Culiseta* подсчитывались одновременно на одних и тех же стенах и сводах. Использовали значения внешней температуры и относительной влажности воздуха в п. Ульяновка в дни и часы подсчета комаров согласно источнику <https://weather.rambler.ru/v-ulyanovke/>. Также в течение трех дней в вечернее время проводили измерения температуры воздуха снаружи от пещер, во входных чашах и в привходовых залах пещер при помощи переносной метеостанции МЭС-200; при этом измеряли также относительную влажность воздуха.

Всего подсчитано 119 самцов *Culex* и 31 самец *Culiseta*, родовая принадлежность которых была легко установлена по общему внешнему виду, в частности по форме щупиков (Гуцевич и др., 1970). Сбор абсолютно всех зарегистрированных самцов не представлялся возможным, поскольку некоторые особи улетали при попытках их собрать. Тем не менее, большая часть материала была собрана с использованием пробирок объемом 10 мл. Определены до вида 118 самцов (82 *Culex pipiens*, 11 *C. torrentium*, 24 *Culiseta annulata* и 1 *C. alaskaensis*)<sup>3</sup>. Определение видовой принадлежности самцов проводилось по морфологическим признакам генитального аппарата с использованием ключей (Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2010). В настоящей работе данные по видам использовались лишь для оценки того, какие виды преимущественно составляют группы *Culex* и *Culiseta* в исследуемом биотопе.

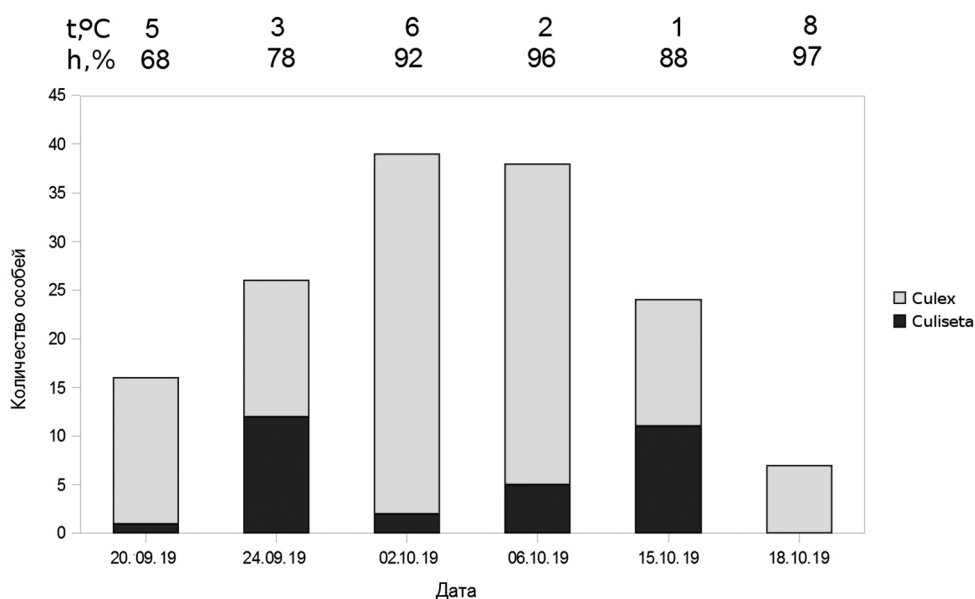
<sup>3</sup> О резком преобладании *Culiseta annulata* над *C. alaskaensis* в данной местности свидетельствуют также наши данные, полученные при подсчете самок, ушедших на зимовку: 19 ноября 2019 г. в пещерах Псевдо-Санта-Мария и Графский грот было насчитано 30 самок *C. annulata* и 2 самки *C. alaskaensis* (соотношение 15:1); 5 января 2020 г. в привходовых частях пещер Жемчужная и Штаны было подсчитано 49 самок *C. annulata* и 3 самки *C. alaskaensis* (соотношение 16:1). В пользу преобладания *Culex pipiens* над *C. torrentium* среди самок в осенний период свидетельствуют данные из нашей предыдущей работы (Разыграев, Шулешко, 2018).

Количества самцов родов *Culex* и *Culiseta* при температурах от +1 до +3 и от +5 до +8 °С сравнивались двусторонним точным критерием Фишера. Связи относительной численности с температурой и влажностью оценивались с использованием коэффициента корреляции Спирмена (*rho*), а для оценки связи между всеми тремя показателями использовался коэффициент конкордации Кендалла. Парные сравнения температуры и влажности наружного воздуха с температурой и влажностью во входных частях и привходовых залах пещер проводилось с помощью парного критерия Уилкоксона с поправкой Холма-Бонферрони на множественные сравнения. Расчеты проводились в программной среде R (версия 3.5.2) (R Core Team, 2018). Коэффициент конкордации Кендалла рассчитывался согласно алгоритму от M.V. Wickerhauser (Washington University, St. Louis, Missouri), написанному для программной среды R (<http://www.math.wustl.edu/~victor/classes/ma322/kendall.w.R>).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования проведен подсчет самцов в следующие 6 дней: 20, 24 сентября и 2, 6, 15 и 18 октября 2019 г. Из них 20 сентября, 2 и 18 октября в вечернее время характеризовались относительно высокой внешней температурой (от +5 до +8 °С), а 24 сентября, 6 и 15 октября – относительно низкой внешней температурой воздуха (от +1 до +3 °С) (рис. 1). Абсолютное число самцов рода *Culex* в привходовых частях пещер (во входных частях и привходовых залах) составило 60 особей при внешних температурах от +1 до +3 °С и 59 особей при внешних температурах от +5 до +8 °С. Абсолютное число самцов рода *Culiseta* внутри пещер при температурах от +1 до +3 °С снаружи от пещер составило 28 особей, а при наружных температурах от +5 до +8 °С – всего 3 особи. Выявленные различия в численности самцов кровососущих комаров двух родов при относительно высоких и низких внешних температурах статистически значимы с  $p=3.028 \times 10^{-5}$  (двусторонний точный критерий Фишера). Таким образом, самцы рода *Culiseta* при внешних температурах от +1 до +3 °С вносят значимо больший вклад в суммарную численность самцов *Culex* и *Culiseta* в убежищах, нежели при температурах наружного воздуха от +5 до +8 °С (соответственно, самцы *Culex* составляют меньшую долю в общей численности *Culex* и *Culiseta* при более низких температурах за счет увеличения доли самцов *Culiseta* в общем числе особей). Таким образом, подтверждается гипотеза о том, что самцы *Culiseta* в меньшей степени нуждаются в убежищах при относительно высоких температурах (+5 – +8 °С), чем самцы *Culex*. Температура ниже +4 – +5 °С, согласно полученным данным, заставляет самцов *Culiseta* также как и самцов *Culex* искать убежища, прогретые в дневное время (входы пещер) или имеющие более постоянную и более высокую температуру (привходовые залы пещер).

Связь относительной численности (относительного обилия) самцов *Culiseta* в убежищах (в % от общего числа *Culex* и *Culiseta*) с внешней температурой отрицательна и имеет коэффициент корреляции Спирмена, равный -0.82, но с высоким значением  $p$ , равным 0.058 без поправки на множественное тестирование. Еще менее значима связь относительного обилия самцов *Culiseta* с внешней влажностью воздуха:  $\rho = -0.54$ ,  $p = 0.297$ . Однако при оценке связи относительного обилия самцов *Culex* в пещерах (100% минус относительное обилие самцов *Culiseta* в %) с сочетанием наружных температуры и влажности получен высокий коэффициент конкордации Кендалла, равный 0.708 с  $p < 0.05$ . По-видимому, понижение влажности и понижение температуры наружного воздуха оказывают сочетанное действие, что приводит к увеличению численности самцов *Culiseta* в убежищах и, как следствие, к снижению относительной численности самцов *Culex*. При относительно высоких значениях наружной температуры, близких к +8 °С, и влажности внешнего воздуха (при небольшом понижении данных показателей) самцы *Culiseta* всё еще склонны оставаться вне укрытий, тогда как самцы *Culex* уже охотно скапливаются в убежищах.



**Рисунок 1.** Численность самцов родов *Culex* и *Culiseta* в привходовых частях пещер в различные дни в период с 20 сентября по 18 октября 2019 г. Сверху указаны внешняя температура воздуха (t) и его влажность (h).

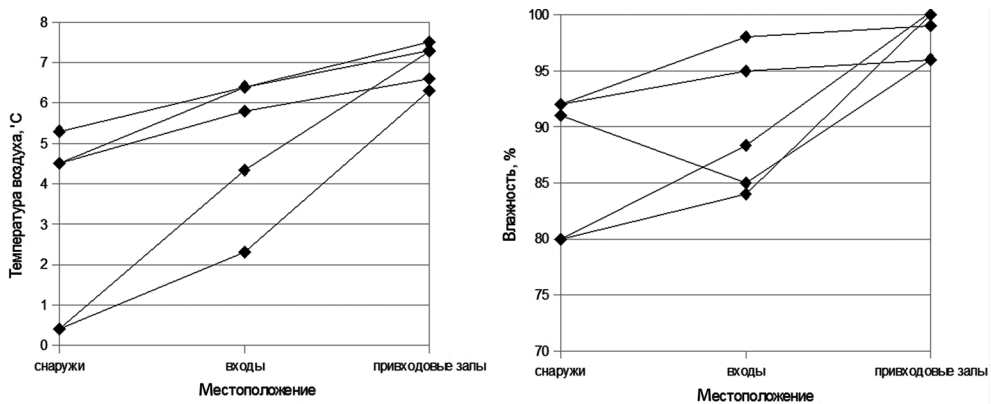
**Figure 1.** The number of males of the genera *Culex* and *Culiseta* in near-entrance parts of caves since September 20 until October 18, 2019, at different combinations of outdoor temperature (t) and humidity (h).

Попарное сравнение температуры и влажности воздуха вне пещер, во входных чашах и привходовых залах показало:

1. Более высокую температуру во входных чашах и в привходовых залах при сравнении с температурой наружного воздуха ( $p=0.011718$  и  $0.007812$ ; 10 и 10 пар наблюдений соответственно),

2. Более высокую влажность в привходовых залах при сравнении с влажностью наружного воздуха ( $p=0.037960$ ), тогда как при сравнении влажности воздуха входных частей (чаш) пещер с влажностью наружного воздуха различия не достигают значимой величины ( $p=0.113700$ , все 4  $p$ -значения даны с поправкой Холма-Бонферрони).

В качестве примера для одной из трех пещер (Графский грот) приведены значения температуры и влажности на рис. 2 в графической форме. Из графиков видно, что в привходовых участках пещер температура действительно выше по сравнению с температурой наружного воздуха исследуемого диапазона. Влажность, как правило, тоже выше. Оба фактора внутри пещер подвержены меньшим перепадам, чем снаружи. Это делает привходовые участки пещер пригодными убежищами не только для уходящих на зимовку самок, но и для самцов при понижении температуры и влажности наружного воздуха.



**Рисунок 2.** Температура и влажность воздуха во входных частях и в привходовых залах пещеры Графский грот в сравнении с температурой и влажностью воздуха снаружи от пещеры. Линиями соединены измерения, выполненные в одной серии в одном и том же рукаве пещеры.

**Figure 2.** Temperature and humidity in entrances and near-entrance chambers of cave «Grafskiy Grot» in comparison with the same variables outside the cave. Measurements performed in one series are connected by a line with each other.

Выявленные различия между *Culex* и *Culiseta* следует отнести прежде всего к видам *Culex pipiens* и *Culiseta annulata*. Как было установлено при определении видовой принадлежности отловленных экземпляров, из родов *Culex* и *Culiseta* именно представители этих двух видов наиболее многочисленны. Следует отметить, что среди 93 самцов *Culex*, определенных до вида, не было обнаружено ни одного самца *Culex territans*, хотя самки этого вида при целенаправленном поиске были обнаружены автором в значительных количествах осенью в привходовых частях пещер.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование представляет собой статистическое обоснование различия в температурных потребностях между видами кровососущих комаров из родов *Culiseta* и *Culex*. Работа основана на подсчете материала в естественных условиях. Самцы рода *Culiseta* (преимущественно *C. annulata*) сравнительно малочисленны в убежищах при наружных температурах воздуха от +5 до +8 °С и многочисленны в убежищах при температурах от +1 до +3 °С снаружи от убежищ. При данных температурах численность самцов *Culex* (преимущественно *C. pipiens*) в убежищах примерно одинакова. Невысокая потребность в убежищах у *Culiseta annulata* при внешних температурах, равных +5 – +8°С, вероятно, дополнительно снижается при увеличении влажности наружного воздуха.

Автором также установлено (Razygraev, в печати), что имаго *Culiseta annulata* характеризуются более высокой активностью каталазы (фермента антиоксидантной защиты), чем имаго *Culex pipiens*. Снижение внешней температуры в осенний период может быть охарактеризовано как стрессовый фактор. Стресс вызывает усиление свободнорадикального окисления в органах и тканях организмов, поэтому можно предполагать вовлеченность антиоксидантного действия каталазы в механизм холодоустойчивости имаго, которая, судя по всему, выше у *Culiseta annulata*, чем у *Culex pipiens*.

Данные о температурной устойчивости видов и о физиологических механизмах, ее определяющих, могут быть использованы для разработки способов контроля численности кровососущих комаров. Например, это могут быть методы ингибирования ферментов, защищающих организм насекомого от окислительного стресса и, вероятно, участвующих в формировании толерантности имаго к воздействию низких температур.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А.В. Халину и С.В. Айбулатову (Зоологический институт РАН) за полезную дискуссию при подготовке статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. 1970. Комары. Семейство Culicidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука, 3(4), 384 с.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., Наука, 288 с.
- Разыграев А. В., Шулешко Т. М. 2018. Использование фактора Байеса для определения видов *Culex pipiens* и *Culex torrentium* (Diptera: Culicidae) по морфометрическим характеристикам крыла. Паразитология 52 (4): 304–314.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and Their Control. Second Edition. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 608 p.
- Hesson J.C., Rettich F., Merdic E., Vignjevic G., Ostman O., Schäfer M., Schaffner F., Foussadier R., Besnard G., Medlock J., Scholte E.J., Lundström J.O. 2014. The arbovirus vector *Culex torrentium* is more prevalent than *Culex pipiens* in northern and central Europe. Medical and Veterinary Entomology 28:179–186.  
<http://www.math.wustl.edu/~victor/classes/ma322/kendall.w.R> (дата ознакомления с алгоритмом – 9.09.2015)  
<https://weather.rambler.ru/v-ulyanovke/> (дата обращения – октябрь 2019 г.)
- R Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [URL: <https://www.R-project.org/>]
- Skierska B. 1965. Ecological studies of the occurrence and distribution of Culicinae fauna in the coastal forest belt. Ekologia Polska Ser. A, 13: 527–573.
- Wegner E. 2009. The characteristics of the most troublesome mosquito species (Diptera: Culicidae) in Poland. Fragmenta Faunistica 52(2): 157–179.

### ABUNDANCES OF MALE MOSQUITOES OF THE GENERA *CULISETA* AND *CULEX* (DIPTERA, CULICIDAE) IN NEAR-ENTRANCE PARTS OF CAVES AS A REFLECTION OF THEIR DIFFERENT TOLERANCES TO LOW OUTDOOR TEMPERATURES

A. V. Razygraev

**Keywords:** mosquitoes, air temperature, humidity, caves, *Culiseta annulata*, *Culex pipiens*, Culicidae

#### SUMMARY

The number of male mosquitoes of the genera *Culiseta* and *Culex* in the near-entrance parts of Sablino caves (Tosnensky district, Leningrad region) was studied during the autumn when the outdoor temperature decreased down to + 8 °C and lower. At outdoor temperatures from +1 to +3 °C, the number of *Culiseta* males (mainly *C. annulata*) in shelters was significantly higher than at +5 – + 8 °C, while the number of *Culex* males (mainly *C. pipiens*) in both temperature ranges was almost the same. It was confirmed that adults of *Culiseta annulata* are more resistant to low outdoor temperatures and, in temperature range of +5 – + 8 °C, they need shelters lesser than *Culex pipiens*. The association between relative abundances of males of *Culiseta* and *Culex* inside shelters and a combination of two factors, air temperature and humidity outside the caves, was also revealed.