Л.С. Некрасова
Ю.Л. Вигоров
А.Ю. Вигоров

Экологическое разнообразие кровососущих комаров Урала

о.Колгуев
пролив Карские Ворота
о.Вайгач
Амдерма
Нарьян-Мар
Воркута
Салехард
Печора
Котлас
Сыктывкар
Киров
Пермь
Ханты-Мансийск
Казань
Свердловск
Исеть
Куйбышев
Челябинск
Магнитогорск
Самара
Оренбург
Илек
Актюбинск
Омск
оз.Чаны
Ишим
Целиноград
оз.Тенгиз

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Л.С. Некрасова
Ю.Л. Вигоров
А.Ю. Вигоров

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ УРАЛА

ЕКАТЕРИНБУРГ, 2008

УДК 595.771+591.5

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю.
Экологическое разнообразие кровососущих комаров Урала.
Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 208 с. ISBN 5–7691–1938–1.

В монографии впервые представлена интересная и сложная картина разнообразия фаун и сообществ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в Уральском регионе. В ее основу положены авторские результаты изучения кровососущих комаров в северной, южной тайге и других местах Свердловской, Челябинской, Оренбургской, Курганской областей и Башкортостана. Рассмотрены обнаруженные авторами закономерности распределения и разнообразия этого важнейшего компонента гнуса по природным зонам Урала и на прилегающих к нему территориях. Показаны особенности экологической структуры фаун и сообществ комаров и ее динамики в разных масштабах пространства и времени – в экотонных сообществах на краю и внутри Екатеринбурга, в Ильменском заповеднике, в сосновых лесах Среднего Урала, на протяжении всего Уральского региона, в широтном ряду ландшафтно-растительных зон и подзон, в разные годы и с весны до осени одного года. Обнаружены интересные морфологические различия между поселениями комаров *Culex pipiens*, подвальные формы которого докучают горожанам. Обсуждены закономерности экологической структуры фаун и сообществ, которые могут иметь значение для устойчивого существования комаров в изменяющихся условиях среды, для распространения ими возбудителей болезней человека и при разработке способов контроля за их численностью.

Книга рассчитана на энтомологов, эпидемиологов и широкий круг экологов.

Ответственный редактор

доктор биологических наук **В.Д. Богданов**

Рецензент

доктор биологических наук профессор **О.А. Жигальский**

Н $\frac{33(08)-29}{8П6(03)1998}$ ПВ-2008

© Л.С. Некрасова, Ю.Л. Вигоров, А.Ю. Вигоров, 2008 г.
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2008 г.

ВВЕДЕНИЕ

Фауну кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Урала и сопредельных территорий изучают уже более 80 лет (Беклемишев, 1925; Колосов, 1936; Митрофанова, 1929). При достаточно полной таксономической изученности региона дальнейшим шагом должно быть исследование экологического разнообразия комаров на уровне видовых сообществ и биоценозов.

Биологическое разнообразие входит в число основных и бурно развивающихся направлений современной биологии, однако исследованиям кровососущих комаров – важнейшего и во многих местах России весьма тягостного компонента гнуса, участвующего в переносе возбудителей природноочаговых заболеваний, уделяют незаслуженно мало внимания. В 2001 г. мы впервые начали целенаправленно исследовать закономерности экологического разнообразия фаун и сообществ кровососущих комаров в разных местах Урала, характерны ли для этих гетеротопных насекомых в таком сложном и разнообразном по природным условиям регионе географические закономерности, известные у других животных. Необходимо было определить, насколько на Урале и в прилегающих к нему местах выражены градиенты числа видов и других параметров разнообразия кровососущих комаров – по широтам, меридианам и ландшафтно-растительным зонам, в одинаковой ли мере проявляют себя таксономические и экологические группы комаров в широтных трендах разнообразия, а также в зональных экотонах и других неравновесных экосистемах или местах смены растительных формаций, например при переходе от подзоны южной тайги к лесостепи. Нам были интересны принципы формирования фаунистических комплексов и временных сообществ комаров, их экологическая структура, изменчивость и динамика, зависимость от климата местности и особенностей биоценоза, в котором обитают комары

Кровососущие комары осуществляют важную функцию в деятельности экосистем как корм для водных и наземных животных и как переносчики вещества и энергии из водных в наземные экосистемы. Они – один из главных компонентов гнуса, комплекса кровососущих двукрылых насекомых, нападающих на человека и

животных. Нормальная работа и отдых людей затруднены в сезон массового лёта кровососов. Производительность труда понижается в среднем на 20–25 % (на лесоразработках – до 52–75 %), повышается производственный травматизм (Балашов, 2006). Велики потери животноводства от гнуса. Даже при их умеренном нападении коровы снижают удои на 10–17 % (Трухан, Пахолкина, 1984; Павлов, 2006). Вред от кровососущих комаров усугубляется тем, что многие виды являются переносчиками возбудителей опасных заболеваний человека и животных – туляремии, малярии, омской геморрагической лихорадки, энцефалитов и других, т. е. осуществляют их циркуляцию в условиях природных очагов (Кухарчук, 1981; Балашов, 2005). К.А. Сюткина и Г.М. Котельникова (1965, с. 60) отмечали, что «комары рода *Aedes* в различных зонах Советского Союза спонтанно заражены возбудителями туляремии и лимфоцитарного хориоменингита. В частности, в туляремийном очаге Пермской обл. от *Aedes punctor* и *Aedes caspius dorsalis* выделены штаммы *Francisella tularense*».

В большинстве мест России, особенно в лесной и лесостепной зонах, мало изучены экологические характеристики фаун и сообществ комаров и их связь с эпидемиологическим и аллергенным потенциалом наиболее массовых видов кровососущих комаров. Для предвидения эпидемиологически опасных явлений, в том числе спровоцированных деятельностью людей (прокладывание дорог – «экологических коридоров», экотонные и каскадные эффекты на внешних границах мегаполисов, а также вызванная деятельностью человека активизация очагов природных заболеваний, появление новых форпостных колоний комаров, следующих за человеком, например малярийных), необходимо развернуть широкие сравнительные исследования характеристик фаун и сообществ комаров. Глубокое знание сообществ этих насекомых может стать основой для организации истребительных мероприятий. Стратегия борьбы с разными видами комаров различна: она определяется значением вида комара для людей, особенностями его биологии и экологии.

Изучая экологическое разнообразие уральских комаров, мы не рассматриваем вопросы о статусе некоторых таксонов. Комаров *Aedes* (*Ochlerotatus*) *euedes*, Howard, Dyar, Knab, 1912 (в настоящее время название этого вида – *Oc. euedes*) приводим в списках вместо *Ae.* (*Ochlerotatus*) *beklemishevi* Denisova, 1955 ввиду указания (Ульянов и др., 1980), что они были известны раньше как *Ae. beklemishevi*. При этом мнение о вероятной идентичности кома-

ров *Ae. beklemishevi* Den. и *Ae.* (*Och.*) *barri* Rueger (Данилов, 1975) не приняли во внимание. На Среднем Урале обитают два вида малярийных комаров из палеарктического комплекса «maculipennis» – *Anopheles (Anopheles) messeae* Falleroni, 1926 и *An.* (*An.*) *beklemishevi* Stegn. et Kab. (Стегний, 1991; Гордеев, Николаева, 1997). По данным, опубликованным ранее другими зоологами, сложно узнать, какие виды этого комплекса они нашли, поэтому в дальнейшем при расчетах принимали за один.

К настоящему времени произошли изменения в систематике подсемейства Culicinae. Комары рода *Aedes*, которых относили ранее к подроду *Ochlerotatus* (Гуцевич и др., 1970; Gillett, 1971), выделены в отдельный род *Ochlerotatus* (Reinert, 2000; Snow, Ramsdale, 2003; Darsie, Ward, 2005). Несмотря на дискуссию об этом выделении, в книге виды комаров даны с новым родовым названием.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ УРАЛА

Семейство Culicidae – кровососущие комары

I. Подсемейство Anophelinae

1. Род *Anopheles* Meigen – малярийные комары

1. Подрод *Anopheles* Meigen

1. *An.* (*An.*) *plumbeus* Stephens, 1828
2. *An.* (*An.*) *claviger* Meigen, 1804
3. *An.* (*An.*) *maculipennis* Meigen, 1818
4. *An.* (*An.*) *messeae* Falleroni, 1926
5. *An.* (*An.*) *beklemishevi* Stegniy, Kabanova, 1976
6. *An.* (*An.*) *hyrcanus* Pallas, 1771

II. Подсемейство Culicinae

2. Род *Culiseta* Felt

1. Подрод *Allotheobaldia* Brolemann

1. *Cs.* (*All.*) *longiareolata* Macquart, 1838

2. Подрод *Culiseta* Felt

2. *Cs.* (*Cs.*) *alaskaensis* Ludlow, 1906
3. *Cs.* (*Cs.*) *annulata* Schrank, 1776
4. *Cs.* (*Cs.*) *bergrothi* Edwards, 1921
5. *Cs.* (*C.*) *morsitans* Theobald, 1901
6. *Cs.* (*C.*) *ochroptera* Peus, 1935

3. Род *Coquillettidia* Ficalbi

1. *Coq. richiardii* Ficalbi, 1889

4. Род *Ochlerotatus* Lynch Arribalzaga

1. *Oc. caspius* Pallas, 1771

2. *Oc. dorsalis* Meigen, 1830
3. *Oc. cantans* Meigen, 1818
4. *Oc. riparius* Dyar, Knab, 1907
5. *Oc. behningi* Martini, 1926
6. *Oc. excrucians* Walker, 1856
7. *Oc. euedes* Howard, Dyar, Knab, 1912
8. *Oc. annulipes* Meigen, 1830
9. *Oc. flavescens* Muller, 1764
10. *Oc. cyprius* Ludlow, 1920
11. *Oc. rusticus* Rossi, 1790
12. *Oc. subdiversus* Martini, 1929
13. *Oc. albescens* Edwards, 1921
14. *Oc. communis* De Geer, 1776
15. *Oc. pionips* Dyar, 1919
16. *Oc. punctor* Kirby, 1837
17. *Oc. hexodontus* Dyar, 1916
18. *Oc. sticticus* Meigen, 1838
19. *Oc. nigrinus* Eckstein, 1918
20. *Oc. diantaeus* Howard, Dyar, Knab, 1917
21. *Oc. intrudens* Dyar, 1919
22. *Oc. pullatus* Coquillett, 1904
23. *Oc. nigripes* Zetterstedt, 1838
24. *Oc. impiger* Walker, 1848
25. *Oc. cataphylla* Dyar, 1916
26. *Oc. leucomelas* Meigen, 1804
27. *Oc. montchadskyi* Dubitzky, 1968
28. *Oc. detritus* Haliday, 1833

5. Род *Aedes* Meigen

1. Подрод *Aedimorphus* Theobald

1. *Ae.* (*Aed.*) *vexans* Meigen, 1830

2. Подрод *Finlaya* Theobald

2. *Ae.* (*F.*) *geniculatus* Oliver, 1791

3. Подрод *Aedes* Meigen

3. *Ae.* (*Ae.*) *cinereus* Meigen, 1818

6. Род *Culex* Linnaeus

1. Подрод *Barraudius* Edwards

1. *Cx.* (*B.*) *modestus* Ficalbi, 1889

2. Подрод *Neoculex* Dyar

2. *Cx.* (*N.*) *territans* Walker, 1856
3. *Cx.* (*N.*) *martinii* Medschid, 1930

3. Подрод *Culex* Linnaeus

4. *Cx.* (*Cx.*) *torrentium* Martini, 1925
5. *Cx.* (*Cx.*) *pipiens* Linnaeus, 1758
Cx. p. pipiens Linnaeus, 1758
Cx. p. molestus Forskal, 1775

Авторы выражают благодарность коллегам – преподавателю Нижнетагильского государственного социально-педагогического университета О.М. Рощектаевой, зоологу фирмы «Растер» Т.И. Абазовой, аспиранту ИЭРиЖ УрО РАН В.Е. Полякову, которые помогали в сборе материала и частичной его обработке. Исследования поддержаны грантами РФФИ-Урал (02-04-96433), РФФИ 08-04-00297 и средствами программы Президиума РАН "Биоразнообразие и динамика генофондов."

Глава 1 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Кровососущих комаров мы собирали по общепринятым методикам (Павловский, 1935; Гуцевич и др., 1970; Расницын, 1974). Личинок фиксировали в спирте, имаго сохраняли на ватных слоях и в спирте. Использовали следующие определители: О.Н. Сазонова (1958, 1959), А.В. Гуцевич с соавт. (1970), А.В. Гуцевич и А.М. Дубицкий (1981), В.М. Глухова и Э.П. Нарчук (1999), Р.М. Горностаева и А.В. Данилов (1999).

Изучая зональные аспекты разнообразия кровососущих комаров Уральского региона для своего первого очерка о фауне и локальных сообществах Свердловской области и примыкающих к ней с севера и юга районов Урала и Ямала (Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2002), мы использовали собственные данные о комарах из окрестностей пос. Оус Ивдельского района, расположенного на северо-восточном краю Свердловской обл. (Некрасова, 1982, 1983, 1987), из окрестностей г. Карабаша на Южном Урале, а также из г. Екатеринбурга и его окрестностей. Анализировали и несколько списков комаров, которые были собраны в разных природных зонах Свердловской обл. (Зраенко и др., 1974; Пименова, 1989), около железной дороги Ивдель–Обь (Сюткина, Котельникова, 1965), в пригородах Нижнего Тагила (Некрасова и др., 2003б) и Свердловска (Сюткина, 1967; Пименова, 1989). Кроме того, мы принимали во внимание данные по фауне комаров Уральского региона, опубликованные другими зоологами (всего 53 списка), в том числе для Ямала, Приуралья и Зауралья, прикаспийских районов Западного Казахстана, а также сведения о числе видов комаров в 210 местах Евразии – от западных границ бывшего СССР до Западной Сибири (Алдабергенов, 2001; Зраенко и др., 1974; Кухарчук, 1981; Логиновский, 1974; Шарков и др., 1984; и др.). Данные для Полярного Урала рассматривали вместе с данными о комарах южной тундры и лесотундры Южного Ямала, расположенного в той же климатической области Субарктики, что и Полярный Урал.

Анализ распределения комаров по зонам и подзонам Урала (Некрасова, Вигоров, 2002) с учетом их экологических характе-

Таблица 1

Экологическая классификация кровососущих комаров Уральского региона

Полизональные	Интразональные	Лесные	Лесо-лесостепные
Oc. communis *Oc. cyprius* *Oc. dorsalis* *Oc. intrudens* *Oc. excrucians* *Oc. pionips* *Oc. pullatus* *Ae. vexans* *An. messeae* *Coq. richiardii*	Болотные: *Oc. punctor* *Cx. territans* Луговые, опушечные: *Oc. annulipes* *Oc. cataphylla* *Oc. euedes* *Oc. flavescens* *An. beklemishevi* *Cx. torrentium* Разные биотопы: *An. claviger* *An. hyrcanus* *Cs. annulata* *Cs. ochroptera* *Cx. p. pipiens*	*Oc. diantaeus* *Oc. hexodontus* (тундра–лес) *Oc. impiger* *Oc. nigrinus* *Oc. riparius* *Ae. geniculatus* *An. plumbeus* *Cs. alaskaensis* *Cs. bergrothi* *Cx. morsitans*	*Oc. albescens* *Oc. behningi* *Oc. cantans* *Oc. caspius* *Oc. leucomelas* *Oc. sticticus* *Oc. subdiversus* *Ae. cinereus* *Cs. longiareolata* *Cx. martinii*

ристик (Гуцевич и др., 1970; Сазонова, 1959) позволил нам выделить четыре экологические группы (табл. 1).

Выявив ряд закономерностей зональных изменений разнообразия кровососущих комаров на Урале (Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2002), для их детализации в дальнейшем мы на протяжении ряда лет, а в нескольких «модельных» экосистемах каждые 7–10 дней с весны до осени, отлавливали личинок и имаго кровососущих комаров в г. Екатеринбурге, окружающих его лесопарках, ближайших окрестностях и в других районах Свердловской области. Чтобы сравнить состав локальных фаун личинок и нападающих комаров, мы регулярно по определенному плану ловили их в разных местах Юго-Западного лесопарка, в Шарташском лесопарке к югу и востоку от оз. Шарташ, в заболоченном и суходольном лесах к югу от Верх-Исетского пруда (возле п-ова Большой Конный, оз. Здохня и на «Зеленом острове»), в Ботаническом саду УрО РАН, организованном в 1950-х годах на месте боен, большого поля и болота в пойме речки Черемшанки, протекавшей у южного края и городского выгона старого Екатеринбурга. Кроме того, регулярно брали выборки личинок и нападающих комаров в сосновых и березовых лесах в 35 км к югу от Екатеринбурга в окрестностях коллектив-

ного сада «Берендей», в сосновых лесах к северу от р. Сысерть и биостанции Уральского государственного университета, на горе Толстик близ станции Сагра, в лесах около пос. Широкая Речка и на берегах оз. Песчаное, в Калиновском, Шувакишском, Уктусском и Железнодорожном лесопарках, Парке им. Лесоводов России, в заболоченной пойме р. Исеть к югу от Екатеринбурга и пос. Нижнеисетский, а также в разных типах хвойных и смешанных лесов и преобразованных сельских ландшафтах из окрестностей дер. Талицы в 120 км к западу от Екатеринбурга между р. Бисерть и автострадой Екатеринбург–Пермь. Выборки комаров, пойманных на кладбищах, в дендрариях и парках, т. е. в преобразованных местах, оказавшихся внутри прежних (40–60 лет назад) границ г. Свердловска, при анализе географических закономерностей распространения комаров по Уралу мы не учитывали.

Чтобы получить более широкую картину зональных отличий фаун и сообществ кровососущих комаров Урала (считая Предуралье и Зауралье), в анализ также включили списки комаров Ямала, Башкортостана, Челябинской и Оренбургской областей, северо-восточного края Республики Коми, прилегающих к Уралу мест Западной Сибири – от г. Березово до Тобольского района Тюменской обл., и Западного Казахстана (Алдабергенов, 2001; Масалкина и др., 1983; Мирзаева и др., 1984; Митрофанова, Бельтюкова, 1977; Муканов, Шумихин, 1987; Николаева, 1980; Остроушко, 1980; Полякова, Патрушева, 1974; Степин, 2001; Федоров, 1951; Шарков и др., 1984).

Всего проанализировано 14 списков кровососущих комаров, обитающих в тундре и лесотундре Полярного Урала и Южного Ямала, 8 списков комаров северной тайги Свердловской обл., 43 коллекции комаров, пойманных в Свердловской обл. в лесах, соответствующих подзоне южной тайги, 13 списков комаров, пойманных в подзоне южной тайги в Челябинской обл. и Башкортостане, 7 списков комаров из сосново-березовых лесов Свердловской, Челябинской и Курганской областей, 9 списков комаров из лесостепных и степных мест Южного Урала (Челябинская и Оренбургская обл.) и 5 списков комаров из полупустынных и пустынных мест Южного Урала, а также прилегающих к нему мест Северного Казахстана. Отдельно мы проанализировали видовой и экологический состав 21 коллекции комаров, пойманных в сосновых лесах ближайших окрестностей Екатеринбурга в радиусе 50 км (глава 7), а также 35 выборок личи-

нок и взрослых комаров, нападающих на человека в Ильменском государственном заповеднике (глава 5).

Для характеристики фаун комаров пользовались количественными параметрами – индексами обилия, доминирования, встречаемости (Беклемишев, 1970). Сравнивая фауны комаров, мы применяли такие показатели, как число видов в ландшафтно-географических зонах и подзонах, индекс общности Жаккара, индекс видового разнообразия Макинтоша, относительное обилие вида и простые приемы сравнения частот встречаемости видов, сравнения полигонов распределений этих частот на компьютерных графиках (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992; Лебедева и др., 1999). Полученный биологический материал анализировали с помощью общепринятых статистических методов: оценивали межбиотопическую изменчивость распределения видов на исследуемой территории, применяя кластерный, регрессионный и непараметрические методы анализы, а также графические методы – для выявления особенностей разных сообществ комаров, сопряженности видов на преимагинальной стадии развития в водоемах, соответствия видов личинок комаров видам в сообществах имаго. Для сравнения выборок использовали *S*-метод Шеффе, *F*-критерий Фишера, критерий Краскелла–Уоллиса и другие.

Глава 2 КРОВОСОСУЩИЕ КОМАРЫ ГОРОДСКИХ ЭКОСИСТЕМ (НА ПРИМЕРЕ ЕКАТЕРИНБУРГА)

Антропогенное преобразование ландшафта сказывается на условиях существования насекомых. При этом могут происходить изменения в видовом составе и структуре сообществ. Это касается и кровососущих комаров. Их изучение в современных урбоценозах из-за эпидемиологической и аллергенной опасности очень важно, поскольку в нарушенных экосистемах и экотонах на границах городов возникают особые условия для функционирования и пополнения сообществ кровососущих комаров, для их контактов с людьми и обитающими в городе грызунами. Важно знать, насколько фауна кровососущих комаров города соответствует фауне окружающих город экосистем, каковы особенности городских сообществ комаров с точки зрения их разнообразия, структуры, устойчивости и болезнетворной опасности. С теоретических позиций интересно выяснить, в каких особенностях экологической структуры фауны и сообществ находит свое выражение процесс приспособления комаров к жизни в городе, применим ли к экотонным сообществам комаров, поглощаемых городом, закон Г.Ф. Хильми – растворение системы в чуждой среде, обеднение биоты в ее островных сгущениях, и какие это может иметь последствия.

Город Екатеринбург с населением 1,5 млн расположен в южной тайге Среднего Урала. Разрастаясь, город охватил своими границами Верх-Исетский завод, старинные поселки Уктус, Елизавет и Шарташ, построенные в 1930–1950 гг. заводские и жилые районы Уралмаша, в 1940–1950-е годы – Химмаша и Эльмаша, в 1960–1970-е годы – Юго-Западный, Сортировочный и другие районы. В 1930–1950 гг. протяженность его границ была вдвое меньше современных (не считая пригородной зоны), 36 % границ шло по заболоченным участкам Московского, Сухореченского и Шарташского торфяников, болотам возле Эльмаша, Центрального парка культуры и отдыха (ЦПКиО) и вдоль речки Черемшанки на юге города. В прочих местах город ограничивали кладбища, пустоши, огороды и выгоны. Теперь в пригородной зоне Екатеринбурга 57 % земельных угодий занято лесами

(сосновыми и сосново-березовыми), пройденными рубками не менее 2–3 раз, 19 % – болотами, 9 % – пашнями, 6,5 % – лугами (сенокосами и выгонами), 3 % – водоемами, 5 % – дорогами и населенными пунктами (Архипова, 1981). На северо-западе, северо-востоке, юго-востоке и западе города районы сплошной застройки примыкают к лесопаркам – благоустроенным лесам из спелого сосняка с примесью берез, осин, подлесочных и некоторых интродуцированных древесных и кустарниковых пород. Внутри города зеленую зону дополняет сеть парков, дендрариев и ботанических садов.

Личинки кровососущих комаров Екатеринбурга развиваются в понижениях вдоль дорожек лесопарков, в неглубоких гранитных карьерах, дренажных канавах, ваннах и бочках на садовых участках, на остатках торфяников и в сырых местах вблизи естественных и искусственных водоемов. Их можно найти в лужах, прудах, каналах и на заболоченных участках внутри города там, где 40–70 лет назад проходили его границы – на кладбищах, в Ботаническом саду, Дендропарке, ЦПКиО. Это дает возможность сравнить состав и структуру современных экотонных сообществ личинок комаров с сообществами тех мест, где экотоны существовали полвека тому назад. Свои данные мы сопоставили с 4 списками видов личинок кровососущих комаров из окрестностей Екатеринбурга, составленными в 1957–1964 гг. преподавателем Свердловского медицинского института зоологом К.А. Сюткиной и любезно переданными нам ее сестрой.

Состав и разнообразие сообществ комаров в местах прежних и новых экотонов изучали на 4000 определенных до вида личинках, отловленных в апреле–сентябре 2003 г. в 180 эфемерных и постоянных водоемах. Сообщества комаров из разных мест Екатеринбурга распределили на 12 групп, соответствующих двум типам экотонов: 40–70-летней давности (на месте старых границ города) и современным (в основном в лесопарках) за пределами районов сплошной застройки. На северном краю города это были Железнодорожный (в окрестностях Северо-Западного кладбища), Шувакишский и Калиновский лесопарки, на восточном – Шарташский лесопарк и Дендропарк вдоль ул. Первомайской, на южном – ЦПКиО, окрестности Нижнеисетска, Ботанический сад УрО РАН, на западном – Юго-Западный лесопарк, Парк методистской церкви на углу улиц Шаумяна и Ясная, Широкореченское кладбище и п-ов Большеконный Верх-Исетского пруда.

Таблица 2

Качественный и количественный видовой состав личинок комаров родов *Ochlerotatus* и *Aedes* в г. Екатеринбурге

№ п.п.	Вид	Относительная численность, %	Вид	Относительная численность, %
1	*Oc. flavescens*	18,63	11. *Oc. leucomelas*	1,71
2	*Oc. communis*	17,73	12. *Oc. euedes*	1,19
3	*Oc. punctor*	16,38	13. *Oc. cataphylla*	1,08
4	*Ae. cinereus*	13,08	14. *Oc. diantaeus*	0,98
5	*Oc. intrudens*	8,25	15. *Ae. vexans*	0,93
6	*Oc. cantans*	5,56	16. *Oc. cyprius*	0,67
7	*Oc. sticticus*	5,05	17. *Oc. riparius*	0,34
8	*Oc. excrucians*	3,0	18. *Oc. pullatus*	0,29
9	*Oc. impiger*	2,95	19. *Oc. hexodontus*	0,08
10	*Oc. dorsalis*	2,09		

Фауна личинок комаров Екатеринбурга. Всего в городе и его окрестностях в апреле–июне 2003 г. обнаружено 17 видов рода *Ochlerotatus* и 2 вида рода *Aedes* (табл. 2). Ближе к осени отловлены *Cx. pipiens*, *Cs. morsitans*, *An. messeae* и *An. claviger*, в 2004 г. в водоемах возле пос. Северка – *Cx. modestus* и *Coq. richiardii.*

Состав и структура фауны личинок кровососущих комаров в разных местах Екатеринбурга (табл. 3) отличаются от состава и структуры фауны комаров растительных подзон Свердловской области и г. Нижнего Тагила, расположенного в той же подзоне южной тайги, что и Екатеринбург. Почти 3/4 особей кровососущих комаров Свердловской области (по усредненным данным) принадлежат к 7 видам – *Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Oc. dorsalis*, *Ae. vexans*, *Oc. cyprius*, *Oc. pullatus* и *Oc. excrucians*, причем 5 из них являются на Урале полизональными видами. Их суммарное обилие составляет 55,8 % от всех комаров области. Относительное обилие других видов колеблется от 3,2–3,8 % (*Cs. alaskaensis*, *Oc. pionips*, *Oc. intrudens*) до 2,2 % и менее (*Oc. flavescens*, *An. messeae* + *An. beklemishevi*, *Cx. pipiens* и др.). В Екатеринбурге почти 3/4 личинок комаров представлены другим набором видов: *Oc. flavescens* (18,3 %), *Oc. communis* (17,8 %), *Oc. punctor* (16,4 %), *Ae. cinereus* (13,1 %), *Oc. intrudens* (8,3 %). На их долю вместе с двумя следующими по рангу видами (*Oc. cantans* – 5,6 % и *Oc. sticticus* – 5,1 %) приходится 85 % отловленных личинок. Комары *Culex* и *Anopheles* в этих и дальнейших расчетах не учтены ввиду избирательности их отлова и, следовательно, субъек-

Таблица 3

Видовой состав сообществ личинок кровососущих комаров в разных местах г. Екатеринбурга

№ п.п.	Вид	Место отлова*					
		1	2	3	4	5	6
1	*Ochlerotatus cantans*	29/5,79**	8/2,67	2/0,41	–	–	–
2	*Oc. cataphylla*	10/2,0	6/2,0	1/0,20	–	–	2/0,79
3	*Oc. communis.*	1/0,2	39/13,0	158/32,78	25/7,36	102/33,78	–
4	*Oc. cyprius*	1/0,2	1/0,33	–	–	–	24/9,41
5	*Oc. diantaeus.*	–	–	2/0,41	7/4,86	–	–
6	*Oc. dorsalis*	17/3,39	15/5,0	12/2,49	–	8/2,65	3/1,18
7	*Oc. euedes*	3/0,60	2/0,67	8/1,66	3/2,08	–	11/4,31
8	*Oc. excrucians*	20/3,99		6/1,25	15/10,42	–	45/17,65
9	*Oc. flavescens*	322/64,27	36/12,0	70/14,52	2/1,39	4/1,32	11/4,31
10	*Oc. hexodontus*	–	2/0,67	–	–	–	–
11	*Oc. impiger*	–	–	8/1,66	50/34,72	56/18,54	–
12	*Oc. intrudens*	16/3,19	14/4,66	57/11,83	6/4,17	3/0,99	1/0,39
13	*Oc. leucomelas*	10/3,0	11/3,66	4/0,83	1/0,69	–	–
14	*Oc. pullatus*	–	–	–	–	–	–
15	*Oc. punctor*	26/5,19	71/23,67	96/19,92	24/16,67	120/39,74	158/61,96
16	*Oc. riparius*	–	–	13/2,7	–	–	–
17	*Oc. sticticus*	18/3,59	2/0,67	17/3,53	4/2,78	–	–
18	*Aedes cinereus*	1/0,2	91/30,33	26/5,40	6/4,17	9/2,98	–
19	*Ae.vexans*	27/5,39	–	–	–	–	–
20	*Culiseta alaskaensis*	–	2/0,67	–	–	–	–
21	*Cs. morsitans*	–	–	2/0,41	1/0,69	–	–
Всего личинок, экз.		501	300	482	144	302	255
Число видов		14	13	15	11	7	8
Индекс разнообразия Макинтоша		0,362	0,604	0,582	0,607	0,472	0,369

№ п.п.	Вид	Место отлова*					
		7	8	9	10	11	12
1	*Ochlerotatus cantans*	37/5,99	1/0,20	–	8/9,76	125/55,07	5/1,37
2	*Oc. cataphylla*	–	1/0,20	1/0,88	3/3,66	–	18/4,95
3	*Oc. communis.*	28/4,53	251/51,44	11/9,65	7/8,53	–	64/17,58
4	*Oc. cyprius*	–	–	–	–	–	–
5	*Oc. diantaeus.*	28/4,53	1/0,20	–	–	–	–
6	*Oc. dorsalis*	–	–	1/0,88	1/1,22	–	24/6,60
7	*Oc. euedes*	9/1,46	4/0,82	–	–	6/2,64	–
8	*Oc. excrucians*	30/4,85	–	–	–	–	–

№ п.п.	Вид	Место отлова*					
		7	8	9	10	11	12
9	*Oc. flavescens*	87/14,08	17/3,48	18/15,79	17/20,73	44/19,38	93/25,55
10	*Oc. hexodontus*	–	–	–	/1,22	–	–
11	*Oc. impiger*	–	–	–	–	–	–
12	*Oc. intrudens*	29/4,69	131/26,85	16/14,03	16/19,51	29/12,78	1/0,27
13	*Oc. leucomelas*	1/0,16	1/0,20	–	2/2,44	4/1,76	32/8,79
14	*Oc. pullatus*	11/1,78	–	–	–	–	–
15	*Oc. punctor*	28/4,53	12/2,46	40/35,09	26/31,71	6/2,64	27/7,41
16	*Oc. riparius*	–	–	–	–	–	–
17	*Oc. sticticus*	90/14,56	65/13,33	–	–	–	–
18	*Aedes cinereus*	232/37,54	4/0,82	24/21,05	1/1,22	13/5,73	99/27,20
19	*Ae. vexans*	5/0,81	–	3/2,63	–	–	1/0,27
20	*Culiseta alaskaensis*	3/0,49	–	–	–	–	–
21	*Cs. morsitans*	–	–	–	–	–	–
Всего личинок, экз.		618	488	144	82	227	364
Число видов		13	11	8	10	7	10
Индекс разнообразия Макинтоша		0,579	0,422	0,583	0,620	0,426	0,596

*1 – Парк методистской церкви; 2 – Ботанический сад УрО РАН; 3 – Юго–Западный лесопарк; 4 – Широкореченское кладбище; 5 – п-ов Большеконный; 6 – Железнодорожный лесопарк; 7 – Шувакишский лесопарк; 8 – Калиновский лесопарк; 9 – Дендропарк на ул. Первомайской; 10 – Шарташский лесопарк; 11 – ЦПКиО; 12 – Нижнеисетск. В точках 1, 2, 4, 10, 12 отловлены также *Cx. pipiens*, 1, 2, 9, 12 – *An. messeae*, 12 – *An. claviger*, 3 – *Cs. alaskaensis*, 4 – *Cs. morsitans*.

**В числителе – абсолютное число личинок комаров, экз., в знаменателе – их относительное количество, %.

тивности оценок. В отличие от области в Екатеринбурге на первом месте по обилию (37,2 % всех личинок) находятся интразональные виды (*Oc. flavescens*, *Oc. punctor*, *Oc. euedes* и *Oc. cataphylla*), на втором (29,9 %) и третьем (28,34 %) – полизональные (*Oc. communis*, *Oc. intrudens*, *Oc. dorsalis*, *Oc. cyprius*, *Ae. vexans* и др.) и лесо-лесостепные (*Ae. cinereus*, *Oc. sticticus*, *Oc. cantans*, *Oc. leucomelas* и др.), на последнем (4,54 %) – лесные (*Oc. diantaeus*, *Oc. impiger*, *Oc. riparius* и др.). Доля интразональных видов соответствует суммарной доле болот, лугов и пашен в пригородной зоне Екатеринбурга (34,5 %), тогда как относительное обилие лесных комаров даже вместе с лесостепными непропорционально меньше, чем относительная площадь пригородных лесов. По данным К.А. Сюткиной (1967), в 1950–1960-х годах структура доминирования в сообществах кровососущих

комаров возле города отличалась от современной: более 92 % отловленных ею комаров тогда составляли (по убывающей) *Oc. punctor*, *Oc. communis*, *Ae. cinereus* и *Oc. cataphylla*.

Следует отметить, что от екатеринбургского списка отличается и перечень видов комаров г. Нижнего Тагила (Рощектаева, 2003), составленный по убыванию их численности: *Ae. cinereus*, *Oc. communis*, *Ae. vexans*, *Oc. punctor*, *Oc. excrucians*, *Oc. intrudens*, *Oc. cataphylla*, *Oc. pullatus* и *Oc. diantaeus*. Относительное обилие каждого вида превышает 5 %. Фаунистическое сходство комаров Екатеринбурга и Нижнего Тагила, основанных в одно время в южной тайге в 125 км друг от друга, невелико (индекс Жаккара равен 0,55). По качественному составу фауна комаров Екатеринбурга ближе к фауне южной тайги (ИЖ = 0,71), фауна Нижнего Тагила – к подзоне сосново-березовых лесов области (ИЖ = 0,56), а по количественному составу фауна комаров Нижнего Тагила ближе к фауне средней тайги; в ней больше бореальных видов (Некрасова и др., 2003в).

Таким образом, при сравнении фаун личинок кровососущих комаров Екатеринбурга, лесных подзон Свердловской области и расположенного в южной тайге г. Нижнего Тагила (Некрасова и др., 2003а, б) оказалось, что фауны двух городов, по-видимому, развивались разными путями, и это привело к разным результатам. Об этом свидетельствуют иная последовательность видов, выстроенных по относительному обилию, разный набор доминантов, неодинаковое соотношение комаров с разной экологической специализацией и разная картина сходства с фаунами лесных подзон. За этими структурными и фаунистическими особенностями могут скрываться различные экологические возможности городских сообществ комаров и разное потенциальное их медицинское значение. Необходимо отметить, что доминантный состав фауны кровососущих комаров в Екатеринбурге и в других городах России, например в Омске, Перми и Томске, весьма различается (Богданов, Юмаев, 2001; Кутузова, 1998; Симакова, Панкова, 1998).

Сравнив обилие личинок комаров (в % от всей выборки), мы выделили виды, более характерные для Екатеринбурга, чем для его окрестностей. К ним относятся *Oc. flavescens* (обилие его личинок в городе относится к обилию в лесопарках как 34,1:8,8 %, т. е. отличается в 3,9 раза), *Ae. cinereus* (15,14:11,73; 1,3 раза), *Oc. cantans* (11,1:2,02; 5,5), *Oc. dorsalis* (3,8:1,01; 3,75), *Oc. cata-*

phylla (2,32:0,3; 7,73), *Oc. leucomelas* (3,78:0,38; 7,9) и *Ae. vexans* (2,1:0,21; 9,8). Первый из них – крупный, медленно развивающийся в открытых луговых или пойменных водоемах (т. е. интразональный), галофильный, а в Сибири – эвригалинный комар. *Oc. cantans* и *Ae. cinereus* – мезотермофильные виды и более распространены в южной части лесной зоны Урала, а по нашей классификации (Некрасова, Вигоров, 2002) – это лесо-лесостепные виды. Сравнительно обильный в городе *Oc. dorsalis* – полизональный мезотермофил, а *Ae. vexans* – полизональный термофил. Почти одинакова и невелика в городе и лесопарке численность личинок *Cs. alaskaensis* (0,13:0,13) и *Oc. hexodontus* (0,13:0,04). На Урале эти виды широко распространены в лесной зоне, причем *Oc. hexodontus* более характерен даже для тундровой зоны.

В лесопарках у края города среди доминирующих видов (т. е. с обилием выше чем 5 % от всей выборки личинок численностью 2371 экз.) более многочисленны, чем внутри города, личинки полизональных комаров *Oc. communis* (24,08:7,67; различие в 3,15 раза) *Oc.excrucians* (3 раза) и *Oc. intrudens* (2,03 раза), интразонального болотного комара *Oc. punctor* (1,73 раза), обычного для лесной зоны *Oc. impiger* и лесо-лесостепного вида – *Oc. sticticus* (5,6 раза). Из малочисленных видов в лесопарках Екатеринбурга встречаются личинки типичных для лесной зоны комаров – *Oc. diantaeus*, *Oc. riparius* и *Cs. morsitans*, развивающегося на лугах и опушках *Oc. euedes*, а также полизональных комаров *Oc. pullatus* и *Oc. cyprius*; эти виды не найдены в водоемах центра города.

Встречаемость. По частотам встречаемости личинок в списках г. Екатеринбурга мы выделили три группы видов: 1) наиболее характерных для города; 2) с равной частотой отмечаемых в водоемах города и лесопарков; 3) чаще отмечаемых в лесопарках.

К первой группе отнесли комаров *Ae. vexans* (60:14,28; встречаемость различается в 4,2 раза), *Oc. cantans* (80:57,14 %; 1,4), *Oc. cataphylla* (80:57,14; 1,4), *Oc. dorsalis* (80:57,14; 1,4), *Oc. cyprius* (40:14,28; 2,8) и *Ae. cinereus* (100:85,71; 1,17). Ко второй группе отнесли *Oc. flavescens*, *Oc. intrudens* и *Oc. punctor* (каждый вид присутствует в 100 % списков), *Oc. communis* (100:85,7), *Cs. alaskaensis* и *Oc. hexodontus* (оба по 20:14,3 %). К ней, вероятно, принадлежит и *Oc. leucomelas* (80:71,4 %). В третью группу включили виды, личинок которых чаще ловили в лесопарках, – *Oc. excrucians*, *Oc. sticticus* и *Oc. euedes*, из найденных

только в лесопарках – *Oc. diantaeus*, *Oc. impiger*, *Cs. morsitans*, *Oc. pullatus* и *Oc. riparius*.

Различия экологических характеристик комаров в городе – термофильность, эвригалинность, нетребовательность к чистоте воды и освещенности водоемов, в которых развиваются личинки, находят свое выражение и в эвритопности. О ней мы косвенно судим по распределению насекомых по биотопам, а именно по изменчивости частоты их встречаемости. Эвритопность разных видов комаров мы оценивали в сообществах города и на окраине. Коэффициенты вариации (*CV*) межбиотопического обилия личинок на краях и внутри города сравнили на двумерном графике (рис. 1). Зависимость между величинами коэффициентов вариации, рассчитанная для 13 видов, оказалась линейной. Это значит, что условия развития личинок, выбираемые самками при откладке яиц, одинаково разнообразны на краю и внутри города. Вероятно, эвритопность у кровососущих комаров по мере роста города и охвата им водоемов, подходящих для комаров, не изменялась. По изменчивости обилия мы выделили три группы комаров:

1) обилие видов в выборках наименее изменчиво (*CV* от 67 до 126 %) – *Oc. punctor*, *Oc. flavescens*, *Oc. intrudens*, *Oc. communis* и *Ae. cinereus*;

2) средняя изменчивость относительного обилия (*CV* от 171 до 290 %) – *Oc. dorsalis*, *Oc. cantans*, *Oc. excrucians*, *Oc. cataphylla* и *Oc. euedes*;

3) наиболее изменчивые по обилию и присутствию в сообществах – (*CV* от 295 до 376 %) *Oc. sticticus*, *Oc. leucomelas* и *Ae. vexans*.

Только два вида первой группы (*Oc. flavescens* и *Ae. cinereus*), представляющие разные роды, вошли в состав городских комплексов, выделенных по обилию или встречаемости. Следовательно, такие ценотические характеристики, как относительное обилие и его изменчивость в локальном сообществе личинок, напрямую не связаны с формированием фаунистического комплекса видов комаров города.

Чтобы выяснить, как варьирует обилие видов в разных местах Екатеринбурга, мы разделили виды на группы по соотношению между средним обилием личинок в выборках и средним квадратичным отклонением (*S.D.* = σ) (см. рис. 4). Зависимость между этими величинами оказалась положительной и криволинейной. Среди комаров, обитающих на краях мегаполиса (новый экотон), три группы видов не совсем совпадают с группами, вы-

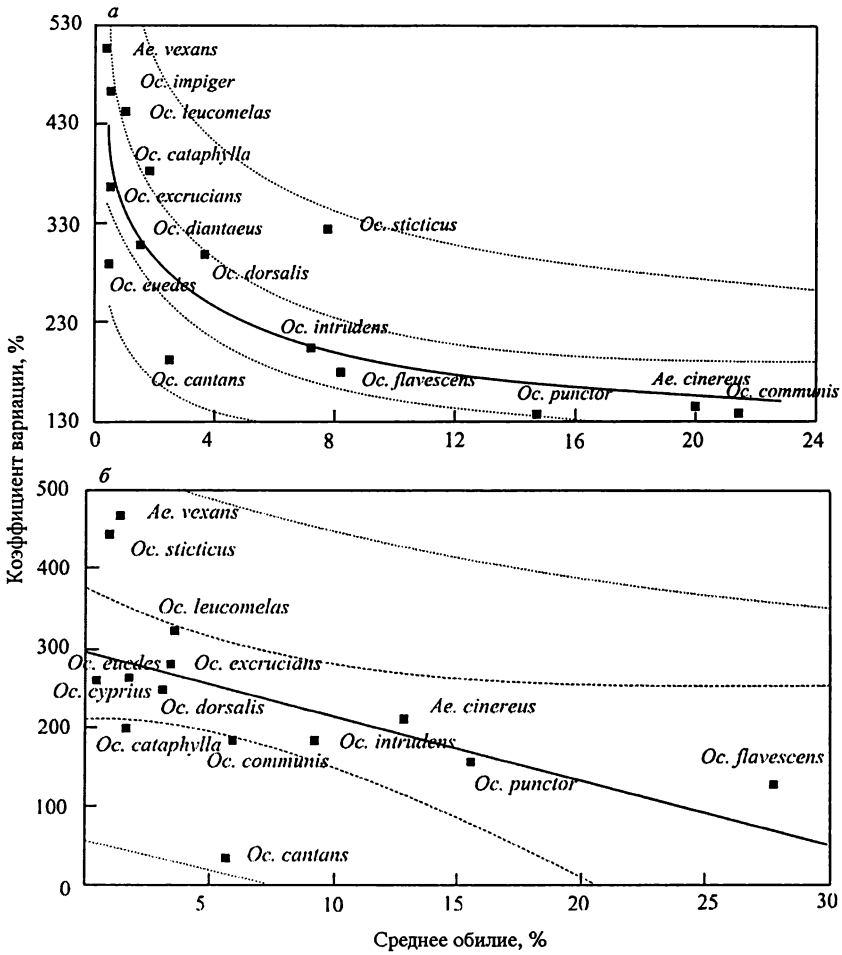

Рис. 1. Соотношение изменчивости и среднего обилия личинок комаров на окраине (*а*) и в центральных районах (*б*) Екатеринбурга

деленными по среднему обилию личинок (в % от всей выборки) или встречаемости вида в пробах:

1) обильные виды (среднее обилие от 24 до 38 %, *S.D.* = 24–34) – *Ae. cinereus*, *Oc. communis* и *Oc. punctor*;

2) средние значения обилия и стандарта распределения (13–18,7 %, *S.D.* = 19,9–32) – *Oc. flavescens*, *Oc. intrudens*, *Oc. dorsalis*, *Oc. excrucians* и *Oc. sticticus*;

3) малочисленные виды (0,76–5,33 %; *S.D.* = 3–13,8) – *Oc. cataphylla*, *Oc. leucomelas*, *Oc. cantans*, *Oc. diantaeus*, *Oc. cyprius*, *Oc. impiger*, *Ae. vexans* и *Oc. euedes*.

Среди комаров, пойманных там, где были старые границы города, т. е. в Ботаническом саду, Дендропарке, Парке методистской церкви, ЦПКиО, на кладбищах, в наиболее обильную группу попали *Oc. flavescens*, *Oc. punctor*, *Oc. cantans*, *Ae. cinereus*, в группу малочисленных видов – *Oc. intrudens*, *Oc. dorsalis*, *Oc. communis*, *Oc.excrucians*, *Oc. leucomelas*, *Ae. vexans*, *Oc. euedes* и *Oc. cataphylla*.

Комары *Oc. flavescens*, развивающиеся в городе, как бы поменяли ранг в сообществе личинок со второго на первый, а *Oc. cantans* – с третьего на второй. Не изменили ранга малочисленные виды *Oc. leucomelas*, *Oc. cataphylla* и *Oc. euedes*, переместились с первого места на второе комары *Ae. cinereus* и *Oc. punctor*, а с первого или второго на третье – *Oc. communis*, *Oc. intrudens, Oc. excrucians, Oc. dorsalis* и *Oc. sticticus*. Причины этих перемен ценотического значения видов могут быть разными и требуют дальнейшего изучения.

Имаго. Чтобы узнать, чем различаются фауны комаров в лесопарках Екатеринбурга и сосняках из окрестностей города, сравнивали сборы имаго, напавших на человека. Судя по встречаемости видов в списках (13 – из лесопарков, 9 – из сосняков), фауна комаров в лесопарках отличается от лесной фауны набором видов. К обычным и более часто, чем в сосняках, нападающим здесь комарам (23–77 % в списках) отнесли *Oc. cantans*, *Oc. intrudens*, *Coq. richiardii*, *Oc. behningi* и *Oc. euedes*, а из более редких (8–15,4 % списка) – *An. claviger*, *Cs. bergrothi* и *Cs. alaskaensis*. В загородных сосняках чаще, чем в лесопарках, нападали наиболее распространенные (54–100 % списков) комары *Oc. punctor*, *Oc. communis*, *Ae. cinereus*, *Oc. diantaeus*, *Oc. riparius* и *Ae. vexans*, а также редкие виды (9,1–27,3 % списков) – *Oc. cataphylla*, *Oc. leucomelas*, *Oc. flavescens*, *Oc. impiger*, *Oc. pionips* и *Oc. nigrinus*. Частота нахождения *Oc. excrucians* (77–82 %)

и *Oc. sticticus* (7,7–9,1 %) в разных местах лесопарков и сосняков не различалась. Из-за малочисленности большинства видов группы по обилию выделять труднее, чем по частотам встречаемости в выборках. Однако хорошо видно, что в сосняках заметно обильнее, чем в лесопарках, комары *Oc. punctor*, *Oc. communis* и *Oc. diantaeus*, т. е. виды весьма разной специализации (соответственно интразональный на Урале, полизональный и лесной виды). Выделяется группа видов, обилие которых хотя и невелико (5–18,4 %), но существенно больше в лесопарках, чем за городом: *Ae. cinereus*, *Oc. excrucians*, *Coq. richiardii*, *Oc. cantans* и *Ae. vexans*.

Итак, фауны кровососущих комаров сосняков из окрестностей Екатеринбурга и окружающих город лесопарков различаются по видовому составу, обилию и встречаемости видов. Различие видового, доминантного и экологического состава комаров хорошо видно также и при сравнении разных частей мегаполиса – на его внешних границах в лесопарках и на местах старых границ. Однако своеобразие этих фаун не отражается в структурных характеристиках сообществ. Так, соотношение числа видов и индексов Макинтоша в сообществах личинок комаров внутри Екатеринбурга мало отличается от сообществ из лесопарков и даже со старых окраин города (изучены К.А. Сюткиной в 1957–1964 гг.). Фаунистическое сходство объединенных списков видов при сравнении личинок комаров внутри Екатеринбурга и в лесопарках (ИЖ = 0,76), а имаго – в этих же лесопарках и загородных сосняках (ИЖ = 0,72) оказалось высоким. Тем не менее по экологическому составу комаров (Некрасова и др., 2004) видны признаки зрелых сообществ как на окраинах, так и внутри мегаполиса. При этом на окраинах города преобладают полизональные, а в местах, присоединенных к городу 40–60 лет назад, – интразональные виды. Как и для некоторых синантропных животных (Плешанова, 2005), это подчеркивает значение интразональные виды кровососущих комаров при формировании фаун крупных городов, а также свидетельствует о разных путях развития сообществ комаров, отличающихся от исходных соотношением видов разной специализации.

Разнообразие сообществ оценивали по двум параметрам – числу видов (ЧВ) личинок комаров и индексу Макинтоша (ИМ), характеризущему выравненность выборки, коллекции или сообщества по видовому обилию. Эти показатели рассматривали на

объединенных коллекциях личинок, отловленных в нескольких водоемах (лужах, канавах, болотцах и т. п.) города (см. табл. 3). Число видов комаров в таких коллекциях варьировало с 7 до 16, а индексы Макинтоша – с 0,36 до 0,62, т. е. выравненность даже объединенных выборок была не очень высокой. За исключением одновидовых выборок и осенних сообществ личинок, представленных только двумя видами кровососущих комаров – *An. messeae* и *Cx. pipiens*, в остальных выборках из эфемерных водоемов Екатеринбурга было всего от 2 до 10 видов. В апрельских и майских выборках среднее ЧВ было равно 4,62, и за один весенний месяц оно мало менялось (с 4,3 до 4,77). В июне среднее ЧВ (4,64) было ближе всего к среднему за 3 мес. Судя по коэффициенту вариации, изменчивость ЧВ в апреле и июне одинакова (51 %), а в мае – меньше (37 %). Для статистических распределений величин ЧВ характерны два (май и июнь) или три пика (апрель–июнь). В апреле и июне чаще встречаются сообщества, состоящие из 3 видов, а в мае, так же как и за весь период с апреля по июнь, – из 5 видов комаров. Судя по распределению ЧВ в объединенной (май–июнь) выборке, можно выделить четыре варианта сообществ: 4–6 (пик – 5), 2–4 (пик – 3), 6–8 (пик – 7) или 9–10 видов. Первым двум вариантам соответствует 52 % всех сообществ. Такие сообщества чаще попадаются весной.

Среднее арифметическое значение ИМ для сообществ отдельных водоемов было невелико и слегка уменьшалось с апреля к июню (с 0,44 до 0,32). Судя по величинам ИМ, наименьшее разнообразие отмечено в объединенных сообществах личинок на Западном кладбище и в Парке методистской церкви. Средней оказалась выравненность сообществ личинок комаров в Калиновском лесопарке, ЦПКиО, на торфяниках п-ова Большеконный у Верх-Исетского пруда, а самой высокой – в Дендропарке, Шувакишском и Юго-Западном лесопарках, в южных окрестностях пос. Нижне-Исетский, на Широкореченском кладбище, в Ботаническом саду УрО РАН и, особенно, в Шарташском лесопарке (см. табл. 3). Это означает, что у сообществ личинок комаров в центре города и лесопарках возможны разные уровни разнообразия, т. е., вероятно, разные пути его развития и поддержания.

Сравнивая структуру современных сообществ личинок с теми, которые обследовала К.А. Сюткина в 1957–1964 гг. в окрестностях города, мы обнаружили постоянство усредненной картины разнообразия сообществ в пространстве и во времени. В среднем для 11 экотонных сообществ на внешних границах со-

временного города ЧВ комаров равнялось 11, а средняя величина ИМ – 0,523 (от 0,369 в Железнодорожном лесопарке до 0,62 – в Шарташском). В пяти городских сообществах среднее ЧВ составило 11,2, а средняя величина ИМ – 0,517. В 1957–1964 гг. среднее для 4 сообществ личинок ЧВ было 11,25, а средняя величина ИМ – 0,45. Таким образом, несмотря на другую видовую и экологическую структуру, разнообразие объединенных сообществ личинок комаров в местах, где полвека назад был край города и поэтому они дольше подвергались антропогенному влиянию, оказалось не меньшим, чем в у сообществ на современных внешних границах Екатеринбурга.

Сравнение сообществ внутри города и в лесопарках показало, что существенное снижение разнообразия, например от Юго-Западного лесопарка (ИМ = 0,58) к Парку методистской церкви (ИМ = 0,36), иногда сопровождается небольшим уменьшением числа видов комаров (с 16 до 14). Аналогичное явление характерно для разнообразия сообществ личинок, изученных в Шарташском лесопарке и расположенном в 2,6–3 км от него Дендропарке по ул. Первомайской. Есть случаи, когда, например, сообщество в Ботаническом саду УрО РАН почти не отличается по разнообразию от сообществ личинок в расположенном неподалеку Юго-Западном лесопарке. Некоторые сообщества (с Западного и Широкореченского кладбищ) различаются по разнообразию настолько же, как и находящиеся вне города в Шувакишском и Калиновском лесопарках. Сообщества личинок комаров двух ботанических садов (Дендропарк и Ботанический сад УрО РАН), имея почти одинаковую выравненность, почти вдвое (8 < 15) различаются по числу видов. На трансектах, проведенных как через весь Екатеринбург с юго-запада на юго-восток, так и по южной половине города, закономерностей в изменении разнообразия сообществ личинок комаров мы не увидели. Выборки другой группы – из Шувакишского и Калиновского лесопарков, взятые на северо-западном и северо-восточном краях города в 5,6–5,9 км друг от друга, весьма различаются. Причем эти различия не обусловлены ориентацией районов по странам света, поскольку они проявились между сообществами личинок комаров как на северо-западном и юго-западном, так и на юго-восточном и восточном краях города.

Постоянство разнообразия во времени проявилось не только при сравнении его характеристик, усредненных для сообществ в лесопарках и внутри города, но и для разделенных вре-

менем сообществ личинок, отловленных в одних и тех же местах – на п-ове Большеконном. С 1957 по 2003 г. ЧВ комаров здесь почти не изменилось (с 8 до 7–9). Величина индекса Макинтоша, рассчитанного для сообществ личинок, увеличилась с 0,395 до 0,47, т. е. всего на 19 %. Следовательно, разнообразие личиночных сообществ комаров в этих заболоченных, покрытых угнетенным кустарничко-сфагновым сосняком местах к югу от Верх-Исетского пруда, не очень преобразованных даже садоводами, за 46 лет мало изменилось.

Среднее ЧВ кровососущих комаров в окрестностях города, рассчитанное по 4 спискам К.А. Сюткиной, в 1957–1964 гг. составляло 11,25, т. е. было таким же, как в современных сообществах города (11,2) и его окрестностях (11). Средняя величина ИМ составила 0,45. С того времени не изменились и пределы вариации ИМ сообществ (в 2003 г. лимиты значений индекса были от 0,37 в Железнодорожном лесопарке до 0,62 – в Шарташском, а в 1957–1964 гг. – от 0,32 до 0,58). В современных сообществах Екатеринбурга ЧВ варьирует больше (с 7 до 16, а вместе с *Anopheles* и *Culex* – от 8 до 17), чем в выборках К.А. Сюткиной (с 8 до 14). Тем не менее выравненность современных сообществ личинок комаров на окраинах города выше, чем 39–46 лет назад (индексы Макинтоша 0,523 > 0,45). Это могло стать следствием включения в растущий город более разнообразных биотопов, сукцессионных изменений наземных и водных сообществ, антропогенных преобразований окрестностей (возникновение полянок, копанок, канав и т. п.), большего разнообразия изученных нами мест по окраинам Екатеринбурга. Кроме того, данное явление может указывать и на некоторое повышение приспособленности комаров к условиям обитания в крупном городе, отражающееся в характеристиках структуры их сообществ.

Таким образом, «исторические» изменения разнообразия сообществ личинок кровососущих комаров, произошедшие с 1957–1964 гг. до 2003 г. и выявленные, в частности, при сравнении сообществ возле современных и прежних экотонов, по числу видов почти незаметны.

Экологический состав сообществ. Сообщества личинок комаров, изученные в лесопарках вне современных границ сплошной застройки Екатеринбурга, заметно отличаются по экологическому и доминантному составу от сообществ, находящихся приблизительно там, где 40–60 лет назад были окраины города. Из табл. 4 видно, что разнообразие сообществ личинок в лесо-

Таблица 4

Соотношение экологических групп личинок кровососущих комаров в разных районах Екатеринбурга, %

№ п.п.	Место отлова	Экологическая группа			
		Полизональные	Интразональные	Лесные	Лесо-лесостепные
1	Парк методистской церкви	12,37	72,06	–	15,57
2	Ботанический сад УрО РАН	23,0	38,34	1,33	37,33
3	Юго-Западный лесопарк	47,09	36,31	5,19	11,41
4	Широкореченское кладбище	21,53	20,14	40,28	18,05
5.	П-ов Большеконный	37,42	41,06	18,54	2,98
6	Железнодорожный лесопарк	10,98	71,37	–	17,65
7	Шувакишский лесопарк	11,81	20,06	5,02	63,11
8	Калиновский лесопарк	78,28	6,97	0,2	14,55
9	Дендропарк, ул. Первомайская	27,19	51,76	–	21,05
10	Шарташский лесопарк	29,27	56,1	1,22	13,41
11	ЦПКиО	12,77	24,67	–	62,56
12	Нижнеисетск	24,73	37,91	–	37,36

парках, оцениваемое по относительному обилию комаров полизональных видов, гораздо выше, чем среди сообществ внутри города. Среднее значение обилия у сообществ первого типа почти вдвое больше, чем у второго (37,8 > 17,92 % при лимитах 11,8–78,3 % и 11–27,2 % соответственно).

Большинство полизональных комаров в лесопарковых сообществах представлено личинками *Oc. communis* (26,2 % от всех комаров) и *Oc. intrudens* (10,2 %), а в сообществах города – *Oc. intrudens* (5,3 %), *Oc. communis* (4,9 %), *Oc. dorsalis* (2,3 %) и *Ae. vexans* (1,9 %). Диапазон, в котором варьирует общее обилие интразональных видов, в сообществах обоих типов почти один и тот же (7–56 и 18–72 %), но среднее обилие их личинок в 6 лесопарковых сообществах в 1,4 раза меньше, чем в 6 городских (33,2 < 46,1 %). Особенно велика доля интразональных видов в Дендрологическом парке (главным образом за счет *Oc. punctor* и *Oc. flavescens*), Железнодорожном лесопарке (за счет *Oc. punctor*) и Парке методистской церкви (за счет *Oc. flavescens*). Обилие лесо-лесостепных видов в сообществах личинок в лесопарках в среднем чуть меньше, чем внутри города (21,9 < 28,7 %), а диапазоны варьирования их обилия почти одинаковы. В каждом из этих двух типов сообществ комаров есть группа сообществ, одинаковых по составу (средняя доля лесо-лесостепных комаров в

них 11–18 %). Выделяются сообщества, где относительное обилие лесо-лесостепных видов в 2–6 раз больше. К ним относятся лесопарковые сообщества личинок близ оз. Шувакиш (главным образом за счет *Ae. cinereus* и *Oc. sticticus*) и в пойме р. Исеть на юг от пос. Нижнеисетск (за счет *Ae. cinereus* и *Oc. leucomelas*), а также городские сообщества в Ботаническом саду УрО РАН (за счет *Ae. cinereus*) и ЦПКиО (за счет *Oc. cantans*). Различия сообществ по доле лесных видов почти не выражены. В половине сообществ эти комары отсутствуют. Обилие лесных и тундро-лесных (*Oc. impiger*) комаров выше всего отмечается на п-ове Большой Конный (18,5 %) и Широкореченском кладбище (40,3 %), т. е. в довольно непохожих экосистемах.

Преобладание тех или иных адаптаций может отражать среду сообщества, а пропорции по-разному приспособленных видов – принципы его устройства. Чтобы получить сведения об этом, мы провели корреляционный анализ между долями видов разной специализации в 12 объединенных выборках личинок комаров. Ни в одном из сочетаний между видами достоверных связей между их относительным обилием найти не удалось. На уровне тенденции наметились лишь две отрицательные корреляции – между относительными обилиями полизональных и интразональных видов ($r = -0{,}43$; $p = 0{,}13$), а также полизональных и лесо-лесостепных ($r = -0{,}475$, $p = 0{,}12$).

Дифференциация сообществ комаров в городе проявляется по соотношению экологических групп, например между относительным обилием полизональных и интразональных видов. Большая часть личиночных сообществ, обитающих внутри города, состоит в основном из особей интразональных видов (от 25 до 73 %). В них комаров полизональных видов меньше (от 10 до 27 %), чем в сообществах, которые сохранили связь с лесопарками и другими неурбанизированными экосистемами. Например, относительно большой долей интразональных комаров отличаются сообщества, расположенные у болотистых краев Северо-Западного кладбища, возле и на превращенной в «собачью площадку» лужайки в Парке методистской церкви, а также в Дендропарке. Большая доля полизональных видов комаров характерна для сообществ личинок в Калиновском, Юго-Западном и Шарташском лесопарках, на п-ове Большеконный у Верх-Исетского пруда.

Результаты анализа экологического состава сообществ личинок комаров в мегаполисе указывают на существование раз-

ных путей формирования структуры сообществ и отличающихся от исходных сообществ пропорций видов с разной специализацией. У комаров родов *Ochlerotatus* и *Aedes* сообщества личинок функционируют в эфемерных водоемах, относительно просты по числу и набору видов. Тем не менее они похожи на зрелые многовидовые сообщества других животных и растений. При этом признаки высокого разнообразия, а также, вероятно, и устойчивости наблюдаются не только у экотонных сообществ вне мегаполиса, но и у некоторых сообществ внутри него – Дендропарк, Ботанический сад УрО РАН.

Итак, результаты изучения структуры сообществ личинок с помощью разных методик показывают, что разнообразие и выравненность сообществ кровососущих комаров внутри мегаполиса не меньше, чем у его внешних границ. При сравнении с выборками 1957–1964 гг. у них проявляется постоянство усредненной картины разнообразия в пространстве и во времени.

Известно (Клауснитцер, 1990; Wegner, 1982), что доля эврипотентных (эвритопных) видов разных таксонов в центре городов выше, чем на окраинах. Изучив распределение личинок комаров с разными экологическими возможностями в эфемерных водоемах Екатеринбурга, мы обнаружили, что в экотонных сообществах, т. е. там, где город соприкасается с лесопарками, торфяниками, пойменными пустошами и другими относительно дикими биотопами, как и в целом по Свердловской области, преобладают полизональные виды. Внутри города, в парках, ботанических садах и на кладбищах относительное обилие таких комаров меньше (10–26 %), но зато больше (от 25 до 73 %) обилие интразональных видов, обладающих более узкими экологическими возможностями. Это означает, что разделение экологических ниш по одному из главных измерений (пространственному) имеет место не только у отдельных сосуществующих видов, но также у групп экологически разных видов комаров.

Приведенные выше факты подчеркивают значение интразонального элемента как при формировании фаун ландшафтных подзон (Чернов, 1975), так и фаун крупных городов. Здесь мы видим проявление правила Крогеруса (R. Krogerus, 1932; цит. по: Розенберг и др., 1999) о доминировании специализированных видов в биотопах с экстремальными условиями. Напротив, в некоторых городах Европы, например в Варшаве, доля эврипотентных (эвритопных) видов кровососущих комаров выше, чем на окраинах (Клауснитцер, 1990; Wegner, 1982). Интересно, что в г.

Перми, который находится в подзоне южной тайги, как и Екатеринбург, из 17 видов комаров родов *Ochlerotatus* и *Aedes* доминируют полизональные – массовые комары *Oc. communis* (25–75 %), сосуществующие с ними малочисленные *Oc. dorsalis* и *Ae. vexans*, а также обильные лесо-лесостепные комары *Ae. cinereus* (21–25 %). Доля интразонального обитателя болот *Oc. punctor* в г. Перми составляет всего 2–6 % (Кутузова, 1992).

Из семи областей, расположенных на Урале, Пермская и Свердловская ближе всего по качественному составу фауны комаров (ИЖ = 0,81). Тем не менее разный экологический состав фауны кровососущих комаров в Екатеринбурге, Нижнем Тагиле и Перми, находящихся в подзоне южной тайги, свидетельствует о различных путях формирования структуры сообществ комаров, которые осуществлялись по мере роста этих крупных городов. Вероятно, можно говорить о поливариантности развития данной фауны в урбанизированных экосистемах. Выбору того или иного пути развития может благоприятствовать общее, относительно высокое разнообразие фаун комаров южной тайги, а также местные особенности фаун и локализация городов на территориях разных лесорастительных округов (см. главу 8; Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2002; Колесников и др., 1973).

Как мы покажем в главе 8, разнообразие комаров Урала в фаунистическом, таксономическом и экологическом отношениях упорядочено, а не калейдоскопично. Закономерности этого разнообразия достаточно ясно проявляются на уровне природных экосистем и локальных фаун. Поэтому растущие города Урала как бы погружены в неодинаковую среду. Они различаются источниками формирования городских сообществ комаров, возможностями их пополнения и репарации за счет фауны вмещающих эти города растительных, климатических и ландшафтных зон.

Локальные сообщества кровососущих комаров крупных городов России мало изучены, так как на этом уровне исследований необходим поиск определенных типов структуры и состава сообществ. На основании материала о распределении личинок комаров в 180 временных водоемах мы рассчитали частоты случаев совместного обитания личинок разных видов. Наиболее часто (10,4–13,4 % от 1173 случаев сосуществования комаров разных видов) вместе с представителями других видов обитают комары родов *Ochlerotatus* и *Aedes* – *Oc. punctor*, *Oc. flavescens*,

Oc. intrudens и *Ae. cinereus*, немного реже (5,4–8,2 %) – *Oc. cantans*, *Oc. communis*, *Oc. dorsalis*, *Oc. cataphylla*, *Oc. excrucians*, а еще реже (0,08–2,5 %) – малочисленные виды – *Oc. diantaeus*, *Oc. sticticus*, *Oc. cyprius*, *Oc. pullatus*, *Oc. riparius*, *Ae. vexans* и др. По относительным частотам встреч каждого вида с другими выделили 6 группировок:

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

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

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

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

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

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

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

Привлечение литературных данных по абиотическим условиям обитания комаров показало, что формирование таких группировок даже во временных водоемах может быть неслучайным. Отчасти это обусловлено тем, что в такие группировки подбираются комары со схожими требованиями к отдельным условиям, в которых развиваются личинки. Так, например, виды группировки «cinereus» способны переносить и предпочитают в среднем меньшую степень минерализации водоемов, более прогретую воду, чем личинки группировок «flavescens» и «punctor». По отношению к степени минерализации и pH воды межвидовая изменчивость комаров, входящих в группировки, в 2–5 раз боль-

ше, чем по отношению к температуре воды. У видов, входящих в группировки «flavescens» и «punctor», изменчивость некоторых реакций на абиотические факторы (по отношению к температуре воды) оказалась одинаковой.

Интересен сам факт существования таких группировок видов комаров. Он свидетельствует о разных типах структур, возникающих даже в эфемерных сообществах личинок во временных водоемах. Представляет интерес и другой вопрос – только ли условия большого города и эфемерных сообществ не допускают действия правила А. Монара (Розенберг и др., 1999) о представительстве рода в однородных условиях лишь одним видом, одновременно допуская сосуществование личинок комаров со схожими требованиями к условиям среды.

Доминант–субдоминант. Используя видовые признаки отношения личинок к абиотическим условиям среды, а также характеристики зональности, распространенности и обилия комаров на Урале (Некрасова, Вигоров, 2002), мы изучили соответствие этих признаков у доминанта и первого субдоминанта во временных сообществах Екатеринбурга (Некрасова и др., 2004, 2006). Оказалось, что с апреля к июню контраст между относительными обилиями доминанта и субдоминанта увеличивается с 34,3 до 53 %, причем это явление не обусловлено числом видов в сообществе комаров. В апрельских сообществах доминанты менее полизональны, чем субдоминанты, т. е. занимают на Урале на одну лесорастительную подзону меньше, а в мае, наоборот, они более полизональны. При анализе апрельских сообществ в 44 % случаев оптимумы распространения доминантов и субдоминантов по растительным подзонам Урала (т. е. максимумов их встреч в фаунистических списках) совпали. В 32 % случаев оптимум распространения доминантного вида комара располагался на Урале на одну-две подзоны южнее, чем у субдоминанта. С мая к июню уменьшается число случаев, когда оптимумом распространения доминанта и субдоминанта могла быть одна и та же подзона. В этот период среди доминантов увеличивалась доля более южных видов. В соответствии с этим у доминирующих комаров были в среднем выше, чем у субдоминантов, нижний и верхний температурные пределы развития личинок, нижнее и оптимальное значения предпочитаемой минерализации воды, больше выражена эвритермность. Знаки различий доминантов и субдоминантов по одним признакам не изменяются с апреля к июню (нижний температурный предел развития личинок) или с мая к

июню (максимум и пределы минерализованности воды, минимум и пределы pH). По другим признакам (оптимальная температура, минерализация, pH, диапазон температур) заметные в апреле различия между доминантами и субдоминантами исчезают в мае и возобновляются в июне.

Следовательно, группировки видов личинок комаров во временных водоемах Екатеринбурга образуются неслучайным образом. Факт их существования, вероятно, отражает как особенности местообитаний в мегаполисе, так и пока не изученные процессы формирования структуры в эфемерных сообществах. По-видимому, особенности этих структур влияют на общее разнообразие сообществ кровососущих комаров в городе.

Эпидемиологическое и аллергенное значение. Изучение разнообразия кровососущих комаров во времени и пространстве важно для оценки аллергенного и эпидемиологического потенциалов гнуса, а также выяснения причин устойчивости сообществ к неблагоприятным факторам среды и мерам борьбы. Виды комаров, докучающих жителям крупных городов Урала (*An. messeae*, *An. claviger*, *Cs. alaskaensis*, *Oc. dorsalis*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. cyprius*, *Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Oc. intrudens*, *Oc. cataphylla*, *Ae. cinereus*, *Ae. vexans*, *Cx. pipiens*), могут быть потенциальными переносчиками малярии, туляремии, клещевого энцефалита и ряда других инфекций. Это доказано в смежных с Уралом регионах, в том числе и Западной Сибири (Кухарчук, 1980). Очаги таких же зоонозов имеются в Свердловской области (Пономарев, 1974) и Екатеринбурге (Пименова, 1989, 1997; Пименова и др., 2002).

Из зарегистрированных нами в Екатеринбурге комаров 12 видов могут быть переносчиками возбудителей указанных выше заболеваний. Доля таких видов в разных районах города приведена в табл. 5 и на рис. 2. Мы не рассматриваем здесь вопрос о медицинском значении комаров *Cx. pipiens*, подвальные формы которых укореняются в городах Урала, по следующей причине. Кроме одного места в Екатеринбурге (Виз-бульвар), где среди нападающих на человека комаров было несколько особей *Cx. pipiens*, в наших выборках имаго, взятых в природе во многих местах Урала, этих комаров не было. По данным Н.А. Зраенко с соавт. (1974), они встречаются в разных природных зонах Свердловской области в очень небольшом количестве (около 2,5 %). Вопросы изменчивости и видовой идентичности этих комаров рассмотрены в главе 3.

Таблица 5

Характеристики сообществ личинок кровососущих комаров в разных местах г. Екатеринбурга

№ п.п.	Место отлова	Показатель*			
		1	2	3	4
1	Парк методистской церкви	14	*Oc. flavescens*	12,37/72,06	50
2	Ботанический сад УрО РАН	13	*Oc. punctor* *Ae. cinerens*	23,0/38,34	53,8
3	Юго-Западный лесопарк	15	*Oc. communis* *Oc. punctor*	47,09/36,31	33,3
4	Широкореченское кладбище	11	*Oc. communis* *Oc. punctor* *Oc. impiger*	21,53/20,14	36,4
5	П-ов Большеконный	7	*Oc.communis* *Oc. punctor* *Oc. impiger*	37,42/41,06	71,4
6	Железнодорожный лесопарк	8	*Oc. excrucians* *Oc. punctor*	10,98/71,37	50
7	Шувакишский лесопарк	13	*Ae. cinereus*	11,81/20,06	38,5
8	Калиновский лесопарк	11	*Oc. communis* *Oc. intrudens*	78,286,97	33,3
9	Дендропарк вдоль ул. Первомайской	8	*Oc. flavescens* *Oc. punctor* *Ae. cinereus*	27,19/51,76	75
10	Шарташский лесопарк	10	*Oc. flavescens* *Oc. punctor* *Oc. intrudens*	29,27/56,1	50
11	ЦПКиО	7	*Oc. cantans* *Oc. flavescens*	12,77/24,67	42,8
12	Окрестности Нижнеисетска	10	*Oc. flavescens* *Oc. communis* *Ae. cinereus*	24,73/37,91	90

* 1 – число видов; 2 – виды-эудоминанты (> 15 %); 3 – соотношение полизоналов и интразоналов (%); 4 – доля видов (%) – потенциальных переносчиков возбудителей болезней человека и животных.

Интересно, что поселения малярийных комаров имеются не только в отдаленных от города местах (пос. Северка и Палкино), но и в пределах Екатеринбурга: в северной части города – Калиновский лесопарк (Гордеев, Николаева, 1997), на востоке – оз. Шарташ, Дендропарк, на западе – Широкая Речка, на юге – Ботанический сад УрО РАН, возле Нижнеисетска и Плодово-ягодной станции на Уктусских горах. На расстоянии, которое могут преодолеть комары *An. messeae* и *An. claviger*, находятся многие жилые кварталы и важные объекты города. Процветающие поселения *An. messeae* мы ежегодно наблюдаем с июня по

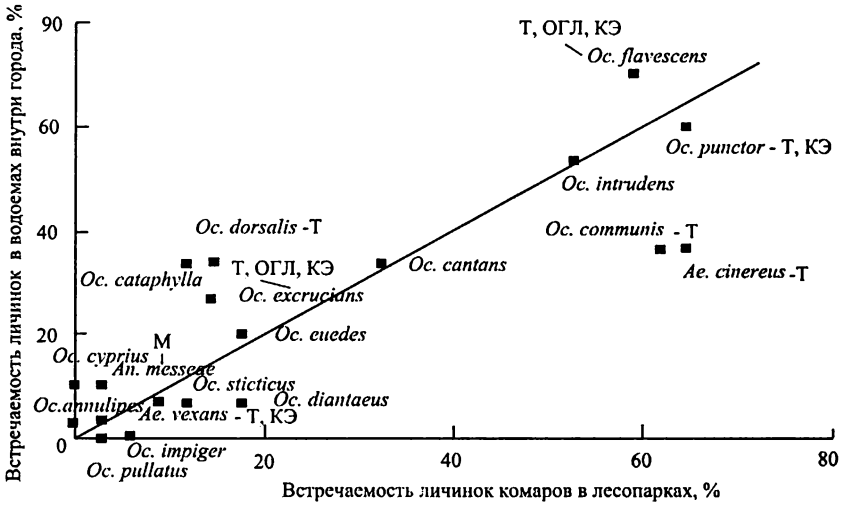

Рис. 2. Соотношение встречаемости личинок комаров в лесопарках и в центре Екатеринбурга.

Т – комары, известные как переносчики возбудителей туляремии, ОГЛ – омской геморрагической лихорадки, К – клещевого энцефалита, М – малярии

сентябрь в Парке методистской церкви вдоль улиц Шаумяна и Ясной. При дальности однократного перелета такой же, как у *An. maculipennis* (3 км и больше), им доступны центр и вся южная часть Екатеринбурга.

Глава 3 МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ *CULEX PIPIENS*

Изучение изменчивости разных систем признаков в гемипопуляциях (Беклемишев, 1970) кровососущих комаров представляет интерес в связи с тем, что личинки большинства видов комаров России обитают в эфемерных сообществах. Разнообразие, структура, принципы формирования и деятельности таких экосистем мало изучены. Накопление данных об изменчивости комаров желательно также из-за явных эколого-физиологических и экологических различий между видами *Ochlerotatus* и *Culex* (Некрасова, 1979, 1990, 1997б). Особенно важно оно в свете многочисленных дискуссий о таксономическом статусе, взаимодействии, происхождении, распространении в городах и причинах экологической пластичности видовых форм комаров комплекса *Culex pipiens* (Виноградова, 1997). Например, исследование генетической дифференциации популяций *Cx. p. pipiens*, *Cx. p. molestus* и *Cx. torrentium* в разных местах Западной Сибири и Республики Казахстан по результатам RAPD-анализа показало (Сибатаев, 2007), что все изученные выборки разделяются на три отчетливых кластера. Генетические расстояния между первыми двумя видовыми формами комаров оказались ненамного меньше, чем между ними и видом *Cx. torrentium*.

Исследования индивидуальной изменчивости кровососущих комаров могут дать сведения о приспособительном значении и последствиях изменений насекомых под влиянием различных факторов среды.

В биологии *Cx. pipiens*, обитающего преимущественно в зоне умеренного климата, интразонального, преимущественно орнитофильного и немногочисленного на Урале комара, очень много неясного. Неизвестно происхождение комплекса адаптаций, вследствие которых городские подвальные колонии комаров круглый год докучают горожанам. Разноречивы суждения о таксономическом статусе форм этого политипического вида (виды-двойники? экотипы? подвиды? формы?). Мало изучены ресурс и факторы фенотипической изменчивости вида, ее особенности на разных стадиях развития и в пределах ареала вида, в естествен-

ных и городских условиях. Детальное исследование изменчивости личинок и имаго комара *Culex lutescens* (прежнее название *Cx. pipiens*) по довольно большому набору признаков выполнено А.И. Зуйтиным (1923) на Северо-Западе России в Петергофе.

Мы изучали морфологическую изменчивость личинок и взрослых комаров *Cx. pipiens*, подвальные поселения которых создают серьезную проблему для горожан. Были поставлены следующие задачи: оценить морфологическое разнообразие комаров *Cx. p. pipiens* в разных местах Свердловской области; выявить, насколько эти комары различаются в мегаполисе и вне его; сравнить величину различий между выборками комаров, разделенными во времени и пространстве.

Личинок *Cx. p. pipiens* отбирали из одновидовых поселений в разнообразных искусственных и естественных водоемах Урала. Часть личинок IV стадии развития фиксировали в этаноле сразу, из других выплаживали взрослых комаров. Взяли 9 выборок: 1 – колея дороги у пос. Оус Ивдельского р-на, северная тайга, 450 км от Екатеринбурга (сбор 1975 г.); 2 – ванна в коллективном саду «Берендей» к северу от пос. Мраморский, 35 км от Екатеринбурга, сентябрь 2003 г.; 3 – там же, июль 2004 г.; 4 – пруд в дер. Талица Нижнесергинского р-на, 120 км от Екатеринбурга, 2003 г.; 5 – ванна во дворе этой деревни, 2003 г.; 6 – ванна на даче УрО РАН в сосняке к западу от оз. Шарташ, июль 2003 г.; 7 – там же, июль 2004 г.; 8 – углубления в бетонных основаниях для столбов на ул. Островского вблизи ИЭРиЖ УрО РАН, 2003 г.; 9 – бетонный водоем для сбора дождевой воды у стены церкви в Парке методистской церкви по ул. Шаумяна, 2003 г. Личинки комаров *Cx. p. molestus* были собраны в большом количестве в марте 2005 г. в подвале одного учреждения на Уралмаше. С помощью МБС (при увеличении объектива 4× и окуляра 8×) с каждой личинки брали 6 промеров (см. табл. 6), затем определяли сифональный индекс (отношение длины сифона к его ширине), которым пользуются при диагностике форм комара *Cx. pipiens*.

Для изучения морфологической изменчивости из личинок, пойманных в июле 2003 г. в искусственных водоемах (ваннах, бочках, бетонных бассейнах и в углублениях в основаниях для столбов) в лаборатории выплаживали взрослых комаров *Cx. p. pipiens*. Размеры обоих крыльев заспиртованных комаров (136 самцов и 150 самок из 5 выборок), оторванных и помещенных между предметными стеклами, а также длину хоботка, бедер передней и задней конечностей измерял один исследователь

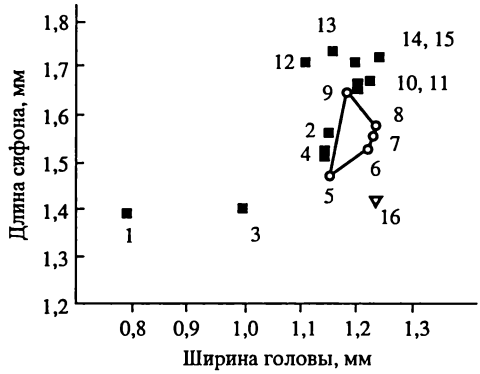

Рис. 3. Соотношение средних значений ширины головы и длины сифона личинок IV стадии у географически и экологически разных выборок *Culex pipiens*:
1, 2 – сад «Берендей», 2003 и 2004 гг.; 3 – ул. Островского, 2003 г.; 4 – Петергоф (Зуйтин, 1923); 5 – ст. Таватуй (Николаева и др., 2004); 6 – 49-й км (те же); 7 – Шарташ (те же); 8 – ст. Аять (те же); 9 – ст. Перегон (те же); 10 – Германия (Stadmann, 1986); 11, 12 – д. Талица, 2003 г., ванна и пруд; 13 – Оус, Ивдельский р-н, 1975 г.; 14, 15 – Шарташ, ванна, 2003 и 2004 гг.; 16 – Екатеринбург, подвал, 2005 г., *Cx. pipiens molestus*

с помощью окуляр-микрометра на микроскопе МБС (окуляр – 8×, объектив – 2×). Для сравнения сообщества комаров по изменчивости и корреляциям между признаками взяли 3 выборки из Екатеринбурга (на дачах в сосняке близ оз. Шарташ, в Парке методистской церкви вдоль ул. Шаумяна, на ул. Островского), а две – на расстоянии 120 км к западу (дер. Талица Нижнесергинского района, сельскохозяйственный ландшафт на месте темнохвойных лесов) и 140 км к северу от Екатеринбурга (сады «Остановка 337 км», что за г. Нижний Тагил).

Личинки. На рис. 3 показано, как соотносятся для каждой выборки средние значения ширины головы и длины дыхательной трубки у личинок *Cx. p. pipiens*. На севере (пос. Оус) и западе (дер. Талица) Свердловской области и в г. Екатеринбурге (оз. Шарташ) они близки. Некоторые поселения комаров оказались морфологически схожими в разные годы (около оз. Шарташ), другие, например в саду «Берендей», различались во времени. Влияют и условия обитания личинок – пруд и ванна дер. Талица. Видно, насколько разнообразны личинки комаров в г. Екатеринбурге (ул. Островского и Шарташ). Размеры личинок комаров *Cx. p. pipiens*, взятых из других водоемов Екатеринбурга и его окрестностей (Николаева и др., 2004), соответствуют размерам комаров некоторых наших выборок, но на корреляционном поле (см. рис. 3), варьируют только на небольшом его участке. Более того, координаты очень удаленных друг от друга выборок комаров, взятых в Петергофе (Зуйтин, 1923), в северной тайге (Оус, 1975 г.) и на Среднем Урале (Шарташ, 2003 г.; дер. Талица, пруд), на графике оказались близки. Следовательно, причина морфологического разнообразия у личинок *Cx. p.*

pipiens кроется не в географии – в каких-либо местных факторах неизвестной природы, которые могли бы действовать на таких территориях, а главным образом в условиях развития комаров (пруд или ванна), в условиях года (выборки «Берендей» в 2003 и 2004 гг.) и других обстоятельствах, роль которых пока не ясна.

Полученная картина морфологического разнообразия личинок *Cx. p. pipiens*, вероятно, неполностью отражает общее морфологическое разнообразие данного вида. Однако, судя по размерам комаров из отдаленных мест и экосистем разного типа, можно предположить, что мы имеем приблизительно верное представление о пределах и направлении, в которых варьируют пропорции частей тела личинок у этого вида комара.

На основании данных Е.Б. Виноградовой (1997) мы рассмотрели распределение 205 средних показателей сифонального индекса, который используют в качестве диагностического признака для различения подвидов и экотипов *Cx. pipiens*. Почти в 1/3 выборок параметры этих комаров соответствуют параметрам «подвальных» городских комаров *Cx. p. molestus*, т. е. сифональный индекс у них < 4,5. В наших выборках (табл. 6) средний сифональный индекс у личинок *Cx. p. pipiens* варьировал в пределах 4,98–5,74, а у нескольких личинок он был даже меньше, чем 4,5. У комаров с севера (пос. Оус) он мало отличался от индекса комаров, отловленных на западе Свердловской области (дер. Талица; табл. 6), которые имели самую длинную дыхательную трубку.

Изменчивость изученных признаков личинок. Индивидуальная изменчивость ширины головы личинок почти во всех выборках невелика (*CV* = 3–5,5 %, см. табл. 6), и только у комаров с ул. Островского она больше (*CV* = 7 %). Выборки комаров значительно различались по изменчивости длины головы (*CV* = 5,7–10,7 %), еще больше – по изменчивости длины груди (*CV* = 7,8–19,3 %). В смежные годы сохранялся уровень изменчивости размеров личинок в районе Шарташа. Из табл. 6 видно, что ряд выборок по этому показателю не различался (Шарташ – Талица, Оус – «Берендей», 2004 г., дер. Талица, пруд – ул. Островского). На индивидуальную изменчивость заметно повлияли условия развития личинок: например, у личинок из пруда дер. Талица коэффициент вариации длины груди оказался в 2 раза больше, чем из ванны на деревенском дворе.

После расчетов коэффициентов корреляции Спирмена оказалось, что структура связей между одними признаками стабильна (ширина головы – ширина груди, ширина груди – длина сифо-

Таблица 6

Размеры личинок IV стадии комаров *Cx. p. pipiens* (в окуляр-микрометрах), отловленных в разных местах Свердловской области и г. Екатеринбурга (Вигоров, Рощектаева, 2005)

№ п.п.	Выборка	Голова		Грудь		Сифон		Сифональный индекс
		Длина	Ширина	Длина	Ширина	Длина	Ширина	
1	Пос. Оус, 1975 г. (*n* = 25 экз.)							
	M±*m*	34,72±0,63	46,64±0,49	49,48±1,35	61,12±1,37	69,58±0,95	12,14±0,15	5,74±0,077
	σ	3,16	2,64	6,75	6,84	4,77	0,73	0,383
	CV, %	9,10	5,66	13,64	11,19	6,86	6,01	6,67
	lim							4,92–6,46
2	Сад «Берендей», 2003 г. (*n* = 24 экз.)							
	M±*m*	32,04±0,70	42,98±0,471	40,62±1,316	53,62±1,696	55,58±0,829	11,25±0,25	5,01±0,151
	σ	3,432	2,305	6,446	8,308	4,064	1,225	0,741
	CV, %	10,71	5,36	15,87	15,49	7,31	10,89	14,79
	lim							3,42–6,13
3	Сад «Берендей», 2004 г. (*n* = 30 экз.)							
	M±*m*	34,77±0,36	46,45±0,35	48,07±1,15	60,23±1,16	63,50±0,57	12,39±0,16	5,14±0,067
	σ	1,99	1,94	6,29	6,38	3,11	0,877	0,368
	CV, %	5,72	4,18	13,08	10,60	4,90	7,08	7,16
	lim							4,4–6,09
4	Дер. Талица, 2004 г., пруд (*n* = 24 экз.)							
	M±*m*	35,73±0,626	46,40±0,484	45,54±1,72	58,38±2,138	69,35±1,08	11,67±0,175	5,96±0,099
	σ	3,068	2,373	8,418	10,475	5,29	0,855	0,484
	CV, %	8,59	5,11	18,48	17,94	7,63	7,33	8,12
	lim							4,82–6,9

Окончание табл. 6

№ п.п.	Выборка	Голова		Грудь		Сифон		Сифональный индекс
		Длина	Ширина	Длина	Ширина	Длина	Ширина	
5	Дер. Талица, 2004 г., ванна (n = 30 экз.)							
	$M \pm m$	34,60±0,38	47,35±0,415	54,67±0,90	72,03±0,76	66,08±0,83	13,28±0,12	4,98±0,067
	σ	2,11	2,27	4,95	4,19	4,53	0,68	0,369
	CV, %	6,10	4,79	9,05	5,82	6,86	5,12	7,41
	lim							4,23–5,76
6	Шарташ, 2003 г. (n = 25 экз.)							
	$M \pm m$	35,50±0,48	49,16±0,40	44,56±0,69	58,19±0,76	68,84±0,073	12,86±0,121	5,36±0,047
	σ	2,42	1,98	3,48	3,82	3,63	0,604	0,237
	CV, %	6,82	4,03	7,81	6,56	5,27	4,70	4,42
	lim							4,8–5,92
7	Шарташ, 2004 г. (n = 20 экз.)							
	$M \pm m$	35,65±0,64	47,75±0,41	55,20±0,97	69,55±1,12	68,12±0,68	12,40±0,12	5,50±0,074
	σ	2,87	1,82	4,36	5,02	3,06	0,55	0,330
	CV, %	8,05	3,81	7,90	7,22	4,49	4,44	6,0
	lim							4,69–6,0
8	Ул. Островского, 2003 г. (n = 29 экз.)							
	$M \pm m$	33,41±0,62	43,34±0,57	52,0±1,90	62,0±1,09	59,34±1,13	11,51±0,166	5,15±0,115
	σ	3,22	3,10	10,04	5,75	6,07	0,894	0,618
	CV, %	9,64	7,15	19,31	9,27	10,23	7,77	11,99
	lim							3,75–6,6
9	ПМЦ, 2003 г. (n = 24 экз.)							
	$M \pm m$	32,69±0,394	45,62±0,420	51,08±1,224	64,08±0,754	59,17±0,943	11,82±0,146	4,98±0,106
	σ	1,932	2,060	5,999	3,693	4,621	0,685	0,499
	CV, %	5,91	4,52	11,74	5,76	7,81	5,80	10,0
	lim							4,21–5,9

на), а между другими меняется от выборки к выборке. Следовательно, ресурс морфологического разнообразия этого вида комара и различия его поселений можно выявлять и таким способом. Длина сифона, которую используют в расчетах сифонального индекса для диагностики экзонатропных и «подвальных» форм комара, зависит от роста личинки, а значит, от многих влияющих на скорость роста факторов.

Имаго. О размерах взрослых комаров можно судить по длине их крыла, хоботка, бедра конечностей. Чтобы оценить морфологическое разнообразие комаров *Cx. p. pipiens*, мы отловили личинок в искусственных водоемах (в ваннах и бочках в саду, в небольшом бассейне для дождевой воды у церкви и т. п.), а имаго из них получили в лабораторных условиях. Измеренные нами самцы *Cx. p. pipiens* были мельче самок во всех 5 выборках (табл. 7).

Крупнее всего были комары из района Шарташа (см. табл. 7), немного мельче – из Парка методистской церкви и садов к северу от Нижнего Тагила. Самыми мелкими оказались комары с южной части города (ул. Островского), а с запада Свердловской обл. (дер. Талица) – среднего размера. Средняя длина правого крыла самок, личинок которых наловили в окрестностях оз. Шарташ, в садах у остановки «337 км», Парке методистской церкви, дер. Талица и на ул. Островского составила соответственно: 4,49; 4,43; 4,2; 3,95 и 3,4 мм, а у самцов – 3,92; 3,71; 3,63; 3,37 и 2,93 мм. Одинаковый порядок расположения выборок мы выявили и по другим признакам самцов и самок, однако по ширине крыльев диапазон различий между выборками был меньше. При кластерном анализе (использован метод средней связи) по 3 (длины хоботка, бедер передней и задней конечностей) и 4 (длина и ширина левого и правого крыльев) признакам расположение выборок несколько различалось. Анализ по признакам крыльев (особенно у самок) наиболее четко выявил иерархическую структуру кластеров. Выборка комаров с ул. Островского, где условия для развития личинок были самыми жесткими, оказалась обособленной на всех дендрограммах.

Судя по коэффициентам вариации (*CV*, %), **индивидуальная изменчивость** размеров самок и самцов была выше в выборке с ул. Островского, у комаров из окрестностей Нижнего Тагила для большинства размеров она оказалась меньше. У самок с ул. Островского сильнее была выражена изменчивость длины бедра задней конечности (*CV* = 5,71 %) и крыла (*CV* = 5,02 %). По длине бедра передней конечности три городские выборки самок не разли-

Таблица 7

Размеры взрослых комаров *Cx. p. pipiens* (в окуляр-микрометрах) из разных выборок Свердловской области (июль 2003 г.)

№ п.п.	Выборка	1*	2	3	4	5	6	7
				Самки				
1	Шарташ, г. Екатеринбург							
	M±*m*	48,07±0,291	46,73±0,386	51,33±0,353	89,72±0,308	26,57±0,119	90,03±0,283	26,25±0,164
	σ	1,596	2,116	1,936	1,661	0,653	1,553	0,898
	CV, %	3,32	4,53	3,77	1,85	2,46	1,72	3,42
	n, экз.	30	30	30	29	30	30	30
2	ПМЦ, г. Екатеринбург							
	M±*m*	46,67±0,323	43,57±0,364	47,30±0,318	84,09±0,553	25,18±0,203	84,10±0,553	25,27±0,213
	σ	1,768	1,994	1,745	2,976	1,110	3,030	1,165
	CV, %	3,79	4,58	3,69	3,54	4,41	3,60	4,61
	n, экз.	30	30	30	29	30	30	30
3	Ул. Островского, г. Екатеринбург							
	M±*m*	37,36±0,293	34,90±0,301	37,07±0,386	68,27±0,626	20,13±0,174	68,23±0,642	20,15±0,168
	σ	1,608	1,647	2,116	3,431	0,955	3,515	0,920
	CV, %	4,30	4,73	5,71	5,02	4,74	5,15	4,57
	n, экз.	30	30	30	30	30	30	30
4	Дер. Талица							
	M±*m*	43,20±0,222	39,80±0,211	42,37±0,212	78,96±0,313	22,98±0,141	78,82±0,276	23,02±0,130
	σ	1,215	1,157	1,159	1,629	0,771	1,511	0,713
	CV, %	2,81	2,91	2,74	2,60	3,35	1,92	3,10
	n, экз.	30	30	30	27	30	30	30
5	Н. Тагил							
	M±*m*	46,70±0,187	45,20±0,216	47,73±0,325	88,55±0,331	25,62±0,126	88,58±0,335	25,80±0,141
	σ	1,022	1,186	1,780	1,812	0,691	1,943	0,772
	CV, %	2,19	2,62	3,73	2,05	2,70	2,19	2,99
	n, экз.	30	30	30	30	30	30	30

	Самцы							
1	Шарташ, г. Екатеринбург							
	M±*m*	52,07±0,249	42,57±0,361	46,40±0,364	78,67±0,410	20,73±0,187	78,71±0,446	20,38±0,191
	σ	1,363	1,977	1,993	2,245	1,023	2,399	1,048
	CV, %	2,62	4,64	4,30	2,85	4,93	3,05	5,14
	n, экз.	30	30	30	30	30	29	30
2	ПМЦ, г. Екатеринбург							
	M±*m*	48,76±0,270	39,75±0,311	41,14±0,336	72,42±0,425	19,85±0,159	72,58±0,428	19,63±0,173
	σ	1,455	1,647	1,807	2,327	0,872	2,345	0,946
	CV, %	2,98	4,14	4,39	3,21	4,39	3,23	4,82
	n, экз.	29	28	29	30	30	30	30
3	Ул. Островского, г. Екатеринбург							
	M±*m*	39,37±0,320	32,13±0,274	33,53±0,334	58,72±0,525	15,92±0,294	58,55±0,487	16,10±0,285
	σ	1,751	1,502	1,833	2,876	1,614	2,576	1,537
	CV, %	4,45	4,67	5,12	4,90	10,14	4,40	9,55
	n, экз.	30	30	30	30	30	28	29
4	Дер. Талица							
	M±*m*	45,73±0,239	36,87±0,302	38,60±0,294	67,24±0,332	17,95±0,105	67,45±0,282	17,93±0,101
	σ	1,311	1,655	1,610	1,786	0,577	1,493	0,553
	CV, %	2,87	4,49	4,17	2,66	3,21	2,21	3,08
	n, экз.	30	30	30	29	30	28	30
5	Н. Тагил							
	M±*m*	49,12±0,319	40,20±0,405	42,64±0,256	74,25±0,459	20,37±0,172	74,18±0,422	20,32±0,191
	σ	1,317	1,567	1,057	1,835	0,667	1,740	0,789
	CV, %	2,68	3,90	2,48	2,47	3,28	2,35	3,88
	n, экз.	17	15	17	16	15	17	17

* 1 – длина хоботка; 2 – длина бедра передней конечности; 3 – длина бедра задней конечности; 4 – длина левого крыла; 5 – ширина левого крыла; 6 – длина правого крыла; 7 – ширина правого крыла.

чались (CV = 4,53–4,73 %), но уровень изменчивости был больше, чем у комаров из других мест области (CV = 2,62–2,91 %). Выборки самцов больше всего различались по длине и ширине крыла (CV = 3,2 % в дер. Талица и 10,1 % – на ул. Островского), а также длине хоботка, но почти не различались по длине бедра передней конечности (CV = 3,9–4,67 %). В результате кластерного анализа значений коэффициентов вариации (особенно размеров хоботка и бедер самцов и самок) была подтверждена обособленность по уровням морфологической изменчивости выборок с ул. Островского (где изменчивость размеров комаров максимальная) и из окрестностей Нижнего Тагила.

Дополнительные характеристики выборок *Cx. p. pipiens* мы получили, определив корреляции между размерами комаров (табл. 8).

Для каждой выборки (отдельно по самцам и самкам) рассчитали также ранговые коэффициенты корреляции Спирмена, устойчивые к характеру распределения признаков. Сопоставив полученные данные, мы обнаружили, что частота найденных связей ($p < 0,05$) по отношению ко всем возможным связям признаков данной группы (для самцов и самок вместе) колебалась от 0,25 (между длинами хоботка и бедер) и 0,37 (между размерами бедер и крыльев) до 0,75 (между размерами хоботка и крыльев) и 0,92 (между размерами правого и левого крыльев во всех сочетаниях). По частоте связей в 3 группах признаков (хоботок–бедра, бедра–крылья, хоботок–крылья) порядок расположения городских выборок оказался одинаковым (Шарташский лесопарк < Парк методистской церкви < ул. Островского), а по частоте связей более коррелирующих органов (хоботок–крылья) хоботок–крылья – диапазон различий меньше. Выборки комаров, удаленные от г. Екатеринбурга, оказались по частоте связей промежуточными между городскими выборками (бедра–крылья, крылья–крылья, хоботок–бедра) или находились вне диапазона варьирования частот связей признаков у городских комаров. Так, частота выявленных корреляций между размерами хоботка и крыльев у комаров из окрестностей остановки «337 км» около Нижнего Тагила составляла 0,37, а у екатеринбургских комаров – от 0,62 (Шарташский лесопарк) до 1,0 (ул. Островского).

Эти результаты свидетельствуют о том, что скоррелированность признаков взрослого комара, даже если она и зависит от каких-то пока не изученных факторов, в числе которых может быть и скорость развития насекомого, не объясняется диф-

Таблица 8

Коэффициенты корреляции между промерами комаров *Cx. p. pipiens* из разных мест Свердловской области

Шарташ, г. Екатеринбург

Самки (n = 29 пар признаков)	Самцы (n = 29 пар признаков)						
	1	2	3	4	5	6	7
	Хоботок	Бедро передней конечности	Бедро задней конечности	Длина левого крыла	Ширина левого крыла	Длина правого крыла	Ширина правого крыла
1		0,457	0,366	0,510	0,356	0,555	0,469
2	–0,138		0,688	0,444	0,391	0,454	0,304
3	–0,142	0,586		0,365	0,327	0,367	0,327
4	0,360	0,163	0,225		0,757	0,971	0,776
5	–0,225	0,213	0,433	0,560		0,764	0,887
6	0,341	0,234	0,292	0,939	0,618		0,770
7	–0,057	0,308	0,427	0,587	0,737	0,656	

ПМЦ, ул. Шаумяна, г. Екатеринбург

Самки (n = 29)	Самцы (n = 28)						
	1	2	3	4	5	6	7
1		0,584	0,261	0,582	0,477	0,571	0,446
2	0,495		0,242	0163	0,234	0,160	0,287
3	0,382	0,665		0,332	0,237	0,315	0,071
4	0,469	0,652	0,654		0,432	0,972	0,346
5	0,346	0,795	0,612	0,558		0,412	0,782
6	0,464	0,620	0,629	0,959	0,560		0,344
7	0,474	0,574	0,629	0,586	0,735	0,543	

Ул. Островского, г. Екатеринбург

Самки (n = 30)	Самцы (n = 28)						
	1	2	3	4	5	6	7
1		0,806	0,787	0,679	0,219	0,685	0,301
2	0,717		0,862	0,685	0,221	0,668	0,275
3	0,682	0,744		0,771	0,289	0,755	0,309
4	0,757	0,719	0,836		0,575	0,975	0,599
5	0,506	0,513	0,763	0,809		0,558	0,969
6	0,780	0,704	0,814	0,989	0,789		0,591
7	0,486	0,454	0,738	0,778	0,947	0,751	

Окончание табл. 8

Деревня Талица							
Самки (n = 27)	Самцы (n = 27)						
	1	2	3	4	5	6	7
1		0,326	0,425	0,546	0,331	0,532	0,504
2	0,051		0,296	0,460	0,016	0,511	0,200
3	0,205	0,209		0,680	0,128	0,650	0,333
4	0,462	0,302	0,239		0,450	0,916	0,620
5	0,511	0,243	0,331	0,722		0,334	0,704
6	0,501	0,367	0,229	0,942	0,745		0,549
7	0,349	0,438	0,384	0,566	0,811	0,630	
г. Нижний Тагил							
Самки (n = 30)	Самцы (n = 13)						
	1	2	3	4	5	6	7
1		0,118	–0,015	0,067	–0,350	0,093	–0,272
2	0,705		0,110	0,326	0,502	0,249	0,247
3	0,579	0,565		0,209	0,438	0,470	0,262
4	0,474	0,493	0,507		0,405	0,861	0,440
5	0,417	0,349	0,615	0,656		0,498	0,514
6	0,508	0,576	0,565	0,958	0,679		0,344
7	0,424	0,365	0,424	0,506	0,772	0,546	

Примечание. Для каждой из выборок комаров в правом верхнем углу приведены коэффициенты корреляции, рассчитанные для признаков самцов, в левом нижнем – для самок.

ференциальной смертностью комаров во время развития. Например, индивидуальная изменчивость имаго у комаров, личинки которых взяты из перегреваемых бетонных кубов на ул. Островского, а также частота проявления связей между признаками выше, чем у комаров из других мест. Значит, сильное влияние на морфооблик оказывают условия развития личинок и как следствие на биологические возможности комаров этого вида.

По-видимому, изменчивость изученных нами морфологических признаков личинок (см. рис. 4) и взрослых кровососущих комаров *Cx. p. pipiens* мало зависит от ландшафтно-географической зональности Свердловской области. На двух стадиях развития (личинки IV стадии и имаго) изменчивость этих комаров в черте г. Екатеринбурга оказалась сравнимой с их изменчивостью в пре-

делах области. Морфологическое разнообразие *Cx. p. pipiens* зависит от условий года и мест обитания личинок.

Выявленное на Урале разнообразие комаров *Cx. p. pipiens* по величине, изменчивости и скоррелированности морфологических признаков (Некрасова и др., 2005б) интересно сопоставить с разнообразием этих комаров в других местообитаниях и межвидовым разнообразием в пределах рода. Для этого мы рассмотрели наши данные и данные С.И. Пархоменко и В.Б. Шуваликова (1977) о размерах комаров *Cx. pipiens* в 6 населенных пунктах Украинского Полесья, а также результаты измерений комаров разных родов Северной Америки (Matheson, 1944), принимая во внимание данные О.Н. Сазоновой (1959). Коэффициент вариации длины крыла самок *Cx. pipiens* для 5 уральских выборок составил 10,65 %, для 6 украинских – 14,9 %, а для 16 видов рода *Culex* – 16,6 %. Следовательно, разнообразие размеров крыла у *Cx. p. pipiens* на относительно небольшой части Свердловской области лишь немного меньше, чем межрайонное разнообразие в крупных промышленных центрах и сельских населенных пунктах заболоченной части четырех областей Украины, и всего в 1,5 раза меньше, чем морфологическое разнообразие видов этого рода. Крайние значения средних длин крыла самок среди выборок на Урале различаются в 1,31 раза, среди популяций этого комара на Украине – в 1,34 раза, а у разных видов *Culex* – в 1,96 раза.

Полученные результаты по изменчивости *Cx. p. pipiens* на Урале мы сопоставили с данными об изменчивости других видов и форм кровососущих комаров (Зуйтин, 1923, 1925; Некрасова, 1986, 1990, 1997а; Расницын, Волкова, 1982). Это позволило наметить ряды комаров по изменчивости размеров хоботка и крыла. Так, по индивидуальной изменчивости (коэффициентам вариации) длины хоботка самок комаров можно расположить в следующий ряд: *Oc. leucomelas* на Южном Урале (3,07) – *Cx. p. pipiens* на Среднем Урале (3,28) – *Cx. pipiens* в Петергофе (3,7) – *An. maculipennis* (6,15) – *Oc. dorsalis* на Среднем Урале (7,07 %). Похожий ряд можно составить для самок этих комаров по величинам *CV* длины крыла: *Oc. leucomelas* (2,67) – *Cx. p. pipiens* на Урале (3,02) – *Cx. pipiens* в Петергофе (3,47) – *Oc. dorsalis* (3,67) – *Ae. aegypti* L. (4,7) – *An. maculipennis* (6,44 %). Аналогичный ряд составлен по индивидуальной изменчивости ширины крыла самок. У самцов расположение видов по изменчивости этих трех размеров несколько иное.

Градиент индивидуальной изменчивости комаров в подобных рядах, вероятно, не обусловлен таким фактором, как природная зональность. Тем не менее в каждом ряду наименьшая изменчивость присуща обитающему в лесу и лесостепи *Oc. leucomelas*, а максимальная – полизональным видам (*Oc. dorsalis* или *An.maculipennis*). Местоположение интразонального *Cx. p. pipiens*, полизональных *An. maculipennis*, *Oc. dorsalis*, тропического синантропа *Ae. aegypti* в разных рядах неодинаковое.

Интересно, что по уровням морфологического разнообразия заметно различаются и роды комаров. Так, по межвидовой изменчивости длины тела самок 5 родов можно расположить в следующий ряд: *Psorophora* (10 видов, *CV* = 3,3 %) – *Anopheles* (9 видов, *CV* = 11,9 %) – *Culiseta* (6 видов, *CV* = 17,2 %) – *Ochlerotatus* (54 вида, *CV* = 17,6 %) – *Culex* (16 видов, *CV* = 19,0 %), По изменчивости длины крыла получен другой ряд: *Anopheles* (*CV* = 14,5 %) – *Culex* (*CV* = 16,6 %) – *Ochlerotatus* (*CV* = 18,0 %) – *Culiseta* (*CV* = 21,7 %) – *Psorophora* (*CV* = 32,4 %). Своеобразно выглядит ряд по величинам коэффициентов линейной корреляции между средними для вида длинами тела и крыла (*Anopheles* < *Culex* < *Ochlerotatus* < < *Culiseta* = *Psorophora*), а также по величинам коэффициентов регрессии (*Culex* < *Anopheles* = *Ochlerotatus* < *Culiseta* = *Psorophora*).

Накопление данных об изменчивости комаров *Cx. p. pipiens*, антропофильные подвальные колонии которых (экотипы?) в некоторых городах представляют серьезную проблему, позволит всесторонне описать и оценить ресурсы разнообразия этого вида, выявить новые аспекты его полиморфизма, возможные проявления ретикулярной эволюции, гетерозисных и других важных явлений. Не менее важно также изучение изменчивости и других, не столь практически важных, как *Cx. pipiens*, видов кровососущих комаров, в том числе по признакам, не имеющим узко прикладного значения (диагностического, характеризующего резистентность к ядам и т. п.). Это позволит описать ресурсы изменчивости и разнообразия кровососущих комаров России и наметить пути к решению большой проблемы – как адаптационное разнообразие гемипопуляций, видовых форм, видов и сообществ комаров помогает им проявлять немалую жизнеспособность в изменяющихся условиях.

Глава 4 ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ УРАЛА

Сосновые леса относятся к интразональной растительности. Они занимают на Урале около четверти (8 млн га) лесопокрытой площади. Их экотопы обычно малопригодны для более конкурентоспособных древесных пород, поскольку сосна отличается пониженной требовательностью к атмосферной влажности, плодородию почвы и тепловому режиму. Микроклимат, световой режим и водно-физические свойства почв в сосняках создают совсем иные условия для обитания кровососущих комаров, чем в темнохвойных или мелколиственных лесах Урала на тех же широтах.

Наш материал позволял провести сравнительный анализ фаун Culicidae в соответствии с географическим местоположением сосняков. Мы изучали комаров в северной тайге возле пос. Оус Ивдельского района Свердловской обл. (бассейн р. Тавды), в сосновых лесах, окружающих г. Екатеринбург, и в разных типах сосняков в Ильменском заповеднике. Оусский леспромхоз расположен в 450 км к северо-востоку от г. Екатеринбурга, Ильменский заповедник – в 210 км к югу от него. Таким образом, сосняки были достаточно удалены друг от друга по географической широте и принадлежности к разным подзонам тайги, что позволяло выяснить, как это влияет на фауну комаров. В окрестностях пос. Оус мы ловили личинок и нападающих комаров в 1975 и 1980 гг. (Некрасова, 1983, 1987), в Ильменском заповеднике – в июне 2006 г. (Некрасова и др., 2007), в сосняках около Екатеринбурга – в 1999–2005 гг. (Некрасова, Вигоров, 2006б, в; 2007а, б). В окрестностях Екатеринбурга одни места отлова комаров мы выбрали в лесопарках, непосредственно за границами сплошной застройки Екатеринбурга, а другие дальше – на удалении 20–50 км к северо-западу, западу и югу от города: к северу от пос. Мраморский, Сагра и от биостанции Уральского государственного университета у р. Сысерть, на северном и южном берегах оз. Песчаное. Мы обследовали также участки соснового леса в Юго-За-

падном, Железнодорожном, Калиновском, Шувакишском, Шарташском и Московском лесопарках, возле поселков Широкая Речка, Нижнеисетск и Елизавет.

Во всех сочетаниях мы определили между выборками (видовыми списками) комаров индексы сходства Жаккара (всего 294 индекса), а для двух различающихся по времени отлова групп списков – индексы встречаемости видов. При этом учитывали динамику структуры фаун взрослых комаров, а именно: экстремумы активности разных экологических групп видов, даты наиболее резких перемен численности, видового и экологического состава имаго (Некрасова и др., 2003б). Ориентируясь на время перемен в локальных фаунах комаров, выборки комаров, взятые из сосняков на Среднем Урале, распределили на две группы: пойманных в первую половину лета (26 мая – 3 июля; 9 списков видов) и во вторую половину лета (16 июля – 22 августа; 15 списков). Взятые для сравнения выборки комаров в северной тайге тоже распределили на две группы по времени отлова: май–июнь (4 списка) и июль–август (5 списков). В ходе анализа и к той, и к другой группе присоединяли список кровососущих комаров, пойманных К.А. Сюткиной и Г.М. Котельниковой (1965) в 1960–1962 гг. в районе строящейся тогда железной дороги Ивдель–Обь.

Фауна. В сосняках около Екатеринбурга мы обнаружили 34 вида кровососущих комаров (табл. 9): 2 вида – род *Anopheles*, 5 – род *Culiseta*, один – род *Coquillettidia*, 21 – род *Ochlerotatus*, 2 – род *Aedes* и 3 – род *Culex*. В 80 выборках преобладали комары *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Ae. cinereus*. У комара *Ae. cinereus* относительное обилие на разных возрастных стадиях почти одинаковое, у личинок *Oc. communis* – обилие в 1,3 раза больше, чем у имаго, а у имаго *Oc. punctor*, наоборот, оно в 1,43 раза больше, чем у личинок.

При сравнении видовых списков личинок и имаго фаунистическое сходство оказалось средним: индекс Жаккара равен всего 0,53. Списки совпали по 18 видам. Только по личинкам выявлено 9 видов комаров (*Oc. dorsalis*, *Oc. cyprius* и др.), только по коллекциям имаго – 7 видов. Выравненность коллекций оказалась выше средней: индекс Макинтоша для объединенной коллекции личинок равен 0,62, а для коллекции имаго – 0,6. Из этого следует, что выравненность сообществ комаров на двух возрастных стадиях примерно одна и та же, а разлёт взрослых комаров на местности не влияет на разнообразие их фауны в сосняках.

Тем не менее у отдельных выборок комаров выравненность различается. Так, индексы Макинтоша, определенные для кол-

Таблица 9

Видовой состав и относительное обилие кровососущих комаров в сосновых лесах из окрестностей Екатеринбурга

№ п.п.	Вид	Относительное обилие, %		
		Личинки (56 выборок)	Имаго (24 выборки)	Личинки + + имаго
1	*Ochlerotatus annulipes*	–	0,18	0,06
2	*Oc. behningi*	–	1,17	0,41
3	*Oc. cantans*	4,73	3,44	4,28
4	*Oc. cataphylla*	0,19	0,70	0,37
5	*Oc. communis*	26,27	19,55	23,9
6	*Oc. cyprius*	0,77	–	0,49
7	*Oc. detritus*	–	0,12	0,04
8	*Oc. diantaeus*	2,14	5,66	3,39
9	*Oc. dorsalis*	0,16	–	0,1
10	*Oc. euedes*	0,90	0,76	0,85
11	*Oc. excrucians*	3,26	5,84	4,17
12	*Oc. flavescens*	3,99	0,23	2,66
13	*Oc. impiger*	9,72	0,06	6,3
14	*Oc. intrudens*	8,05	5,78	7,25
15	*Oc. leucomelas*	0,16	0,35	0,23
16	*Oc. nigrinus*	0,83	0,06	0,56
17	*Oc. pionips*	0,22	0,47	0,31
18	*Oc. pullatus*	0,35	0,41	0,37
19	*Oc. punctor*	22,12	31,70	25,51
20	*Oc. riparius*	–	1,58	0,56
21	*Oc. sticticus*	4,89	0,64	3,39
22	*Ae. cinereus*	10,23	10,97	10,49
23	*Ae. vexans*	0,16	3,03	1,18
24	*Anopheles claviger*	–	0,06	0,02
25	*An. messeae**	0,03	–	0,02
26	*Culiseta alaskaensis*	0,13	1,05	0,45
27	*Cs. bergrothi*	–	0,06	0,02
28	*Cs. longiareolata*	0,03	–	0,02
29	*Cs. morsitans*	0,10	–	0,06
30	*Cs. ochroptera*	0,10	–	0,06
31	*Culex modestus**	0,03	–	0,02
32	*Cx. pipiens**	1,96	–	0,27
33	*Cx. territans**	0,03	–	0,02
34	*Coquillettidia richiardii*	–	6,13	2,17
Всего, %		100	100	100
Общее количество комаров, экз.		3129	1713	4842
Число видов		27	25	34

* Виды комаров, личинки которых пойманы в искусственных и антропогенного происхождения водоемах вдоль шоссейных и железных дорог.

лекций имаго с оз. Песчаное, в среднем равнялись 0,35, из Калиновского лесопарка – 0,49, из сосновых лесов к северу от пос. Мраморский – 0,53, из сосняков возле оз. Шарташ – 0,63, а из Юго-Западного лесопарка – 0,66. Это значит, что местные особенности структурного разнообразия выборок имаго в сосняках проявляются так же хорошо, как и в черте мегаполиса.

Чтобы определить, изменяются ли за лето соотношения между ценотическими характеристиками комаров на разных стадиях развития и как они между собой связаны, мы изучили соответствие между средним обилием личинок в водоемах и средним числом нападающих имаго. Расчеты делали по данным табл. 9 и 10 для выборок первой и второй половины лета – в каждом случае по 15 видам. Между относительным обилием личинок и средним числом нападающих в первую половину лета комаров выявлена сильная корреляционная зависимость ($r = +0{,}88$; $p = 0{,}00002$). Ее можно выразить следующим уравнением:

$$\text{Число имаго} = 1{,}014 \times \text{обилие личинок (\%)} + 0{,}21.$$

У комаров *Oc. flavescens*, *Oc. impiger* и *Ae. cinereus* преобладало число личинок над числом имаго, а у *Oc. cantans* и *Oc. punctor* – наоборот, т. е. одинаковые ценотические реакции проявляют комары, разные по биотопическому и зональному распространению. Связь между параметрами сообществ комаров (при несколько другом наборе видов) во вторую половину лета оказалась больше ($r = +0{,}75$; $p < 0{,}001$). Ее можно выразить другим уравнением линейной регрессии:

$$\text{Число имаго} = 0{,}72 \times \text{обилие личинок (\%)} + 1{,}55.$$

От графика этой связи сильнее других отклоняются вниз координаты холодолюбивых *Oc. communis* и *Oc. intrudens*, а вверх – мезотермофильных *Oc. punctor*, *Ae. cinereus* и *Oc. excrucians*. Наличие этих корреляций показывает, что, несмотря на перемены в видовом и количественном составе нападающих имаго, совершающиеся с первой ко второй половине лета, он в основном соответствует составу личинок в эфемерных водоемах. Можно считать, что параметры сообществ на обеих возрастных стадиях одинаково полно характеризуют фауну кровососущих комаров в сосновых лесах. На примере указанных выше пяти видов хорошо видна индивидуальность их ценотического «поведения», смысл и происхождение которой заслуживают изучения.

Таблица 10

Относительное обилие нападающих на человека кровососущих комаров в сосняках из окрестностей Екатеринбурга, %

№ п.п.	Вид	Время сбора комаров			
		Май–июнь (9 выборок)		Июль–август (15 выборок)	
		M±m	*S.D.*	*M±m*	*S.D.*
1	*Ochlerotatus annulipes*	–	–	0,26	–
2	*Oc. behningi*	0,84±0,48	1,43	1,01±0,70	2,73
3	*Oc. cantans*	10,02±6,37	19,13	3,83±1,27	4,91
4	*Oc. cataphylla*	0,64±0,47	1,41	0,62±0,34	1,32
5	*Oc. communis*	24,26±3,98	11,94	12,15±3,33	12,89
6	*Oc. detritus*	–	–	0,19	–
7	*Oc. diantaeus*	3,79±1,66	4,98	5,97±2,17	8,42
8	*Oc. euedes*	3,12±2,20	6,60	–	–
9	*Oc. excrucians*	3,60±1,55	4,66	10,61±3,27	12,65
10	*Oc. flavescens*	0,29	–	0,43	–
11	*Oc. impiger*	0,11	–	–	–
12	*Oc. intrudens*	12,19±5,19	15,58	1,29±0,61	2,38
13	*Oc. leucomelas*	0,41±0,23	0,68	0,83	–
14	*Oc. nigrinus*	–	–	0,10	–
15	*Oc. pionips*	0,47	–	0,09	–
16	*Oc. pullatus*	–	–	0,76±0,45	1,74
17	*Oc. punctor*	31,04±7,53	22,59	27,07±6,66	25,78
18	*Oc. riparius*	1,21±0,81	2,44	2,31±0,75	2,89
19	*Oc. sticticus*			0,91	–
20	*Aedes cinereus*	4,25±2,56	7,68	15,51±4,75	18,40
21	*Ae. vexans*	0,11	–	5,99±2,56	9,92
22	*Anopheles claviger*	–	–	0,61	–
23	*Culiseta alaskaensis*	2,44±1,97	5,92	–	–
24	*Cs. bergrothi*	0,15	–	–	–
25	*Coquillettidia richiardii*	0,57	–	7,59±3,11	12,03

Примечание. Статистические показатели (ошибка среднего и среднее квадратическое отклонение) рассчитаны для видов, которые найдены более чем в двух выборках.

Зоогеографические и экологические группы. Из 34 видов кровососущих комаров, обитающих в сосняках из окрестностей Екатеринбурга, более половины приходится на виды с голарктическим распространением (18 видов, или 52,9 %). Особи этих комаров составили 91,5 % от всех пойманных имаго и личинок. Основу фауны взрослых Culicidae (25 видов), нападающих на людей

в сосняках около Екатеринбурга, составляют голарктические виды: 61,5 % – от всех видов и 88,9 % – от всех определенных особей. Доля таких видов больше, чем в фауне кровососущих комаров всего Среднего Урала (51,4 % от 35 видов; Некрасова, Вигоров, 2002). Из 16 видов голарктического комплекса к массовым комарам принадлежат представители всех четырех экологических групп. В их число входят интразональный *Oc. punctor* (31,7 %), полизональный на Урале *Oc. communis* (19,55 %), лесолесостепной *Ae. cinereus* (10,97 %), характерный для тайги *Oc. diantaeus* (5,66 %), полизональные *Oc. intrudens* (5,78 %) и *Oc. excrucians* (5,87 %). Больше половины нападающих комаров представлены первыми двумя видами, более 2/3 от всех нападающих комаров – первыми четырьмя, а примерно 3/4 – первыми пятью. Обилие других 10 видов, представляющих фауну Голарктики, в сосняках варьирует в небольших пределах – от 0,06 % у *Oc. impiger* до 3,03 % у *Ae. vexans*. От общего обилия этой второй, не самой массовой группы голарктических комаров почти не отличается обилие 9 видов комаров, которые на Урале представляют фауну Палеарктики – немного больше 11 % от всех пойманных в сосняках имаго. В этой группе по обилию выделяется только полизональный на Урале комар *Coq. richiardii* (6,13 %) и лесо-лесостепной на Урале вид *Oc. cantans* (3,44 %).

В течение лета состав и структура фауны кровососущих комаров существенно изменяются: численность у одних видов варьирует, другие появляются либо исчезают (см. табл. 10). Это происходит в соответствии с зоогеографической принадлежностью, термофильностью и специализацией видов, о которой мы, в частности, судим по картине распределения комаров в Уральском регионе (Некрасова, Вигоров, 2002, 2005). С первой половины лета (май–июнь) ко второй (июль–август) среди голарктических комаров, нападающих на людей в сосняках, обилие полизональных комаров падает с 45,2 до 20,9 % из-за уменьшения обилия особей *Oc. communis* (32,6 → 13,84 %), резкого падения доли особей *Oc. intrudens* (11,5 → 1,5 %). Несмотря на это, вследствие появления комаров *Oc. pullatus* число видов с палеарктическим распространением увеличивается с 4 до 5.

Доля интразональных видов среди имаго, представляющих голарктическую фауну, за лето падает незначительно – с 35,1 до 29,8 %. При этом немного уменьшается обилие особей *Oc. punctor* (32,5 → 28,9 %) и перестают нападать комары *Oc. euedes*. У комаров с другой специализацией, приуроченных на Урале к

лесной зоне и близким к ней частям Субарктики, доля нападающих имаго за лето не изменяется (8,47 → 8,56 %), хотя ко второй половине лета и перестают нападать комары *Cs. alaskaensis* и *Oc. impiger*. В отличие от лесных доля лесо-лесостепных видов в это время увеличивается втрое – с 8,74 до 25,96 %. В их составе по-прежнему остаются три вида, а место *Oc. cantans* занимает *Oc. sticticus*. Одновременно сильно увеличивается относительное обилие мезотермофильных комаров *Ae. cinereus*, распространенных от лесотундры до полупустынь.

Сезонные изменения соотношения и обилия нападающих палеарктических комаров в сосняках наблюдаются главным образом в лесо-лесостепной группе. Она богаче видами, чем другие группы палеарктов. Доля составляющих ее видов ко второй половине лета почти не меняется (4,82 → 4,92 %). Тем не менее к этому времени в 7 раз (с 1,3 до 9,34 %) увеличивается обилие особей полизонального и относительно теплолюбивого комара *Coq. richiardii*, который распространен на Урале от средней тайги до степи, одновременно возрастает обилие распространенного от северной тайги до степи комара *Oc. behningi* (0,65 → 1,47 %), уменьшается обилие распространенного от средней тайги до полупустынь *Oc. cantans* (3,78 → 2,95 %) и слегка падает обилие (0,39 → 0,29 %) малочисленного *Oc. leucomelas*, распространенного на больших пространствах – от лесотундры до полупустынь. Начинают нападать особи лесостепного и полупустынного вида *Oc. detritus*, а из лесных – комара *Oc. nigrinus*, мало распространенного на Урале, придерживающегося лугов, вырубок и опушек. Из видов, лёт которых на Урале продолжается долго (7–12 декад; Некрасова и др., 2003), в сосняках из окрестностей Екатеринбурга уменьшается обилие *Oc. intrudens*, *Oc. communis*, *Oc. punctor* и увеличивается – *Ae. cinereus*, *Oc. excrucians*, *Oc. diantaeus*, соответственно и активность нападения изменяется (см. табл. 9).

Межбиотопическая изменчивость. Как самые массовые на Урале кровососущие комары *Oc. communis* и *Oc. punctor*, так и представители не очень обильных видов (в первую половину лета – *Oc. intrudens*, *Oc. diantaeus*, во вторую – *Ae. cinereus*, *Oc. excrucians*) присутствуют в большинстве коллекций имаго, собранных в сосняках. Тем не менее даже у массовых комаров межбиотопическая (от выборки к выборке) изменчивость обилия значительна (см. табл. 10). Судя по величинам коэффициента вариации, в начале лета меньше всего варьирует от места к

месту обилие у полизонального *Oc. communis* (*CV* = 49,2 %) и интразонального *Oc. punctor* (*CV* = 72,8 %). В это же время больше всего варьирует относительное обилие у комаров *Cs. alaskaensis*, *Oc. cataphylla*, *Oc. riparius* и *Oc. euedes*. Во вторую половину лета самым устойчивым при переходе от биотопа к биотопу оказывается обилие у другого набора видов – *Oc. punctor*, *Oc. communis*, *Ae. cinereus*, *Oc. excrucians* и *Oc. riparius*. Довольно изменчиво оно в это время у *Oc. behningi*, *Oc. pullatus* и *Oc. cataphylla*. В результате этого и вследствие перемены видового состава фауны за лето изменяется структура межбиотопической изменчивости обилия в каждой из четырех экологических групп комаров. Средние величины коэффициентов вариации обилия в первую половину лета выглядят у них так: полизональные (*CV* = 88,5 %) < лесо-лесостепные (167,3 %) = интразональные (168,5 %) < лесные (191,7 %). Разброс величин *CV* среди комаров лесо-лесостепных видов меньше, а среди интразональных – больше.

Ко второй половине лета порядок этих групп видов по межбиотопической изменчивости обилия становится иным: лесные (133,1 %) < интразональные (155,3 %) = лесо-лесостепные (159,3 %) < полизональные (168,7 %). Контраст между экологическими группами комаров по межбиотопической изменчивости обилия становится менее заметным. Группы как бы меняются рангом: выравненные по обилию (от биотопа к биотопу) полизональные комары переходят в группу более изменчивых, а обилие лесных комаров, неравномерно распределенных на местности весной и в начале лета, становится более выравненным.

Это позволяет считать, что сезонные сдвиги в обилии и активности кровососущих комаров в группах с разной специализацией сопровождаются переменами их распределения по биотопам в сосняках. Интересные факты неодинакового пространственного распределения у разных видов комаров Якутии сообщила Н.К. Потапова (2002). Возможно, что совокупным действием таких видоспецифичных тактик использования территории комарами, сдвигами в соотношении видов, вызванными условиями сезона, можно объяснять сезонные изменения в распределении кровососущих комаров, наблюдаемые в сосновых лесах на Урале.

Интересно было выяснить, как индивидуальность ценотического «поведения» комаров разных видов соотносится с географическими различиями экологического своеобразия фаун. Из рис. 4 видно, насколько отличаются в разных местах России – Средний и Южный Урал, Южное Подмосковье – соотношения между сред-

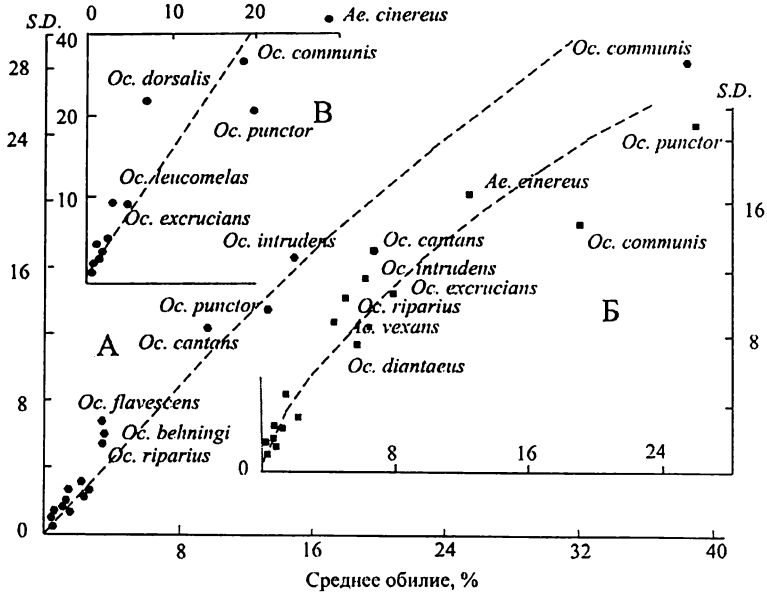

Рис. 4. Межбиотопическая изменчивость обилия кровососущих комаров.
А – сосняки Ильменского заповедника; Б – сосняки из окрестностей Екатеринбурга; В – юг Московской области (по данным О.Н. Сазоновой, 1968). *S.D.* – стандартное отклонение

ним обилием кровососущих комаров и межбиотопической изменчивостью обилия тех же видов. Выделяются три группы – массовые, средне- и малочисленные виды с высокой, средней и небольшой изменчивостью обилия соответственно (если ее выражать не коэффициентом вариации, а стандартным отклонением). На Среднем и Южном Урале и на юге Подмосковья в состав этих групп, не очень обильных и редких, входят комары разной специализации. Для этих трех фаун комаров, принадлежащих разным биогеоценозам, различаются и наклоны кривых, выражаемые степенными функциями типа $Y = aX^b$. Географические различия в изменчивости обилия комаров, проявляемой от выборки к выборке в пределах одной области, хорошо выражены у субдоминантных видов с относительным обилием 5–10 % и наблюдаются даже при сравнении фаун комаров из сосновых лесов Уральского региона – Среднего и Южного Урала.

Сравнение с другими местами Урала и Приуралья показало, что экологическая структура фауны кровососущих комаров сосняков зависит не только от широтно-климатических факторов,

Таблица 11

Доля особей (%) кровососущих комаров разной экологической специализации в различных местах Урала (в группах выборок № 4–6 – личинки)

№ п.п.	Район исследования	Экологическая группа			
		Полизональные	Интразональные	Лесные	Лесо-лесостепные
1	Сосняки из окрестностей Екатеринбурга	38,53	29,72	9,09	22,66
2	Сосняки Южного Урала	45,65	34,12	2,61	17,62
3	Сосняки Курганской обл. (коллектор В.Е. Поляков)	58,62	24,14	3,45	13,79
4	Екатеринбург; водоемы на окраине города в лесопарках	43,22	21,09	3,00	32,69
5	Екатеринбург; водоемы у Верх-Исетского и Нижне-Исетского прудов, оз. Шарташ	30,34	41,18	7,62	20,86
6	Екатеринбург; водоемы на месте старых (1950–1960 гг.) границ Свердловска (парки и кладбища)	16,28	52,02	4,01	27,69
7	Н. Тагил, 2001 г., южная тайга	45,95	19,83	8,96	25,20
8	Н. Тагил, 2002 г., южная тайга	47,94	21,99	8,79	21,28
9	Ивдельский район Свердловской обл., северная тайга	36,52	32,78	18,82	11,88
10	Сосново-березовые леса Южного Урала	31,1	38,31	8,09	22,50
11	Хвойно-широколиственные леса Южного Урала	22,84	4,18	23,62	49,36

но определяется также принадлежностью фауны к растительным формациям (табл. 11). Оказывается, что по соотношениям обилия между полизональными и интразональными видами комары в сосняках из окрестностей Екатеринбурга мало отличаются от комаров с юго-восточного берега оз. Кысыкуль возле г. Миасса на Южном Урале. В Курганской обл. (Каргапольский и Мокроусовский районы) на восток от г. Миасса, где сосняки окружены сосново-березовой предлесостепью, фауна кровососущих комаров отличается от среднеуральских и южноуральских фаун большей долей особей полизональных видов. В разных местах Свердловской обл. – сосняки Среднего Урала, окрестности Екатеринбурга и Нижнего Тагила, сосняки северной тайги – доля полизональных видов варьирует меньше

(36,5–47,9 %), чем доля интразональных (от 19,9 % в Нижнем Тагиле до 32,8 % в северной тайге). Относительное обилие интразональных видов сильнее варьирует среди фаунистических образований внутри Екатеринбурга: от 21,13 % у внешних границ до 52 % на месте прежних границ города. Отсюда следует, что разные экологические группы кровососущих комаров дифференцировали свои ниши как во времени – применительно к сезонному колебанию условий, так и в пространстве – по зональной оси в соответствии с давностью существования и силой преобразования городом экотонных биоценозов.

Из табл. 11 также видны разногодичная устойчивость экологического состава комаров в окрестностях Нижнего Тагила, хорошее сходство структуры фаун комаров в сосняках из окрестностей Екатеринбурга и на Южном Урале – около г. Миасса. Не отличаются и пропорции экологических групп между фаунами комаров в северной тайге (пос. Оус; Некрасова, 1983) и сосняках из окрестностей Екатеринбурга. Все это свидетельствует о существовании устойчивых соотношений между экологическими группами кровососущих комаров в фаунах светлохвойных лесов на разных широтах.

По видовому богатству фауна кровососущих комаров в сосновых лесах из окрестностей Екатеринбурга похожа на фауну Culicidae всего Среднего Урала (34 и 35 видов соответственно), однако она беднее, чем фауна комаров на Южном Урале (34 и 46 видов соответственно; Некрасова, Вигоров, 2002, 2005). В ней почти та же, что и на Среднем Урале, доля видов *Ochlerotatus* (67,6 и 68,6 % соответственно), но существенно больше, чем на Среднем Урале, а также в южной и средней тайге, доля голарктических видов (61,5; 54,4; 47,4; 53,6 соответственно), причем на Среднем Урале она меньше, чем в северной тайге (68 %). По относительному обилию комаров, принадлежащих к разным экологическим группам, фауна в сосняках около Екатеринбурга очень мало отличается от фауны комаров на других широтах, например в сосняках Южного Урала. Ядро фауны кровососущих комаров в сосняках на Среднем Урале составляют виды разной специализации: полизональные – *Oc. communis*, *Oc. intrudens*, *Oc. excrucians*, *Coq. richiardii*, интразональный – *Oc. punctor*, лесо-лесостепные – *Ae. cinereus*, *Oc. cantans* и всего один лесной вид – *Oc. diantaeus*. Интересно, что в качестве наиболее характерных для широколиственно-сосновых лесов Беларуси, которые растут в иной климатической области, называют

Таблица 12

Величины индекса Жаккара между локальными фаунами кровососущих комаров разных лесных формаций и подзон Урала

Показатель		Место отлова					
	Северная тайга	Южная тайга					
	Сосняки около пос. Оус	Средний Урал, сосняки из окрестностей Екатеринбурга		Сосняки Среднего Урала и Ильменского заповедника	Южный Урал, Ильменский заповедник		
		I половина лета	II половина лета		Сосняки	Березняки	Смешанный лес
Число индексов Жаккара	28	36	105	72	28	10	15
Среднее	0,356	0,38	0,40	0,397	0,396	0,42	0,45
Ошибка среднего	±0,04	±0,02	±0,01	±0,02	±0,02	±0,05	±0,04
S.D. (= σ)	0,20	0,13	0,13	0,144	0,13	0,17	0,15
CV, %	57,18	34,5	31,82	14,44	33,18	41,0	32,4
Медиана	0,33	0,35	0,40	0,385	0,39	0,42	0,44
Мода	0,32	0,33	0,33	0,50	0,50	0,42	0,31
Асимметрия	1,10	0,91	0,09	0,55	–0,09	0,55	0,50
Эксцесс	2,63	0,29	–0,48	0,45	–0,33	0,08	–0,51
Лимиты	0–1,0	0,18–0,72	0,09–0,67	0,15–0,87	0,13–0,67	0,2–0,75	0,27–0,75

другие виды – *Oc. punctor*, *Oc. intrudens* и *Oc. diantaeus*. Тем не менее в среднем для разных типов белорусских сосняков массовыми комарами оказываются виды разной специализации, если ее оценивать, применяя нашу классификацию (см. главу 1). К их числу принадлежат комары *Oc. communis*, чье обилие в дубово-темнохвойных лесах составляет 38,5 %, равномерно распределенный по биотопам *Ae. cinereus* (11,5 %), а также *Oc. cantans*, *Oc. excrucians* и *Ae. vexans* (Трухан, Пахолкина, 1984).

Средние величины и характеристики распределений индексов Жаккара, рассчитанные между списками комаров, пойманных в северной и южной тайге Северного, Среднего и Южного Урала, приведены в табл.12. В первой колонке приведены средняя величина индекса Жаккара (ИЖ) и параметры его статистического распределения для комаров северной тайги, во второй и

третьей – значения ИЖ, подсчитанные в первую и вторую половину лета для комаров из сосновых лесов возле Екатеринбурга, в четвертой – результаты оценки ИЖ, рассчитанных для разных сочетаний между фаунистическими списками комаров из окрестностей Екатеринбурга (для первой половины лета) и комаров из сосняков Ильменского заповедника, в остальных колонках – для фаун комаров, связанных с разными лесными формациями Ильменского заповедника.

Значимые различия между индексами Жаккара, рассчитанными между видовыми списками комаров северной и южной тайги, отсутствуют, судя по *T*-критерию Краскелла–Уоллиса. Одна из возможных причин этого – большая изменчивость индексов. Фаунистическое сходство между выборками комаров из северной тайги оказалось лишь немного (на 6–13 %; $p = 0{,}13$) меньше, чем между выборками в южной тайге – сосняках возле Екатеринбурга или сосняках Ильменского заповедника. Средние величины ИЖ, рассчитанных для фаунистических списков комаров, пойманных в разных биоценозах Ильменского заповедника – в сосновых, смешанных и березовых лесах, достоверно не различаются. У комаров в березовых и смешанных лесах заповедника они были на 14 % выше, чем в сосновых, на 20 % – по сравнению с комарами, пойманными в окрестностях Екатеринбурга, и на 27 % – из окрестностей пос. Оус.

Особенности структуры фауны комаров в сосняках северной тайги проявились также в изменчивости индексов. Судя по критерию Фишера, ИЖ, рассчитанные между выборками комаров из окрестностей пос. Оуса, были более изменчивы, чем для выборок комаров, взятых в окрестностях Екатеринбурга в первую ($p < 0{,}05$) и вторую ($p < 0{,}01$) половину лета, и комаров из сосняков Ильменского заповедника ($p < 0{,}05$). Диапазон значений ИЖ, определенных для фаунистических списков комаров из окрестностей пос. Оус, оказался вдвое больше, чем для комаров из окрестностей Екатеринбурга и заповедника. Большая неоднородность локальных фаун комаров в северной тайге проявилась и по величине среднего квадратического отклонения. На ее большое разнообразие указывают и другие особенности распределений ИЖ – их асимметрия и эксцесс (см. табл. 12). Статистическое распределение индексов положительно асимметрично (коэффициент асимметрии равен 1,104; $p < 0{,}05$) и эксцессивно (эксцесс – 2,63; $p < 0{,}01$). Распределение ИЖ для локальных фаун комаров из окрестностей Екатеринбурга (в первую половину лета)

тоже асимметрично. Коэффициент вариации ИЖ для фаун комаров в окрестностях пос. Оус равен 57,2 %: это в 1,4 и 1,7 раза больше, чем в березовых и сосновых лесах Ильменского заповедника, в 1,8 раза больше, чем в сосновых лесах в окрестностях Екатеринбурга, пойманных во вторую половину лета.

Следовательно, разнообразие локальных фаун кровососущих комаров, нападающих на людей в сосняках северной тайги Свердловской обл., выше, чем в сосновых лесах южной тайги как на Среднем, так и Южном Урале.

Выше мы уже говорили, что для локальных фаун комаров, обитающих в разных лесных формациях Ильменского заповедника, средние величины индексов Жаккара не различаются (см. табл. 12). Тем не менее обращает на себя внимание небольшое различие в разнородности фаун комаров, приуроченных к биогеоценозам, которые географически далеки друг от друга. Средняя величина индексов Жаккара, рассчитанных между списками видов комаров, нападающих в смешанных лесах Ильменского заповедника, немного больше ($t = 1{,}78$; $p < 0{,}08$) среднего значения ИЖ для выборок комаров, нападающих в сосняках в окрестностях Екатеринбурга.

Чтобы узнать, связаны ли индексы Жаккара с расстоянием между местами отлова комаров, мы изучили корреляцию между ними по данным для окрестностей Екатеринбурга. В первую половину лета среднее расстояние между местами отлова комаров составляло 19 км (от 4,5 до 38 км). Связи между этими дистанциями и величинами индексов не проявилось. Во вторую половину лета средняя дистанция между точками отлова комаров составила 28,6 км (от 7 до 65 км): от горы Толстик близ железнодорожной станции Сагра до биостанции УрГУ на р. Сысерь или оттуда же – до коллективных садов в северных окрестностях пос. Мраморский. Отмечена слабая связь между дистанциями и величинами индекса: коэффициент корреляции $r = -0{,}197$ при $p = 0{,}04$; коэффициент детерминации r^2 равен всего 4 %. О более сложном характере связи между этими величинами свидетельствует результат применения модели множественной регрессии. Эту связь можно выразить уравнением $Y = aX^b$, где $\log a = -0{,}036$; $b = -0{,}02$. Коэффициент корреляции $r = -0{,}26$; $p < 0{,}01$.

Следовательно, только очень небольшой процент вариаций индексов Жаккара, рассчитанных между локальными фаунами кровососущих комаров в сосняках из окрестностей Екатеринбурга, объясняется изменчивостью расстояний между местами поим-

ки комаров, что свидетельствует об относительной устойчивости картины распределения локальных фаун нападающих комаров по соснякам в окрестностях Екатеринбурга. По-видимому, эта картина слабо зависит от пространственной мозаичности фитоценозов, неравномерности распределения подходящих для комаров биотопов и мест, измененных в результате деятельности людей – рубок, лесных пожаров, садовых участков, просек, дорог, канав и т. п.

Сходство между фаунами комаров в сосновых и других лесах на Среднем, Северном и Южном Урале невелико (см. табл. 12) и даже ниже среднего. Индексы Жаккара здесь весьма изменчивы, особенно в сосняках северной тайги и березовых лесах Ильменского заповедника. Большинство статистических распределений величин ИЖ полимодально, а средние величины мало отличаются от индексов, рассчитанных по видовым спискам кровососущих комаров средней и южной тайги Урала и смежных районов Западной Сибири (Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2002; глава 8).

Изменчивость индексов и невысокое сходство фаун кровососущих комаров, обитающих среди интразональной растительности – в сосняках и березовых (преимущественно производных) лесах, можно объяснять разными причинами. К ним можно отнести мозаичность природных условий, благоприятных для развития личинок и формирования фаунистических комплексов комаров. О сложной и комплексной причине невысокого фаунистического сходства кровососущих комаров, обитающих в сосновых лесах Урала, свидетельствует вид *U*-образной кривой рис. 22 (Некрасова и др., 2002), которая показывает, как изменяется по широтам сходство фаун комаров внутри каждой из лесорастительных подзон, особенно при переходе от средней к южной тайге.

Чтобы иметь представление о том, присущи ли разным лесным формациям Урала (в данном случае соснякам) свои комплексы комаров, мы сравнили встречаемость 32 видов в сосновых лесах из разных подзон тайги (Некрасова, Вигоров, 2007б). Наибольшая встречаемость характерна для комаров *Oc. excrucians* (от 66,5 до 100 %), *Oc. communis* и *Oc. punctor* (от 60 до 100 %). Интересно, что второй и третий виды, судя по относительному обилию, являются доминантами в сосняках, а *Oc. excrucians* здесь, как правило, не доминирует.

Удобным способом выявления фаунистических комплексов комаров оказалось сравнение встречаемости видов на двумерных графиках с учетом времени года, когда были пойманы напа-

дающие комары. Виды, встречаемость которых соответствовала биссектрисе прямого угла или немного (не более чем на 10–20 %) отклонялась от нее, считали общими, а тех, у кого она отклонялась больше всего, считали характерными для группы сравниваемых выборок (см., например, рис. 2 и 7).

Сравнение встречаемости комаров в сосняках Ильменского заповедника и из окрестностей Екатеринбурга (первая половина лета) показало, что в заповеднике чаще, чем на Среднем Урале, встречаются комары *Oc. flavescens*, *Oc. cantans*, *Oc. pionips*, *Oc. annulipes*, *Oc. hexodontus*, *Oc. euedes* и *Oc. pullatus*, реже – *Oc. diantaeus* и *Oc. punctor* и не обнаружены *Ae. vexans* и *Oc. impiger*. Величины встречаемости у комаров *Oc. communis*, *Oc. excrucians*, *Ae. cinereus* и *Oc. riparius*, нанесенные на график, соответствовали биссектрисе прямого угла. Это показывает, что они являются общими для сравниваемых фаун.

Тем же способом сравнили встречаемость комаров в сосняках заповедника и окрестностях Екатеринбурга, где они были пойманы во вторую половину лета. Видом, входящим в фаунистический комплекс, считали только такой, у которого знак относительно большей (или меньшей) встречаемости не изменялся при переходе от первой ко второй половине лета.

Таким образом были выявлены устойчивые к сезону комплексы видов комаров, наиболее характерные для фауны в разных сосняках. Так, сравнивая группы выборок из окрестностей Екатеринбурга и Ильменского заповедника, выделили группы более часто встречающихся на Среднем Урале комаров – *Oc. behningi* и *Oc. cataphylla* и более распространенных в сосняках на Южном Урале – *Oc. euedes*, *Oc. flavescens*, *Oc. hexodontus*, *Oc. pionips* и *Oc. pullatus*. Первые два вида из пяти – интразональные на Урале комары (опушечные и луговые), два последних – полизональные, а *Oc. hexodontus* распространен по всей лесной зоне, но более характерен для тундровой.

Сравнивая тем же способом выборки комаров из сосняков Среднего и Северного Урала (Оус–Екатеринбург), мы выявили разные видовые комплексы. В один комплекс входят виды комаров, чаще встречающиеся в северной тайге: *Oc. diantaeus*, *Oc. cataphylla*, *Oc. dorsalis*, *Oc. euedes*, *Oc. hexodontus*, *Oc. pullatus*, *Ae. vexans*, *Cx. territans*, *Cs. alaskaensis*, *Cs. bergrothi* и *Oc. nigrinus*. Из этих комаров, по-видимому, характерных для сосняков северной тайги на восточном краю Свердловской области, преобладают лесные (5 видов), полизональные и интразональные (по 3 ви-

да). Напротив, в сосняках Среднего Урала чаще нападали на человека и встречались комары *Oc. punctor* (интразональный на Урале, тяготеющий к болотам вид) и *Coq. richiardii* (полизональный на Урале комар, выплаживающийся в постоянных водоемах с высшей водной растительностью). Одинаково часто возле пос. Оус и г. Екатеринбурга обнаруживали характерный для лесной зоны России, а на Урале распространенный от северной тайги до лесостепи вид *Oc. diantaeus*.

Таким образом, анализ выборок кровососущих комаров из сосновых лесов северной и южной тайги Урала выявил относительно небольшой уровень фаунистического сходства обитающих там комаров и высокую изменчивость индексов сходства. Это свидетельствует о большом влиянии местных условий на разнородность местных фаун и сообществ, а также, вероятно, о поливариантности состава фаунистических комплексов. В сосновых лесах, окружающих Екатеринбург, это сопровождается пространственной равномерностью фаунистической картины, что подтверждается отсутствием связи между географическими дистанциями и индексами фаунистического сходства.

Тем не менее сосновым лесам, расположенным в северной тайге на северо-восточном краю Свердловской обл., и разным по климатическим условиям и происхождению биогеоценозам южной тайги на Среднем и Южном Урале присущи свои комплексы видов кровососущих комаров. Их состав подвержен сезонной изменчивости и влиянию местных условий. По соотношению между обилием комаров и межбиотопической изменчивостью обилия мы выделили группы видов, различающихся по составу как в разных сосняках Северного и Среднего Урала, так и в характерных для южной тайги Свердловской и для Московской областей лесах. Комплексы видов (или видовые ассоциации) легче выделить по частоте их встречаемости. Они отличаются по числу входящих в них видов комаров, если сравнивать экосистемы, которые разделены большими дистанциями (тайга Северного и Среднего Урала). Кроме разной истории происхождения и путей формирования фаун, это можно объяснить сложными сочетаниями природно-зональных, климатических и биогеоценотических факторов.

Глава 5 СТРУКТУРА И СОСТАВ СООБЩЕСТВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В РАЗНЫХ БИОЦЕНОЗАХ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

На Среднем и Южном Урале большие территории столетиями подвергались антропогенному воздействию. Для изучения трансформации и будущего уральских биогеоценозов нужны сравнительные данные о жизнедеятельности эталонных, мало измененных экосистем на охраняемых территориях, в том числе и в заповедниках.

Ильменский государственный заповедник находится на Южном Урале, в подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов бореально-лесной зоны (Горчаковский и др., 2005), в почвенных и климатических условиях, близких к лесостепным (Кулагин, 1959). В нем сохранилась богатая и разнообразная растительность. В заповеднике выделяют (Дервиз, 1940) несколько геоботанических районов: сосновые леса, горный комплекс сосново-лиственничных лесов, березняки, сосново-березовые леса и остепненные вырубки, переходный район между горным и предгорным, злаково-полынные степи. Большая неоднородность растительности характерна для всей территории заповедника (Дервиз, 1940; Фильрозе, Колесников, 1973; Горчаковский и др., 2005). Его леса даже в зоне полного покоя затронуты деятельностью человека (проведение дорог, рубки военных лет, пожары) и процессами естественных восстановительных сукцессий.

Нас интересовало, можно ли считать фауну кровососущих комаров заповедника одной из эталонных для южной тайги. В этих целях следовало определить разнообразие локальных фаун кровососущих комаров на охраняемой территории и как оно зависит от мозаичности растительного покрова. Поэтому в 2006 г. мы специально проложили маршрут по заповеднику так, чтобы собрать репрезентативные выборки комаров в наибольшем числе типов леса и биоценозов, с необходимой для сравнения повторностью.

Первые сведения о кровососущих комарах заповедника мы обнаружили в работе Ю.Г. Митрофановой (1929). Она сообщила о 4 видах комаров (сбор Зюскиной в 1928 г.), отловленных на Се-

веро-Ильменских торфоразработках (*An. maculipennis*, *Oc. dorsalis*, *Cx. pipiens*, *Cx. territans*). Через 60 лет были опубликованы результаты учетов личинок комаров в разных водоемах Миасского района и нападающих самок в 3 типах стаций – сосняке, березняке и на краю болота (Кутузова, Подюкова, 1990; Лагунов, 2001). Расстояние между ними было всего 1–3 км. В нашей работе о кровососущих комарах Южного Урала (Некрасова, Вигоров, 2005) приведены данные для трех близких к заповеднику мест – с берегов оз. Кысыкуль, Чебаркуль и окрестностей дер. Новоандреевка.

В июне 2006 г. мы обследовали состав и структуру сообществ кровососущих комаров в различных биотопах южной и средней частей Ильменского заповедника. Изучили их видовой, доминантный и экологический состав, оценили особенности и разнообразие сообществ. Взрослых комаров ловили пробирками на себе в разных типах соснового леса, в смешанных и березовых лесах, в липняке на острове оз. Большое Миассово, на краях заболоченных мест и в экотонах – на границах березняка с сосняком, леса с болотом, леса с лугом на территории кордона «Миассово» и др. Обследовав фауну нескольких постоянных и временных водоемов, поймали около 100 личинок комаров. Среди них определили *An. messeae* (I–IV стадии развития), *Cs. alaskaensis* (II–IV стадии) и *Cx. territans* (II–IV стадии). Состав и структуру выборок кровососущих комаров, главным образом нападающих имаго, мы изучили более чем по 2500 экз. из 24 мест заповедника.

Видовой состав фауны. Т.М. Кутузова и Г.И. Подюкова (1990) опубликовали список из 24 видов комаров, нападавших на людей в мае – июле 1985 г. В наших сборах определено 23 вида. Фаунистическое сходство двух списков комаров оказалось выше среднего: индекс Жаккара равен 0,67. К списку видов, приведенному Т.М. Кутузовой и Г.И. Подюковой, мы добавили виды *Ochlerotatus euedes*, *Oc. leucomelas*, *Oc. sticticus* и *Cx. territans*. О нахождении последнего вида комара на Северо-Ильменских торфоразработках сообщила (под его старым названием *Cx. apicalis* Adams) Ю.Г. Митрофанова (1929).

К настоящему времени в заповеднике зарегистрировано 28 видов кровососущих комаров, относящихся к родам *Anopheles* (1 вид), *Culiseta* (3), *Coquillettidia* (1), *Ochlerotatus* (20), *Aedes* (2), *Culex* (1). В список вошли следующие виды: *Anopheles messeae*, *Culiseta alaskaensis*, *Cs. bergrothi*, *Cs. ochroptera*, *Coquillettidia*

richiardii, *Ochlerotatus annulipes*, *Oc. behningi*, *Oc. cantans*, *Oc. cataphylla*, *Oc. communis*, *Oc. cyprius*, *Oc. diantaeus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. euedes*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. hexodontus*, *Oc. impiger*, *Oc. intrudens*, *Oc. leucomelas*, *Oc. pionips*, *Oc. pullatus*, *Oc. punctor*, *Oc. riparius*, *Oc. sticticus*, *Aedes cinereus*, *Ae. vexans*, *Culex territans*. В этот список мы не включили интразонального космополита *Cx. pipiens*, о котором сообщала Ю.Г. Митрофанова (1929), так как Т.М. Кутузова и Г.И. Подюкова (1990) его не нашли. Мы также не обнаружили его во время экспедиции в июне 2006 г. Тем не менее обитание его личинок во второй половине лета в канавах у дорог заповедника, в искусственных водоемах на кордонах и в других местах, подверженных антропогенной трансформации, весьма вероятно.

Перечисленные выше виды составили 68,3 % от 41 вида кровососущих комаров, известных для фауны Челябинской обл. (Кутузова, Подюкова, 1990; Некрасова, Вигоров, 2005; Некрасова и др., 2007). Голарктических видов комаров в заповеднике оказалось 17 (62,1 %), палеарктических – 11 (37,9 %). Судя по доле тех и других, фауна комаров заповедника отличается более «северным обликом» от фауны кровососущих комаров Челябинской обл., где виды палеарктического комплекса составляют 51,2 % (Некрасова, Вигоров, 2005). Интересно, что она не вписывается даже в широтный ряд фаун комаров трех подзон тайги Урала – северной, средней и южной, а также фауны Южного Урала, который можно выстроить по доле голарктических видов (54,8; 53,6; 47,4 и 44,5 % соответственно; Некрасова, Вигоров, 2002, 2005).

В фауне кровососущих комаров заповедника численно преобладают виды, не господствующие в сообществах. Эти редкие и малочисленные виды создают видовое богатство биоценозов, поддерживая их структуру, когда при изменении условий снижается численность доминантов. Из табл. 13 видно, что ядро фауны комаров, нападающих в первой половине июня 2006 г., образуют всего 4 вида – олиготермофильные и широко распространенные на Урале *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Oc. intrudens*, а также мезотермофильный, распространенный от средней тайги до степи, лесо-лесостепной комар *Oc. cantans*. Их особи составили 80,2 % от всей коллекции имаго, пойманных в заповеднике. По 3–4 вида, иногда в сочетании с другими доминантами, например с *Oc. leucomelas* (а в липняке – с *Oc. hexodontus*, *Ae. cinereus*, *Oc. pionips*), эти комары входят в доминантный состав всех изучен-

Таблица 13

Обилие и встречаемость кровососущих комаров, нападающих на людей в Ильменском заповеднике, %

№ п.п.	Вид	По данным			
		Кутузова, Подюкова (1985)		Некрасова и др. (2006)	
		Обилие	Встречаемость	Обилие	Встречаемость
1	*Ochlerotatus annulipes*	–	–	0,29	12,50
2	*Oc. behningi*	–	–	2,10	43,75
3	*Oc. cantans*	4,7	31,4	11,35	71,87
4	*Oc. cataphylla*	–	–	0,45	9,37
5	*Oc. communis*	46,0	96,6	41,84	93,75
6	*Oc. cyprius*	0,1	1,3	0,04	3,12
7	*Oc. diantaeus*	0,4	8,3	2,19	59,37
8	*Oc. dorsalis*	0,1	1,9	–	–
9	*Oc. euedes*	–	–	1,28	46,87
10	*Oc. excrucians*	0,5	10,2	1,65	59,37
11	*Oc. flavescens*	1,6	15,4	0,87	37,50
12	*Oc. hexodontus*	0,7	16,6	1,07	28,12
13	*Oc. intrudens*	1,0	28,8	11,43	75,0
14	*Oc. leucomelas*	–	–	3,01	12,50
15	*Oc. pionips*	3,1	27,5	2,43	53,12
16	*Oc. pullatus*	3,1	38,4	–	9,37
17	*Oc. punctor*	19,3	89,0	15,59	84,37
18	*Oc. riparius*	0,1	0,6	2,73	40,62
19	*Oc. sticticus*	–	–	0,04	3,12
20	*Aedes cinereus*	6,1	37,8	1,24	37,50
21	*Ae. vexans*	0,1	3,2	–	–
22	*Anopheles messeae*	0,1	1,3	0,04	3,12
23	*Culiseta alaskaensis*	3,3	44,1	0,12	9,37
24	*Cs. bergrothi*	0,1	3,2	0,08	6,25
25	*Coquillettidia richiardii*	9,6	15,4	–	–

ных нами сообществ, придавая им общность и устойчивость. У 8 других видов, расположенных по убывающему обилию, оно не превышает 1,24–3,0 %, а в сумме составляет 16,6 % от всех имаго. Эти виды представлены четырьмя экологическими группами – лесо-лесостепной (*Oc. leucomelas*, *Oc. behningi*, *Ae. cinereus*), лесной (*Oc. riparius*, *Oc. diantaeus*), полизональной (*Oc. pionips*, *Oc. excrucians*) и интразональной (*Oc. euedes*). Комары прочих видов встречались редко – 1–11 экз. за учет. Даже

особи *Oc. cataphylla*, обилие которых в выборке на стыке березняка и сосняка около Южного кордона было равно 5,4 %, составили лишь 0,45 % от всех пойманных комаров.

Распределение видов по обилию показывает, какие из них оптимально приспособлены к данной экосистеме и наиболее значимы для нее. Встречаемость вида в списках отражает его ценофильность. По встречаемости в разных местах заповедника комары оказались более дифференцированными, чем по обилию. Мы выделили 5 групп комаров с модальными значениями встречаемости 10, 30, 50, 70 и 90 %: в 3–13 % выборок вошли малочисленные комары *Oc. cyprius*, *Oc. sticticus*, *An. messeae*, *Cs. bergrothi*, *Cs. alaskaensis*, *Oc. pullatus*, *Oc. annulipes* и *Oc. cataphylla*; 30–48 % – комары *Oc. hexodontus*, *Oc. flavescens*, *Oc. riparius*, *Oc. behningi* и *Ae. cinereus*; 52–59 % – *Oc. pionips*, *Oc. euedes* и *Oc. excrucians*; 60–70 % – *Oc. cantans* и *Oc. diantaeus*; 75–94 % – *Oc. communis*, *Oc. intrudens* и *Oc. punctor*.

Встречаемость комаров в фаунистических списках сильно коррелирует с их обилием в суммарной коллекции имаго (r = = 0,92; $p < 0{,}00001$). Эта зависимость соответствует степенной функции $Y = aX^b$, где $\log a = 3{,}15$ и $b = 0{,}523$. От криволинейного графика этой функции отклоняются только координаты параметров *Oc. communis*; его обилие в заповеднике не пропорционально встречаемости.

Обе оценки – встречаемость в списках и обилие – полезны при изучении тенденций изменения фаун кровососущих комаров в заповеднике, для выявления «универсальных» и стеноойкных видов, по-разному приспособленных к особым условиям локальных экосистем. Чтобы узнать, как изменилась за 21 год фауна комаров, мы, используя соотношения между обилием и встречаемостью, сравнили коллекции кровососущих комаров, нападавших на людей в июне 2006 г. и в мае–июле 1985 г. (Кутузова, Подюкова, 1990). В выборках 2006 г., чаще, чем в 1985 г., встречались 3 полизональных вида – *Oc. excrucians* (в 5,8 раза), *Oc. intrudens* (в 2,6 раза чаще) и *Oc. pionips* (в 1,9 раза), 2 интразональных – *Oc. flavescens* (в 2,4 раза) и *Oc. euedes* (46,9/0,0 %), 3 лесных – *Oc. diantaeus* (в 7 раз), *Oc. hexodontus* (в 1,7 раза), *Oc. riparius* (в 67,7 раза) и 4 лесо-лесостепных – *Oc. cantans* (в 2,3 раза), *Oc. behningi* (43,75/0,0 %), *Oc. leucomelas* (12,5/0,0 %) и *Oc. sticticus* (3,12/0,0 %).

В 1985 и 2006 гг. одинаково часто встречались только массовые виды комаров – полизональный *Oc. communis*, лесо-лесостепной *Ae. cinereus* и интразональный (болотный) *Oc. punctor*.

В 2006 г. реже, чем в 1985 г., встречались 2 полизональных вида – *Coq. richiardii* и *Oc. pullatus* и один лесной – *Cs. alaskaensis*, поскольку лёт перезимовавших имаго *Cs. alaskaensis* мы уже не застали, а выплод *Coq. richiardii* во время нашего маршрута еще не начался.

Основное различие в составе фаун комаров заповедника в разные годы проявилось по встречаемости 5 лесо-лесостепных, 3 лесных и 2 интразональных видов – в 2006 г. она была больше. Из комаров этих экологических групп преобладали средневесенние и поздневесенние виды (*Oc. intrudens*, *Oc. euedes*, *Oc. excrucians*, *Oc. diantaeus*, *Oc. pionips*, *Oc. cantans*). Развитие личинок у таких видов идет медленно, а лёт имаго продолжается все лето (*Oc. flavescens*, *Oc. excrucians*). Обнаружены здесь и солевыносливые виды – *Oc. cantans*, *Oc. leucomelas* и *Oc. flavescens*.

Следовательно, сдвиги во встречаемости видов комаров, произошедшие за 21 год, обусловлены не тем, что наши учеты пришлись на более раннее время года. Эти различия в фаунах можно объяснить большими охватом территории заповедника во время нашей работы и разнообразием экосистем, где ловили комаров. К другим причинам различий во встречаемости комаров можно отнести разногодичные изменения, обусловленные неодинаковыми погодными и гидрологическими условиями разных лет, и высокочастотные флуктуации, сопряженные с разногодичной изменчивостью фитоценозов (Работнов, 1983).

Мы не успели обследовать степные участки Ильменского заповедника. Он расположен в подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов (Горчаковский и др., 2005). Раньше его относили к полосе лиственнично-сосново-березовой лесостепи, поскольку в нем представлена смесь древней флоры с новой степной и лесной растительностью (Дервиз, 1940). В этой связи местную фауну комаров мы сравнили с фауной лесостепных и степных мест Южного Урала.

Встречаемость в списках видов кровососущих комаров из таких мест (Некрасова, Вигоров, 2005) мы сравнили с помощью двумерного графика со встречаемостью видов в 32 выборках из заповедника. Оказалось, что в 2006 г. в заповеднике чаще, чем в степи и лесостепи, попадались виды *Oc. communis*, *Oc. intrudens* и *Oc. punctor*, в 1,5 раза чаще встречался *Oc. cantans* и были пойманы комары, которые в сборах из лесостепи и степи были редкими или отсутствовали: *Oc. hexodontus*, *Oc. riparius*, *Oc. pionips*, *Oc. euedes* и *Oc. diantaeus*. Из названных видов 7 принадлежат к

голарктической фауне. В этой группе комаров, отличающей заповедник от лесостепи, преобладают полизональные и лесные виды. Суммарное обилие их особей составляет 77,3 %. Зато в лесостепи и степи в значительно большем числе мест, чем в заповеднике, были пойманы комары *Ae. cinereus*, *Oc. flavescens* и *Oc. excrucians*, а в 1/3–1/2 коллекций определены виды, редкие для заповедника: *Coq. richiardii*, *Oc. annulipes*, *Oc. cataphylla*, *Oc. cyprius* и *Oc. leucomelas*, причем среди 8 видов поровну голарктов и палеарктов. Это преимущественно интразональные и лесо-лесостепные комары, а их относительное обилие в коллекции комаров заповедника составило всего 7,55 %. Отсюда видно, что своеобразие фауне комаров заповедника придают большей частью полизональные и лесные виды, а лесостепной и степной фауне Южного Урала – интразональные и лесо-лесостепные.

Близкие результаты получены при сравнении данных Т.М. Кутузовой и Г.И. Подюковой (1990) и наших по комарам Южного Урала (Некрасова, Вигоров, 2005). Выяснилось, что в 1985 г. в заповеднике гораздо чаще, чем в степях и лесостепях Урала, встречались *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Cs. alaskaensis*, только в нем – *Oc. pullatus*, *Oc. pionips*, *Oc. hexodontus* и *Cs. bergrothi*, т. е. три полизональных, два лесных и один широко распространенный на Урале интразональный вид. Напротив, в лесостепях и степях Южного Урала чаще, чем в заповеднике, попадались комары *Ae. cinereus*, *Oc. cantans*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. dorsalis* и *Ae. vexans*, а только в них – *Oc. sticticus* и *Oc. euedes*. Половина этих видов относится к лесо-лесостепной группе, остальные – к интразональной и полизональной.

Итак, фауна кровососущих комаров Ильменского заповедника отличается от фауны степей и лесостепей Южного Урала меньшими долей палеарктических видов, видовым разнообразием и долей интразональных и лесо-лесостепных видов. Такой состав и экологическая структура фауны не соответствуют мнению о большой роли флористически и фаунистически богатой лесостепи в обогащении животного населения смежных зон благодаря экспансии доминирующих в лесостепи видов по интразональным биотопам (Чернов, 1975).

К причинам указанного противоречия можно отнести недостаточную изученность фауны заповедника, общую бедность фауны кровососущих комаров в средних широтах России, действие восстановительных сукцессий после пожаров и рубок, которые проходили в заповеднике в 1920-е и военные годы. Отражением

Таблица 14

Активность нападения кровососущих комаров (пределы 29–360 экз/ч)

Биоценоз	Средняя активность, экз/ч	Коэфициент вариации (*CV*), %
Сосновый лес	136,5	82,8
Смешанный лес	144,1	65,8
Березняк и осинник	179,5	38,40
Липняк	94,0	–
Болото	116,7	79,3
Экотоны	137,6	68,5

влияния таких сукцессий на фауны комаров можно считать перемены в доминировании и встречаемости разных экологических групп кровососущих комаров, произошедшие с 1985 по 2006 г.

Чтобы разобраться в сути таких перемен, необходимо изучить динамику и статику разнообразия сообществ комаров, обитающих в разных экосистемах. Поэтому для сбора предварительных данных мы изучили разнообразие локальных фаун комаров в разных биоценозах заповедника. Разнообразие фаун мы оценивали по активности нападения самок комаров на человека и 10 параметрам разнообразия сообществ – числу видов комаров, индексу Макинтоша, экологическому составу и др.

Активность нападения мы выражали числом самок, пойманных на человеке за 1 ч, в сосновых и смешанных (сосново-березовых) лесах, березняках и осиннике, липняке, возле болот и в экотонах (табл. 14). Суммарное число комаров, пойманных на человеке, растет во времени линейно, а наклон графика зависит от типа биоценоза и температуры воздуха, из-за чего число напавших комаров может различаться на порядок (от 29 до 360 экз/ч).

В березняках и осинниках средняя активность нападения комаров в 1,3–1,5 раза выше, чем в сосняках, у болот и даже в экотонах. Достоверных различий между этими величинами не найдено (*t*-критерий Стьюдента) из-за небольшого числа выборок и разброса данных. Меньше всего варьирует от выборки к выборке активность комаров в березняках и осиннике, больше – в сосняках и заболоченных местах. Активность нападения комаров не зависит от времени, когда начинали учет, отрицательно коррелирует с температурой воздуха ($r = -0{,}51$; $p = 0{,}013$; 23 выборки), которая различалась от 15 до 27 °С. В экотонах, у болот и в березняках температура воздуха варьирует сильнее ($CV = 21{,}9–22{,}4$ %), чем в сосняках и смешанном лесу ($CV = 14{,}4–14{,}9$ %), хотя средние зна-

Таблица 15

Доля комаров как потенциальных переносчиков инфекционных заболеваний в разных экосистемах Ильменского заповедника

Биоценоз	Число видов	Число видов-переносчиков	Относительное число видов-переносчиков заболеваний, %	Относительное количество нападающих комаров-переносчиков, %
Сосняки	20	5	25,0	60,5
Смешанный лес	16	5	31,3	72,4
Березняки	16	6	37,5	65,6
Осинник	12	5	41,7	44,3
Липняки	12	5	41,7	67,3
Болото	9	3	33,3	45,4
Экотоны	14	4	28,6	38,7

чения различаются мало (у болот – 20,4–21,75 °С, в сосняках – 22,75 °С). Это значит, что на активность нападения комаров в разных биоценозах влияют и другие факторы: количество временных водоемов, благоприятных для выплода личинок, почвенные и температурные условия развития личинок, ярусность, мозаичность и освещенность биоценозов, число и распределение мест, благоприятных для дневок имаго комаров и обитания позвоночных животных – кормовых ресурсов самок комаров.

Используя сведения о кровососущих комарах, которые известны как переносчики трансмиссивных и природноочаговых заболеваний человека и животных (Кухарчук, 1980; Балашов, 2005; Сюткина, Котельникова, 1965), мы сравнили пространственное распределение таких потенциально опасных комаров в разных биоценозах Ильменского заповедника (табл. 15). К ним могут быть отнесены *Oc. communis*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. punctor*, *Ae. cinereus*, *Cx. pipiens*. Относительное число этих видов и количество потенциальных переносчиков возбудителей болезней в разных биоценозах заповедника различаются более чем в 1,5 раза. Больше всего потенциально опасных видов комаров (6) находится в березняках, а максимальное количество нападающих – в смешанных лесах. Эту неравномерность пространственного распределения потенциальных переносчиков возбудителей заболеваний необходимо учитывать в связи с тем, что в заповеднике имеются очаги зоонозных инфекций и возникший там после интродукции оленей очаг клещевого энцефалита (Каледин, Котельникова, 1973).

Структура сообществ комаров в разных биоценозах. Во всех изученных нами биоценозах, кроме липняка, доминирует *Oc. communis* (табл. 16), а к другим доминирующим видам относятся *Oc. cantans*, *Oc. intrudens*, *Oc. leucomelas*, *Oc. hexodontus* и *Oc. punctor*. Относительное обилие *Oc. punctor* составляет от 6,4 % в экотонах до 40,9 % в липовом лесу. Максимальное количество комаров *Oc. cantans*, как и 21 год назад (Кутузова, Подюкова, 1990), было обнаружено на болотах. Поэтому, используя фауну комаров для слежения за изменениями экосистем заповедника, надо сочетать стационарные исследования фауны с ее изучением в самых разнообразных биоценозах.

В табл. 17 приведены структурное разнообразие и экологический состав сообществ кровососущих комаров в Ильменском заповеднике. На дендрограмме (рис. 5), полученной в результате кластерного анализа состава сообществ по 10 признакам, видно, что в одном иерархически устроенном кластере по экологическим характеристикам структуры сообществ объединились выборки комаров, взятые в березняках и осиннике, в сосняках, на экотонах и краях болот. От этой группы сильно отличаются выборки комаров, пойманных в смешанных лесах, а еще больше – из липового леса.

Из-за большой изменчивости параметров сообществ комаров, мозаичности растительности заповедника, небольших размеров и слабой территориальной обособленности изученных биоценозов и обитающих там сообществ комаров достоверных различий между ними выявлено немного. Тем не менее в выборках из смешанного леса было в 9,9 раза меньше ($p < 0{,}002$), чем в экотонах, и в 7,6 раза меньше ($p = 0{,}012$), чем в березняках и осиннике, обилие особей лесо-лесостепных видов. В смешанном лесу их обилие почти в 5 раз меньше ($p = 0{,}053$), чем в сосняках, что сопровождается и вдвое меньшим числом этих видов. При рассмотрении других признаков различия сообществ проявились лишь в виде тенденций. В липовом лесу в 2 раза меньше обилие лесостепных комаров, чем на экотонах, но гораздо больше, чем в сосново-березовых лесах.

Своеобразие сообществ комаров смешанного леса, экотонов, липняка и окраин болот проявляется в соотношениях между обилием лесо-лесостепных и полизональных видов в каждой выборке (рис. 6). По ним лучше, чем на дендрограмме, рассчитанной по комплексу признаков, видно, насколько похожи экологические структуры сообществ комаров, которые обитают в сосняках и березняках, и насколько своеобразны сообщества комаров в смешанных лесах, на болотах и в липняке.

Таблица 16

Видовой состав кровососущих комаров в разных биоценозах Ильменского заповедника

№ п.п.	Вид	Сосновый лес (n = 8)			Березовый лес и осинник (n = 5)			Смешанный лес (n = 6)		
		N	ИД	ИВ	*N*	ИД	ИВ	*N*	ИД	ИВ
1	*Oc. annulipes*	6	0,77	25	1	0,14	20	–	–	–
2	*Oc. behningi*	20	2,56	25	11	1,50	40	3	0,52	33,3
3	*Oc. cantans*	102	13,06	75	110	15,03	80	2	0,34	33,3
4	*Oc. cataphylla*	4	0,51	25	7	0,96	20	2	0,34	16,7
5	*Oc. communis*	349	44,69	100	272	37,16	100	313	53,98	100
6	*Oc. cyprius*	–	–	–	1	0,14	20	–	–	–
7	*Oc. diantaeus*	9	1,15	50	13	1,77	80	17	2,93	66,7
8	*Oc. euedes*	11	1,41	50	13	1,77	80	7	1,21	50
9	*Oc. excrucians*	16	2,05	75	12	1,64	60	9	1,55	50
10	*Oc. flavescens*	11	1,41	50	5	0,68	60	9	1,55	66,7
11	*Oc. hexodontus*	4	0,51	25	1	0,14	20	11	1,90	33,3
12	*Oc. intrudens*	78	9,99	87,5	26	3,55	80	103	17,76	100
13	*Oc. leucomelas*	9	1,15	37,5	142	19,40	40	–	–	–
14	*Oc. pionips*	14	1,79	50	30	4,10	60	8	1,38	83,3
15	*Oc. pullatus*	3	0,38	25	–	–	–	1	0,17	16,7
16	*Oc. punctor*	88	11,27	87,5	64	8,74	60	87	15,0	100
17	*Oc. riparius*	45	5,76	37,5	18	2,46	60	3	0,52	33,3
18	*Oc. sticticus*	1	0,13	12,5	–	–	–	–	–	–
19	*Ae. cinereus*	9	1,15	50	6	0,82	60	2	0,34	16,7
20	*An. messeae*	–	–	–	–	–	–	–	–	–
21	*Cs. alaskaensis*	1	0,13	12,5	–	–	–	2	0,34	33,5
22	*Cs. bergrothi*	1	0,13	12,5	–	–	–	1	0,17	16,7

№ п.п.	Вид	Липняк (n = 1)		Экотон (n = 3)		Болото (n = 2)	
		N	ИД	*N*	ИД	*N*	ИД
1	*Oc. annulipes*	–	–	–	–	–	–
2	*Oc. behningi*	3	2,73	13	3,62	13	9,15
3	*Oc. cantans*	4	3,64	58	16,15	41	28,87
4	*Oc. cataphylla*	–	–	7	1,95	–	–
5	*Oc. communis*	15	13,64	111	30,92	62	43,66
6	*Oc. cyprius*	–	–	1	0,28	–	–
7	*Oc. diantaeus*	4	3,64	8	2,23	1	0,71
8	*Oc. euedes*	–	–	1	0,28	1	0,71
9	*Oc. excrucians*	5	4,54	–	–	–	–
10	*Oc. flavescens*	1	0,91	–	–	–	–

№ п.п.	Вид	Липняк (n = 1)		Экотон (n = 3)		Болото (n = 2)	
		N	ИД	*N*	ИД	*N*	ИД
11	*Oc. hexodontus*	9	8,18	–	–	1	0,71
12	*Oc. intrudens*	8	7,27	66	18,38	4	2,81
13	*Oc. leucomelas*	–	–	64	17,83	–	–
14	*Oc. pionips*	7	6,36	3	0,84	1	0,71
15	*Oc. pullatus*	–	–	–	–	–	–
16	*Oc. punctor*	45	40,91	23	6,40	13	9,15
17	*Oc. riparius*	1	0,91				
18	*Oc. sticticus*	–	–	–	–	–	–
19	*Ae. cinereus*	8	7,27	3	0,84	5	3,52
20	*An. messeae*	–	–	1	0,28	–	–
21	*Cs. alaskaensis*	–	–	–	–	–	–
22	*Cs. bergrothi*	–	–	–	–	–	–

Примечание. *N* – число пойманных комаров; ИД – индекс домирования = относительное количество комаров (%); ИВ – индекс встречаемости = относительное количество проб, где встречен данный вид комара (%); *n* – число выборок.

Достоверные различия между сообществами комаров из разных биоценозов мы обнаружили по структуре доминирования в 5 случаях: в березняках и осиннике число видов, доминирующих в лесо-лесостепной группе, значительно больше и менее изменчиво, чем в смешанном лесу; в сообществах комаров, пойманных у болот, доминантов в лесо-лесостепной группе вдвое больше, чем в березняках, а сообщества комаров смешанного леса по структуре доминирования отличаются от сообществ с болота. Различия между ними видны по двум группам видов – полизональной (доминантов больше в смешанном лесу) и лесо-лесостепной (доминантов больше на болоте). В лесостепной группе комаров смешанного леса доминантов меньше и по сравнению с экотонными сообществами.

По этим же 10 параметрам мы сравнили две территориально удаленные группы выборок комаров: из южной части заповедника было взято 9 выборок, из его средней части – 13 (см. табл. 17). Достоверные различия между группами выборок найдены по 3 признакам. В средней части заповедника число полизональных видов оказалось на 1/3 меньше (p = 0,04), относительное обилие нападающих лесных комаров – вдвое больше (p = = 0,013), относительное обилие лесо-лесостепных комаров – в 2,4 раза больше (p = 0,044).

Таблица 17

Характеристики сообществ кровососущих комаров, нападающих в Ильменском заповеднике

Группа выборок		Признак*									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сосновые леса (n = 8)	*M*	9,12	0,50	2,62	55,76	2,5	20,71	1,37	5,55	2,5	17,79
	σ	2,8	0,18	0,92	19,70	1,31	18,51	1,19	5,41	1,19	15,72
Березняки и осинник	*M*	9,4	0,46	2,6	45,74	2,6	21,77	1,6	4,18	2,6	28,32
(n = 5)	σ	1,52	0,14	1,14	18,60	0,55	19,59	0,89	4,43	1,67	19,18
Липняк (n = 1)		12	0,59	3	27,27	2	41,82	3	12,73	4	18,18
Сосново-березовый	*M*	8,5	0,44	3,0	67,40	2,33	22,41	1,83	6,47	1,33	3,71
лес (n = 6)	σ	2,26	0,19	0,63	19,09	1,21	15,81	1,17	4,0	1,03	2,85
Экотонные сообще-	*M*	7,67	0,44	3,0	52,18	1,67	8,44	0,67	2,61	2,33	36,77
ства (n = 3)	σ	1,15	0,03	1,0	16,39	1,15	2,87	0,58	3,88	0,58	17,58
Заболоченные места	*M*	7,5	0,66	2	33,9	1,5	21,99	1	4,92	3	39,17
(n = 2)	lim	7–8	0,46–0,86	–	18,2–49,6	1–2	7,6–36,4	–	0,76–9,1	–	36,4–41,98
Южная часть запо-	*M*	8,89	0,44	3,11	68,88	2,67	23,52	1,22	2,78	1,78	10,28
ведника (n = 9)	σ	1,83	0,18	0,78	20,35	1,12	18,24	0,97	3,17	1,39	16,01
Средняя часть запо-	*M*	8,92	0,51	2,38	49,07	1,92	18,55	1,85	7,79	2,77	24,57
ведника (n = 13)	σ	2,63	0,16	0,77	20,61	0,86	15,12	1,07	4,83	1,09	14,9

* 1 – среднее число видов; 2 – индекс разнообразия Макинтоша; 3 – число полизональных видов; 4 – обилие полизональных комаров (%); 5 – число интразональных видов; 6 – обилие интразональных комаров (%); 7 – число лесных видов; 8 – обилие лесных комаров (%); 9 – число лесо-лесостепных видов; 10 – обилие лесо-лесостепных комаров (%); σ – стандартное отклонение (*S.D.*).

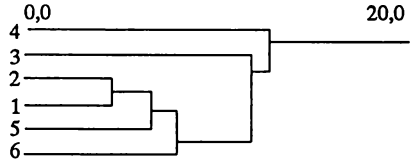

Рис. 5. Результат кластерного анализа выборок кровососущих комаров в разных биоценозах Ильменского заповедника по 10 признакам экологического состава сообществ. Расчет выполнен методом средней связи (UPGMA).
1 – сосняки; 2 – березняки и осинник; 3 – смешанные мелколиственные леса; 4 – липняк; 5 – экотоны; 6 – болота; цифры над дендрограммой – эвклидовы дистанции

В средней части заповедника, судя по коэффициентам вариации, менее изменчивы характеристики обилия лесных и лесо-лесостепных комаров. Это можно объяснить тем, что в южной части заповедника взяты выборки преимущественно в сосняках и смешанных лесах, а в средней части – в березовых лесах, осиннике и липняке.

Сообществам комаров, обитающих в разных биоценозах заповедника, можно давать комплексные характеристики, учитывающие не только рассмотренные выше параметры, но и другие признаки. Например, при использовании индекса Жаккара к фаунистическим спискам комаров наибольшие различия выявлены меж-

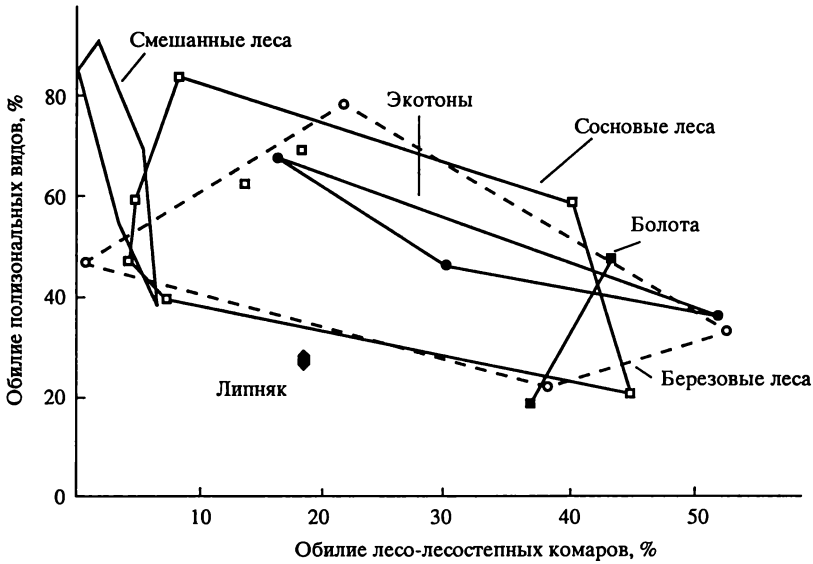

Рис. 6. Соотношение относительного обилия лесо-лесостепных и полизональных кровососущих комаров в разных биоценозах

Рис. 7. Соотношение между встречаемостью видов комаров в списках (выборках) сосновых и смешанных лесов Ильменского заповедника.
1 – *Oc. annulipes*, 2 – *Oc. behningi*, 3 – *Oc. cantans*, 4 – *Oc. cataphylla*, 5 – *Ae. cinereus*, 6 – *Oc. communis*, 7 – *Oc. diantaeus*, 8 – *Oc. euedes*, 9 – *Oc. excrucians*, 10 – *Oc. flavescens*, 11 – *Oc. hexodontus*, 12 – *Oc. intrudens*, 13 – *Oc. leucomelas*, 14 – *Oc. pionips*, 15 – *Oc. punctor*, 16 – *Oc. pullatus*, 17 – *Oc. riparius*, 18 – *Oc. sticticus*, 19 – *An. messeae*, 20 – *Cs. alaskaensis*, 21 – *Cs. bergrothi*

ду сообществами экотонов и, с другой стороны, сосновых, смешанных и липового лесов.

Определение встречаемости видов комаров тоже помогло выявить своеобразие их сообществ в разных биоценозах (рис. 7). Так, в сосновых лесах гораздо чаще (от места к месту), чем в сосново-березовых, встречаются виды *Oc. cantans*, *Oc. excrucians*, *Ae. cinereus*, *Oc. leucomelas*, *Oc. cataphylla*, другие виды есть только в сосняках (*Oc. annulipes*), а третьи чаще присутствуют в выборках из смешанного леса (*Oc. pionips*, *Oc. flavescens*, *Oc. diantaeus*, *Cs. alaskaensis*). В сообществах комаров, нападающих на людей в разных биоценозах, неодинаково проявляются видовые различия по межвыборочной изменчивости относительного обилия. Это отражает их разную ценофильность. По характеристикам структурного разнообразия (число видов, индекс Макинтоша) сообщества не различаются. Однако межвыборочная изменчивость числа видов комаров, судя по коэффициентам вариации, вдвое выше в сосняках и смешанном лесу, чем в березняках и экотонах, а изменчивость индекса Макинтоша в смешанных, сосновых и березовых лесах в 3–4 раза выше, чем в экотонах. Краевой эффект, т. е. явление повышенного разнообразия на границах сообществ, в заповеднике не выявлен ни по числу видов комаров, ни по индексу Макинтоша. Тем не менее экотонные сообщества отличаются от других по изменчивости 8–9 признаков, в том числе по меньшей изменчивости индекса Макинтоша, обилия нападающих интразональных комаров и большей изменчивости обилия лесных комаров.

Итак, фауна кровососущих комаров на территории Ильменского заповедника неоднородна и представляет собой пеструю смесь сообществ комаров, обитающих в разных биоценозах. Несмотря на небольшое видовое богатство каждого из сообществ и доминирование лишь небольшого числа видов, общих для большинства сообществ, они хорошо различаются между собой по комплексу характеристик: видовому составу, встречаемости и относительному обилию различно приспособленных видов. Полагают, что сочетание видов отражает среду сообщества, преобладание в нем разных адаптаций и может служить индикатором процессов, происходящих в биоценозе. Следствием таких процессов – сукцессий или флуктуаций – могут быть сдвиги видового и экологического состава фауны кровососущих комаров заповедника, произошедшие с 1985 по 2006 г.

Фауна комаров Ильменского заповедника отличается по встречаемости и обилию некоторых видов от фаун комаров лесостепных и степных мест Южного Урала, а также находящихся к западу от него хвойно-широколиственных лесов Челябинской обл. и Республики Башкортостан (Некрасова, Вигоров, 2005). Встречаемость комаров в сосновых лесах заповедника не соответствует их распределению по растительно-ландшафтным зонам Урала. Такие распространенные (в 4–5 зонах и подзонах региона) виды, как *Oc. diantaeus*, *Oc. hexodontus* и *Cs. alaskaensis*, отмечены в сосняках заповедника всего лишь в 50, 25 и 12,5 % списков соответственно. Следовательно, распределения присущих лесной зоне видов комаров по обширной лесной зоне всего Урала и сосновым лесам заповедника определяются разными факторами и закономерностями. Объяснить это можно неоднородностью растительности, а также почвенных и климатических условий в заповеднике, небольшой долей болот и широколиственных лесов. В числе причин своеобразия фауны комаров заповедника можно назвать и историю формирования фауны возле Ильменских гор, а применительно к современности – влияние восстановительных сукцессий после пожаров или рубок военных лет.

Кроме того, из рассмотренных данных следует, что особенности фауны кровососущих комаров заповедника и экологическую разнородность его сообществ не стоит связывать преимущественно с экотонным эффектом, который мог бы иметь место благодаря расположению заповедника на границе леса и лесостепи. При основательном изучении фауны комаров заповедника в нем можно, видимо, поймать комаров других видов, как, например,

Anopheles claviger, которого мы обнаружили недалеко от заповедника – на восточном берегу оз. Кысыкуль к западу от г. Миасса. Выявление некоторых новых видов в заповеднике возможно также в силу известной в зоогеографии зависимости «площадь – число видов» или, что почти то же самое, «фаунистическая изученность территории – число видов». Здесь могут быть найдены виды, присущие широколиственным лесам и лесостепи.

Антропогенное воздействие, синантропизация растительности вдоль дорог, проведенных через заповедник, рост и промышленное развитие г. Миасса, охватившего заповедник с двух сторон, вряд ли сильно изменят в ближайшем будущем видовой состав фауны кровососущих комаров. Тем не менее перенос на восток западными ветрами газов и других атмосферных загрязнителей, выбрасываемых городом и попадающих в биотопы, где развиваются личинки, может повлиять на количественный баланс видов комаров, неодинаково устойчивых к вредным примесям атмосферы. Согласно одному из биоценотических принципов А. Тинемана, это повлечет за собой изменение доминантной структуры сообществ и еще большее преобладание немногих устойчивых видов. Прямо и опосредованно – через действие на состав, динамику и структуру растительности биоценозов, где обитают комары, все большее влияние на комаров в заповеднике будут оказывать загрязнение атмосферы от автомобильного транспорта в г. Миассе, деятельность примыкающих к заповеднику садов, откуда при сжигании мусора в атмосферу летят соединения хлора и других токсических веществ, приближение к заповеднику урбанизированных зон, что увеличивает вероятность лесных пожаров, и, главное, воздушные выбросы промышленности растущего г. Миасса.

К сожалению, устойчивость присущих заповеднику маловидовых сообществ комаров, связь их разнообразия с устойчивостью, соотношение стохастических и системных тенденций в сообществах комаров, вероятность каскадных, имеющих эпидемиологическое значение эффектов в неравновесных экосистемах, спровоцированных названными выше факторами, почти не изучены. Прогнозирование этих неприятных явлений на границах заповедника очень важно из-за эпидемиологической и аллергенной опасности кровососущих комаров. Кроме того, в нарушенных экосистемах и экотонах на границах городов имеются особые условия для функционирования и пополнения сообществ комаров, для их контактов с людьми и функциони-

рования природных очагов трансмиссивных болезней вирусной и другой этиологии.

За вторую половину XX в. суммарные выбросы CO_2 в атмосферу увеличились в 4 раза, и содержание этого газа в атмосфере достигло наивысшей концентрации за 160 тыс. лет. В результате такого техногенного «разогрева» воздушной оболочки ученые прогнозируют смещение климатических и природных зон, усиление экстремальных погодных условий (Современные глобальные..., 2006, с. 227).

Мы не обсуждаем здесь надежность таких прогнозов и обоснованность тревоги общественности. Однако изменение климатических характеристик в таком масштабе могло бы повлиять и на изменения в составе локальных фаун кровососущих комаров. Оно может способствовать проникновению в сосновые леса, открытые места и интразональные биотопы заповедника некоторого количества южных, лесостепных и интразональных видов, вызвать увеличение доли палеарктических и термофильных (*Ae. vexans*, *Oc. caspius*) видов в местной фауне. Вследствие наблюдаемого в заповеднике уменьшения акватории озер и временного увеличения числа и размеров заросших надводной растительностью устьев речек, впадающих в озера, в ближайшие десятилетия в курьях увеличится выплод комаров *Coq. richiardii*, *Cx. territans* и *An. messeae*. В результате этого, а также высыхания болот на месте заросших небольших озер произойдет территориальное перераспределение этих видов. Однако подобные перемены вероятны лишь в случае длительного сохранения тенденций, возникших из-за накопления в атмосфере двуокиси углерода. Необходимо отметить, что изменения климата, происходившие на территории СССР за последние 5–6 тыс. лет, не нарушали картину географической зональности. Потепление главным образом изменяло природу в северных и северо-восточных районах Евразии (Муратова и др., 1980).

Более вероятные изменения можно предвидеть в диапазоне колебаний в экологической шкале времени, к которым относят колебания с периодами от 100 до 500 лет, соизмеримыми со средним возрастом жизни деревьев (Современные глобальные..., 2006, с. 368). Эти изменения в фауне комаров будут следствием лесоустроительных работ, проводимых в заповеднике. В первую очередь их можно будет увидеть к северо-востоку и юго-западу от оз. Большой Таткуль, в окрестностях оз. Савелькуль, к северу от оз. Бараус, к юго-западу от оз. Большое Миассово и к за-

паду от оз. Аргаяш. Здесь по мере превращения молодняка в спелый сосняк, а также вследствие сукцессий в смешанных сосново-березовых лесах немного уменьшится обилие полизональных комаров и мало изменится обилие интразональных и лесных видов. Одновременно в 2 раза может увеличиться число обитающих здесь лесо-лесостепных видов комаров, в несколько раз увеличится их относительное обилие, усилится их биоценотическое и эпидемиологическое значение.

В результате человеческой деятельности внутри заповедника в него могут проникнуть лесо-лесостепные и интразональные видов комаров, в том числе и *Cx. pipiens*. При появлении новых кордонов в местах, где есть зарастающие ряской и другими плавающими растениями берега водоемов, увеличится число поселений малярийных комаров, имаго которых зимуют в коровниках и конюшнях.

Долговременная судьба сообществ кровососущих комаров – неотъемлемых элементов лесных биоценозов, зависит от того, реализуется ли здесь, как это было с заповедником в начале XX в., на месте которого возник г. Карабаш, правило Г.Ф. Хильми о судьбе островных экосистем, находящихся в окружении чужеродной среды, и как долго в водовороте социально-экономических событий будет поддерживаться заповедный режим. В самом благоприятном случае основными причинами количественных и пространственных перемен в мозаике сообществ кровососущих комаров здесь будут естественные процессы, которые идут в диапазоне высокочастотных колебаний экологической шкалы времени в биоценозах заповедника. В числе этих причин и явлений – восстановительные сукцессии, зарастание мелких водоемов, болот и устьев рек, разногодичная изменчивость биоценозов и колебания мезоклиматических условий. Учитывая их совокупное действие, можно пользоваться изученными нами характеристиками фаун комаров заповедника как контрольными при исследовании атропогенной трансформации других территорий.

Глава 6 ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ ЮЖНОГО УРАЛА

Примерно по линии Сысерть–Асбест–Артемовский, там, где хвойные южно-таежные леса сменяются осиново-березовыми и сосновыми, по Зауральской равнине проходит северная граница лесостепной области Урала. Горный район Южного Урала из-за структуры высотной поясности, похожей на поясность гор лесостепной зоны, географы тоже относят к зональной области Южного Урала. По восточному краю Уфимского плато проходит западная граница таежного и лесостепного Урала (Оленев, 1965). В настоящей главе рассмотрим особенности фауны кровососущих комаров Южного Урала, видовой и экологический состав кровососущих комаров Урала на этой границе и оценим своеобразие фауны.

Мы изучали видовой и экологический состав выборок личинок и имаго комаров, отловленных нами в разное время: весной 1988 г. в окрестностях г. Карабаша, поселков Мухаметово и Новоандреевка (Некрасова, 1995, 1998), летом 1999 г. – близ г. Озерска (у озер Татыш и Акакуль), летом 2002 г. – возле поселков Зуяково (на р. Инзер в Башкортостане), Сухая Атя (на юго-восток от г. Аша) и на восточном берегу оз. Кысыкуль (близ г. Миасса), весной и летом 2004 г. – возле г. Чебаркуль и пос. Тюбук. 25–28 апреля 2005 г. мы собрали коллекции личинок комаров в Зауральной роще Оренбурга и временных водоемах близ р. Малой Хобды в районе Большой излучины и леса Шубарагач (Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл.), а в июне 2006 г., специально посещая разные типы леса, собрали представительные коллекции имаго и личинок комаров в Ильменском заповеднике. Для анализа привлекли данные и других авторов по комарам Челябинской и Оренбургской обл., Республик Башкортостан и Казахстан (Алдабергенов, 2001; Кутузова, 1990, 1998а, б, 2002; Лагунов, 2001; Митрофанова, Бельтюкова, 1977; Муканов, 1980, 1990; Степин, 2002; Федоров, 1951), южнотаежных, лесостепных и других мест Свердловской обл. (Зраенко и др., 1974; Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2003а, 2005а, 2007). В итоге мы сравнили фаунистический и экологический состав кровососу-

щих комаров из 15 мест Челябинской обл., из 5 – Оренбургской, из 4 – Республики Башкортостан, из 5 – Свердловской обл. и из одного места Республики Казахстан в низовьях р. Уил. Эти места Южного Урала и сопредельных территорий приведены в табл. 18. При анализе фауны кровососущих комаров Южного Урала мы не учитывали вид *Ochlerotatus rusticus*, единичные экземпляры которого в 1935–1937 гг. находил В.Г. Федоров (1951), но он не обнаружен другими исследователями фауны Южного Урала и Казахстана (Дубицкий, 1970; Алдабергенов, 2001). Не диагносцированных до вида, т. е. не проверенных цитогенетически малярийных комаров из окрестностей пос. Зуяково (Башкортостан), мы условно причисляем здесь к группе «*maculipennis*». Все виды комаров распределены на 4 группы – полизональные, интразональные, лесные и лесо-лесостепные.

Фауна. В табл. 18 приведены списки видов кровососущих комаров, собранных нами и другими зоологами на Южном Урале и в Приуралье. В рассматриваемом регионе отмечено 46 видов кровососущих комаров из 6 родов, что составляет около половины видов комаров, зарегистрированных на территории бывшего СССР (Гуцевич и др., 1970). Из 38 видов комаров Челябинской области к роду *Ochlerotatus* относятся 23, *Aedes* – 3, *Anopheles* – 5, *Culiseta* – 4, *Culex* – 2, *Coquillettidia* – 1. Из 29 видов кровососущих комаров, найденных в Оренбургской обл., к роду *Ochlerotatus* принадлежат 16, *Aedes* – 3, *Anopheles* – 2, *Culiseta* – 2, *Culex* – 5, *Coquillettidia* – 1. Из 34 видов, зарегистрированных в Республике Башкортостан, к роду *Ochlerotatus* относятся 22, *Aedes* – 4, *Anopheles* – 2, *Culiseta* – 4, *Culex* – 1, *Coquillettidia* – 1.

Как и на Среднем Урале, ядро фауны кровососущих комаров Южного Урала и Приуралья составляют виды рода *Ochlerotatus*, хотя здесь их немного меньше, чем на Среднем Урале и в Западной Сибири (63, 68,6 и 66,7 % соответственно). При этом роды *Culiseta*, *Anopheles* и *Culex* представлены относительно большим числом видов.

Фауна кровососущих комаров в разных местах Южного Урала и Приуралья различается по зоогеографическому составу, как и в целом от состава фауны этих комаров на Среднем Урале. В Челябинской области доля голарктического комплекса (18 видов, или 43,4 %) немного меньше, чем в Оренбургской (14 видов, или 48,3 %), и в 1,2 раза меньше, чем в Башкортостане (18 видов, или 51,4 %). Доля палеарктических видов комаров, напротив, меньше всего в Башкортостане (16 видов; 45,7 %) и на

Таблица 18

Видовой состав кровососущих комаров Южного Урала и Приуралья (Челябинская и Оренбургская области, Башкортостан)

№ п.п.	Вид	Челябинская область														
		1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	*Ochlerotatus albescens*															+
2	*Oc. annulipes*					+	+									+
3	*Oc. behningi*		+			+	+									
4	*Oc. cantans*			+		+	+					+			+	+
5	*Oc. caspius*					+										+
6	*Oc. cataphylla*		+			+	+	+	+	+						+
7	*Oc. communis*		+	+	+	+	+	+			+	+	+			+
8	*Oc. cyprius*					+	+									+
9	*Oc. diantaeus*			+		+	+			+	+					+
10	*Oc. dorsalis*							+		+		+	+		+	
11	*Oc. euedes*			+			+	+							+	+
12	*Oc. excrucians*		+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+
13	*Oc. flavescens*	+	+	+		+	+	+	+	+				+	+	+
14	*Oc. hexodontus*					+	+	+								+
15	*Oc. impiger*			+				+								
16	*Oc. intrudens*	+				+	+							+	+	+
17	*Oc. leucomelas*	+		+			+	+	+	+	+					+
18	*Oc. montchadskyi*															+
19	*Oc. nigrinus*															
20	*Oc. pionips*		+			+	+									+
21	*Oc. pullatus*					+	+									+
22	*Oc. punctor*		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+
23	*Oc. riparius*	+	+			+	+	+	+		+				+	+
24	*Oc. sticticus*						+									
25	*Oc. subdiversus*														+	+
26	*Aedes cinereus*		+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+
27	*Ae. rossicus*															
28	*Ae. vexans*			+		+						+	+			+
29	*Ae. geniculatus*										+					
30	*Anopheles claviger.*				+							+	+			
31	*An. hyrcanus*											+				
32	*An. maculipennis*		+											+		

№ п.п.	Вид	Челябинская область														
		1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
33	*An. messeae*					+	+									+
34	*An. plumbeus*										+					
35	*Culiseta alaskaensis*					+	+							+		+
36	*Cs. annulata*															
37	*Cs. bergrothi*					+	+									+
38	*Cs. longiareolata*															
39	*Cs. morsitans*															+
40	*Cs. ochroptera*					+								+		+
41	*Culex martinii*															
42	*Cx. modestus*											+	+	+		+
43	*Cx. pipiens pipiens*											+				+
44	*Cx. territans*						+									
45	*Cx. torrentium*															
46	*Coquillettidia richiardii*	+	+		+	+								+	+	+

№ п.п.	Вид	Башкортостан				Оренбургская область				
		16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	*Ochlerotatus albescens*									
2	*Oc. annulipes*	+			+	+	+	+	+	
3	*Oc. behningi*				+	+	+	+		
4	*Oc. cantans*	+	+		+			+		
5	*Oc. caspius*	+				+				
6	*Oc. cataphylla*	+	+				+	+		
7	*Oc. communis*	+	+	+						
8	*Oc. cyprius*	+	+				+			+
9	*Oc. diantaeus*	+	+	+						
10	*Oc. dorsalis*	+				+	+	+		+
11	*Oc. euedes*	+	+	+				+		+
12	*Oc. excrucians*	+	+	+		+	+			+
13	*Oc. flavescens*	+	+		+	+	+	+	+	+
14	*Oc. hexodontus*	+								
15	*Oc. impiger*									
16	*Oc. intrudens*	+	+				+	+	+	+
17	*Oc. leucomelas*				+	+		+		+

№ п.п.	Вид	Башкортостан				Оренбургская область				
		16	17	18	19	20	21	22	23	24
18	*Oc. montchadskyi*									
19	*Oc. nigrinus*			+				+		
20	*Oc. pionips*	+	+	+						
21	*Oc. pullatus*	+	+	+						
22	*Oc. punctor*	+	+	+	+			+		
23	*Oc. riparius*	+								
24	*Oc. sticticus*	+						+	+	
25	*Oc. subdiversus*	+								+
26	*Aedes cinereus*	+	+	+	+	+	+	+	+	+
27	*Ae. rossicus*	+			+	+		+		
28	*Ae. vexans*	+	+	+		+	+	+	+	+
29	*Ae. geniculatus*				+					
30	*Anopheles claviger*	+								
31	*An. hyrcanus*									
32	*An. maculipennis*				+	+	+	+		
33	*An. messeae*							+		
34	*An. plumbeus*									
35	*Culiseta alaskaensis*	+		+		+				
36	*Cs. annulata*	+								
37	*Cs. bergrothi*	+	+							
38	*Cs. longiareolata*					+				
39	*Cs. morsitans*	+								
40	*Cs. ochroptera*									
41	*Culex martinii*							+		
42	*Cx. modestus*					+				
43	*Cx. pipiens pipiens*	+	+	+		+		+		
44	*Cx. territans*					+		+		
45	*Cx. torrentium*					+		+		
46	*Coquillettidia richiardii*	+			+			+		

* 1–15 – Челябинская область: 1 – оз. Татьш, 2 – оз. Акакуль, 3 – пос. Чебаркуль (сборы Т.И. Абазовой), 4 – оз. Кысыкуль, 5 – Ильменский заповедник (Кутузова, Подюкова, 1990), 6 – Ильменский заповедник (Некрасова и др., 2007), 7 – г. Карабаш, 8 – пос. Мухаметово, 9 – пос. Новоандреевка, 10 – пос. Сухая Атя, 11 – г. Троицк (Муканов, 1980), 12 – березовые колки Троицкого р-на (Муканов, 1990), 13 – Троицкий р-н (Масалкина и др., 1983), 14 – Саткинский и Миасский р-ны (Кутузова, Подюкова, 1990), 15 – Троицкий учлесхоз (Кутузова, 2002); 16–19 – Башкортостан: 16 – пос. Урмантау на р. Юрюзань, Салаватский район, 1971 г. (Митрофанова, Бельтюкова, 1977), 17 – пос. Старосугхангулово, Бурзянский р-н, 1969 г. (они же), 18 – пос. Шушта около г. Белорецка, 1968 г. (они же), 19 – пос. Зуяково на р. Инзер; 20–24 – Оренбургская область: 20 – г. Оренбург (Федоров, 1951), 21 – г. Оренбург, 1988–1989 гг. (данные Оренбургской ЦГСЭН, по: Степин, 2002), 22 – Оренбургская обл. (Степин, 2002), 23 – г. Оренбург, Зауральная роща, апрель 2005 г.; 24 – степь у р. Малая Хобда, Соль-Илецкий р-н, апрель 2005 г.

10 % меньше, чем в Челябинской (19 видов; 50 %) и Оренбургской (14 видов; 48,3 %) областях. Это можно объяснить сложной историей формирования местных фаунистических комплексов комаров, их приуроченностью к разным биогеоценозам, разными лесорастительными, климатическими и другими природными условиями территорий.

Наибольшую долю в фауне комаров Южного Урала составляют виды с палеарктическим распространением (25 видов; 54,3 %). Их здесь в 1,25 раза больше, чем голарктических (20 видов, или 44,5 %), обитающих на Южном Урале, и в 1,19 раза больше, чем палеарктических на Среднем Урале (Некрасова, Вигоров, 2002). Комаров с голарктическим распространением на Южном Урале всего на 2 вида больше, чем на Среднем Урале. Примерно в 1/3 списков, преимущественно для территории Республики Башкортостан и Оренбурской обл., указан интразональный космополит *Cx. pipiens*.

Около половины голарктических видов комаров региона являются представителями таежной, лесной или бореальной фауны (*Ae. cinereus*, *Oc. diantaeus*, *Oc. pullatus*, *Cs. alaskaensis*, *Cs. morsitans* и др.). Ареалы палеарктических комаров на Южном Урале находятся в пределах Европейско-Сибирской (*Ae. rossicus*, *Oc. cantans*, *Oc. leucomelas*, *Oc. nigrinus*), Эфиопской (*Cs. longiareolata*), а также Восточно-Азиатской областей и области Древнего Средиземья (*Oc. behningi*, *Oc. montchadskyi*, *Anopheles plumbeus*, *Cx. martinii*, *Cx. modestus*) Палеарктического подцарства. Мы обнаружили среди них интересных комаров *Aedes geniculatus* и *Anopheles plumbeus*, выплаживающихся в дуплах деревьев широколиственных лесов Европы и Малой Азии. Северная граница олиготермофильного лесного вида *An. plumbeus*, единственного в Европе дупляного вида *Anopheles*, на Украине достигает 50° с.ш., но с широты г. Харькова из-за совокупного действия сухого лета и суровых зим круто спускается к Кавказу (Беклемишев, 1970). Для развития этого вида необходим продолжительный и хотя бы умеренно теплый сезон, и, возможно, он будет найден где-нибудь еще в весьма протяженной полосе широколиственных и дубовых лесов Предуралья.

Встречаемость видов. Как и по всему Уральскому региону, виды кровососущих комаров очень неравномерно распределены на Южном Урале. Многие из них найдены в небольшом числе мест и отмечены в немногих списках (см. табл. 18). Средняя час-

тота распространения видов (в 24 списках) равна 27±3,0 %. Главный пик статистического распределения видов соответствует 15 %, а коэффициент вариации составляет 76 %. Больше 2/3 видов (69,6 %) отмечены менее чем в 1/3 списков, т. е. в одном–семи из 24. В половине списков и больше, чем в половине, указано только 8 видов. В разных местах Южного Урала и Приуралья чаще других встречаются следующие виды: *Ae. cinereus* (82,6 % списков), *Ae. flavescens* (78,3 %), *Oc. excrucians* (69,6 %), *Oc. punctor* (65,2 %), *Ae. vexans* (56,5 %), *Oc. communis* (52,5 %), *Oc. intrudens* (47,8 %) и *Oc. leucomelas* (47,8 %). Это главным образом полизональные и лесо-лесостепные виды, но есть также интразональные, термофильные и мезотермофильные.

Зоогеографические группы. Сравнение кровососущих комаров Республики Башкортостан, Челябинской и Оренбургской областей по спискам, составленным отдельно для разных зоогеографических групп, показало, что эти виды играют неодинаковую роль в формировании фаунистических особенностей территорий. Индексы Жаккара, рассчитанные по видам с голарктическим распространением, при сравнении Челябинской и Оренбургской областей в среднем равнялись 0,45, Челябинской обл. и Башкортостана – 0,89, Оренбургской и Башкортостана – 0,52. Значения индексов Жаккара, оцененные по спискам палеарктических видов, составили 0,43 , 0,59 и 0,67 соответственно. Из этих данных видно, что сходство фаун кровососущих комаров Оренбургской и Челябинской областей невелико и мало меняется, если его определять по спискам комаров, представляющих собой разные зоогеографические группы. Сходство между фаунами кровососущих комаров Башкортостана и Оренбургской обл. оказалось больше, особенно если о нем судить по палеарктическим видам комаров. Наиболее похожи списки голарктических комаров Челябинской обл. и Республики Башкортостан. Из 17 общих для них голарктических видов большую часть составляют комары лесной зоны и тайги (7 видов – *Oc. diantaeus*, *Oc. euedes*, *Oc. hexodontus*, *Cs. morsitans* и др.), а также полизональные (6 видов – *Oc. communis*, *Oc. dorsalis*, *Oc. intrudens*, *Oc. pionips*, *Oc. pullatus*, *Ae. vexans*). Эти виды комаров, как бы связующие фауны Южного Урала, обнаружены более чем в половине списков (в среднем 54 % списков) и распространены в 3–6 лесорастительных подзонах Урала (модальное значение 5). Это преимущественно полизональные (8 видов) и лесные (6 видов) комары. Используя терминологию флористов и экологов растений, эту категорию диагно-

стических видов можно считать константными видами, которые встречаются с высоким постоянством и проходят через синтаксон «транзитом» (Миркин и др., 2001).

Распространенность комаров-голарктов, общих для фаун Челябинской обл. и Башкортостана, достоверно не отличается от распространенности всех голарктических видов комаров на Южном Урале. Средние частоты встречаемости тех и других видов в 23 списках оказались равны 41,8 и 38,9 % соответственно, а коэффициенты вариации частоты встречаемости у комаров первой группы немного меньше (46,45 и 59,9 %). Средняя встречаемость палеарктических комаров в списках Южного Урала значительно меньше (17,4 %; $p < 0{,}0004$) и сильнее варьирует (коэффициент вариации 79,8 %).

Экологические группы. Пропорция экологических групп видов комаров на Южном Урале и в Приуралье зависит от местных природных условий. Так, в Оренбургской обл., где площадь лесов составляет около 5 тыс. км^2, а лесистость – менее 4 %, доля лесо-лесостепных видов увеличена в 1,4–1,8 раза (36,7 %) и в 3,6–3,9 раза меньше доля лесных видов (6,6 %), чем в Челябинской обл. (23,7 тыс. км^2, лесистость – 24 %) и Республике Башкортостан (50 тыс. км^2, лесистость – 38 %). На частоту встречаемости комаров в списках, составленных различными исследователями, влияют экологические требования и возможности видов, характер их распределения на местности, наличие подходящих биотопов и непреодолимых для комара препятствий, изученность региона, история и динамика биогеоценотических и климатических условий, а также другие причины. Тем не менее она подчас дает более верное представление об особенностях фаун смежных регионов, чем использование одних индексов фаунистического сходства.

Мы проанализировали 24 списка комаров Южного Урала и Приуралья (см. табл. 18) и 9 списков комаров, пойманных в южной тайге и сосново-березовых лесах Урала (Некрасова, Вигоров, 2002). Оказалось, что частоты встречаемости видов в списках коррелируют (коэффициент корреляции Спирмена $r = 0{,}89$; $p < 0{,}0001$). При сравнении этих фаун мы выделили несколько групп комаров. Из 13 видов, одинаково часто встречающихся как в южной тайге, так и на Южном Урале, было 38 % интразональных, 31 % – лесо-лесостепных, 23 % – полизональных и 8 % – лесных видов. К ним принадлежат *Oc. annulipes*, *Oc. caspius*, *Oc. behningi*, *Oc. dorsalis*, *Oc. leucomelas*, *Oc. euedes*,

Oc. intrudens, *Oc. flavescens*, *Oc. nigrinus*, *Ae. cinereus*, *Cx. torrentium*, *Cx. modestus* и *Cs. annulata*. Более распространены в южной тайге, чем на Южном Урале, 18 видов: *Oc. cantans*, *Oc. cataphylla*, *Oc. communis*, *Oc. cyprius*, *Oc. diantaeus*, *Oc. hexodontus*, *Oc. excrucians*, *Oc. pionips*, *Oc. punctor*, *Oc. pullatus*, *Oc. riparius*, *Ae. vexans*, *Cs. bergrothi*, *Cs. alaskaensis*, *Cs. morsitans*, *Cx. pipiens*, *Cx. territans* и *An. messeae*. По специализации это в основном полизональные и лесные виды (по 33 %); интразональных и лесостепных видов в этой группе меньше (22 и 11 % соответственно).

Среди 17 видов комаров, более характерных для Южного Урала, а также из тех, которые не были найдены в южной тайге, преобладают интразональные (*An. hyrcanus*, *Cs. annulata*, *Cs. ochroptera*, *Cx. torrentium*, *Oc. montchadskyi*) и лесо-лесостепные (*Oc. sticticus*, *Oc. subdiversus*, *Oc. caspius*, *Oc. albescens*, *Cx. martini*). Полизональных (*An. maculipennis*, *Coq. richiardii*, *Cx. modestus*) и лесных (*An. plumbeus*, *Ae. geniculatus*) видов в этой группе мало.

Из комаров, входящих в фауну Челябинской обл., в других местах региона пока не обнаружено 6 видов, в Оренбургской обл. – 5, а в Башкортостане – 1. В Челябинской обл. не зарегистрировано 8 видов из тех, которые есть на Южном Урале, в Оренбургской обл. таких видов 17, а в Республике Башкортостан – 13. Некоторые из этих «уникальных» видов известны за пределами Южного Урала: например, *Oc. albescens* и *Oc. montchadskyi*, кроме Челябинской обл., встречается в Республике Казахстан и Западной Сибири, *An. plumbeus* и *An. hyrcanus* – в Западной Европе и Средней Азии, а комары *Oc. impiger* и *Cs. ochroptera* присущи лесной зоне Голарктики и Палеарктики. Уникальный для Оренбургской обл. вид *Cs. longiareolata* является малочисленным, хотя и широко распространенным комаром в Европе и Малой Азии. От Европы до Западной Сибири распространен *Cx. torrentium*, а от средней тайги до степей – *Cx. territans*.

Некоторые редкие виды комаров подчеркивают своеобразие фауны Южного Урала и отмечены в этих местах впервые. Так, летом 2002 г. в смешанно-широколиственных лесах Ашинского района на границе неморальной и бореальной флор мы впервые для Челябинской обл. обнаружили *Ae. geniculatus* вместе с *An. plumbeus*, а в апреле 2005 г. на крайнем юге Оренбургской обл. около р. Малой Хобды (Соль-Илецкий р-н) – *Oc. subdiversus*. Известно, что долина Урала, которой ограничивается европейская часть степной провинции Высокого Заволжья, имеет

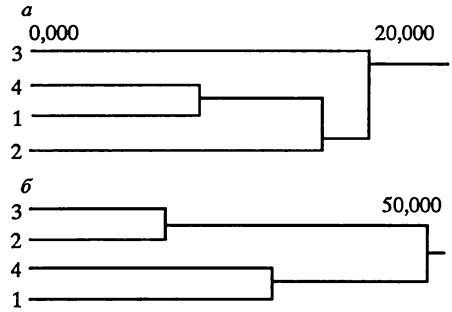

Рис. 8. Результаты кластерного анализа (методом средней связи) экологического состава сообществ кровососущих комаров Южного Урала в разных типах леса.
а – дендрограмма рассчитана по общему и относительному числу видов и особей разных экологических групп (всего 9 признаков); б – дендрограмма рассчитана по коэффициентам вариации тех же 9 признаков; 1 – сосновые леса, 2 – сосново-березовые и березовые леса, 3 – хвойно-широколиственные леса, 4 – лесостепь

древний возраст. По ней и долинам Сакмары, Илека и других рек далеко на восток заходили воды верхнетретичного акчагыльского моря (Мильков, 1956). Интересную историю происхождения имеют и смешанные хвойно-широколиственные леса, подходящие с запада к горной части Башкортостана и западному краю Челябинской обл. Обе эти местности перспективны для поиска новых для Урала видов комаров и изучения истории фауны Culicidae в Уральском регионе.

Изменчивость. Изучая пространственные изменения фауны комаров на Южном Урале, мы определяли величины и изменчивость (коэффициенты вариации) следующих 9 параметров: 1) общее число видов (ЧВ) кровососущих комаров в данной выборке; 2) % полизональных видов; 3) % особей полизональных комаров (от всех комаров выборки); 4) % интразональных видов; 5) % особей интразональных комаров; 6) % лесных видов; 7) % особей лесных комаров; 8) % лесо-лесостепных видов; 9) % особей лесо-лесостепных комаров. Если для выборок было известно обилие разных видов комаров, оценивали структурное разнообразие (выравненность) при помощи индекса Макинтоша.

Результаты сравнения (рис. 8) коэффициентов вариации 9 параметров показали, что в ряду выборок, взятых в направлении «север–юг» (восточный вариант), начиная с южной тайги Свердловской обл. через ее южные края (сосново-березовые леса и предлесостепные участки), сосново-березовые леса севера Челябинской обл. к лесостепи возле г. Троицка, больше всего варьирует относительное обилие особей лесо-лесостепных (20 %; *CV* = 104 %) и лесных (6,5 %; *CV* = 97,6 %), а также интразональных (29,4 %; *CV* = = 86,5 %) видов. Наименее изменчиво в этом ряду относительное количество полизональных видов (31,6 %; *CV* = 34,1 %).

При переходе от южной тайги и сосново-березовых лесов южного края Свердловской обл. к смешанным хвойно-широко-

лиственным (Урмантау), широколиственным (Зуяково, Сухая Атя), горно-таежным (Белорецк) и смешанным широколиственным (Старосубхангулово) лесам Башкортостана и Челябинской обл. (западный вариант) больше всего варьируют относительное обилие лесных комаров (17,6 %; *CV* = 122 %), доля интразональных видов (25,2 %; *CV* = 102 %) и относительное обилие лесо-лесостепных комаров (26,4 %; *CV* = 96 %). Меньше, чем другие параметры, колеблются вдоль меридиана общее ЧВ комаров (16,1; *CV* = 39 %) и доля полизональных видов (24,9 %; *CV* = 50,6 %).

На широтной трансекте, проведенной в направлении с запада на восток, где выборки комаров взяты в подзоне широколиственных лесов (Зуяково, Сухая Атя), смешанных хвойно-широколиственных (Урмантау) и сосновых (оз. Кысыкуль, Ильменский заповедник, оз. Чебаркуль) лесов, особенно изменчивы относительное обилие лесных (14,6 %; *CV* = 162,3 %) и полизональных (24,5 %; *CV* = 117 %) комаров, а также доля лесных видов (18,3 %; *CV* = 81 %). Менее всего варьируют здесь доля лесо-лесостепных видов (32 %; *CV* = 20,5 %) и относительное обилие особей интразональных комаров (28,8 %; *CV* = 28,7 %).

В ряду выборок по линии, проведенной с запада на восток по северу Башкортостана и Челябинской обл., разброс значений коэффициентов вариации у 9 признаков больше, чем в рядах, проведенных с севера на юг. Два ряда, проведенные по меридианам, в этом отношении почти равноценны, но на западной трансекте, проходящей через подзону широколиственных лесов, значения коэффициетов вариации в среднем немного выше.

При сравнении выборок, приуроченных к разным растительным подзонам Южного Урала, мы обнаружили четкие различия в соотношениях между эколого-географическими группами кровососущих комаров, подобные тем, что выявлены на Среднем Урале (Некрасова, Вигоров, 2002, 2006а; Некрасова и др., 2002, 2003а). Так, в череде выборок, взятых по меридиану на линии «север – юг» (западный вариант), при переходе от 4 выборок Свердловской обл. (южная тайга – сосново-березовые леса – лесостепь) к 5 выборкам, взятых в широколиственных и смешанно-широколиственных лесах Башкортостана и Челябинской обл., уменьшается относительное обилие интразональных видов (в среднем в 1,42 раза), доля полизональных видов (в 1,44 раза) и количество их особей (в 2,7 раза). В этом же направлении в 1,4 раза растет доля лесо-лесостепных видов, в 2,7 раза – количество их особей и в 3,7 раза –

видов лесных комаров. Доля интразональных, а также лесных видов в этих выборках не различается.

В ряду «север–юг», составленном из выборок комаров, взятых на восточном краю Челябинской обл. по направлению к г. Троицку, схожие тенденции проявились только для полизональных видов и особей. До широты городов Миасс и Чебаркуль доля таких видов уменьшается, а при переходе к лесостепи резко растет. В отличие от этого у комаров интразональных биотопов (пойм рек, балок, лужаек, лесных опушек, болот) широтное увеличение доли видов и особей сменяется на границе с лесостепью уменьшением. Для остальных экологических групп широтные изменения их видового богатства незакономерны.

Сравнивая выборки, взятые в широколиственных, смешанно-широколиственных и расположенных почти на той же широте сосновых лесах, мы обнаружили иные изменения в экологическом составе фаун, чем на градиентах «север–юг». С запада на восток от Башкортостана через Челябинскую обл. увеличивается доля полизональных видов и особей комаров (соответственно в 1,41 и 1,63 раза), относительное обилие интразональных (в 2,48 раза), падает доля лесных видов и особей лесных комаров (соответственно в 1,75 и 21,7 раза), но почти не изменяется доля видов и относительное обилие лесо-лесостепных комаров.

Индексы разнообразия. Широтные изменения флоры и климата довольно слабо связаны с пространственной структурой выборок комаров. Величины индексов Макинтоша (ИМ), рассчитанные для локальных фаун и выборок, оказались средними или немного выше средних у комаров из хвойно-широколиственных (пос. Урмантау, ИМ 0,56 и 0,61), широколиственных (Зуяково, ИМ = 0,47) и смешанных горно-сосновых лесов Башкортостана (Старосубхангулово, ИМ 0,57 и 0,64). Выравненность выборок нападающих комаров оказалась небольшой и на границе неморальной и бореальной флор в западном углу Челябинской обл. (Сухая Атя, ИМ = 0,41). Чуть выше среднего значения, а иногда и ниже индексы Макинтоша, рассчитанные для выборок комаров, взятых в сосняках к западу и востоку от г. Миасса (оз. Кысыкуль, ИМ = 0,59; оз. Чебаркуль, ИМ = 0,37), в сосново-березовых лесах возле г. Озерска (оз. Татыш, ИМ = 0,54; оз. Акакуль, ИМ = 0,59). Немного больше оказалась выравненность выборок комаров (личинок и нападающих имаго) в Башкортостане (индексы Макинтоша рассчитаны по данным Митрофановой и Бельтюковой, 1977),

что можно объяснить более длительным временем, затраченным на отлов комаров этими зоологами.

В целом выравненность выборок кровососущих комаров из лесов Башкортостана и Челябинской обл. примерно такая же, как и в разных растительных подзонах Свердловской обл. (ИМ от 0,41 до 0,62), сосняках и лесопарках возле Екатеринбурга и Нижнего Тагила (ИМ от 0,6 до 0,8) и даже в сосново-березовых лесах (ИМ = 0,68). Это свидетельствует о возможности поддержания относительно высокого разнообразия сообществ личинок и имаго кровососущих комаров в экосистемах Южного и Среднего Урала и при относительно небольшом числе видов (5–11). Некоторый разброс величин ИМ в отдельных местах Южного Урала, например в Башкортостане (Зуяково – 0,47; Урмантау – 0,56–0,61) и Челябинской обл. (Чебаркуль – 0,37; Акакуль – 0,59), означает, что в локальных фаунах и сообществах как у личинок, так и имаго комаров имеют место разные уровни разнообразия и, вероятно, разные пути его развития и поддержания.

Доминантная структура фауны кровососущих комаров на Урале изменяется при движении с севера на юг иначе, чем в Западной Сибири (Некрасова, Вигоров, 2002, 2006а; Некрасова и др., 2002, 2003а). Это можно объяснить, в частности, тем, что ряд выборок взят в широколиственных и смешанно-широколиственных лесах. На Южном Урале изменения доминантной структуры у комаров с севера на юг или с запада на восток представляют собой более пеструю картину, чем смена эколого-географических групп видов (Некрасова и др., 2005а) . В качестве одной из причин может быть то, что не все выборки взяты в одно время года.

Тем не менее видно, что в череде выборок комаров, расположенных с севера на юг начиная с юго-западного угла Свердловской обл., доминирующие виды *Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Ae. cinereus*, а в ряде мест также *Oc. dorsalis* и *Ae. vexans* к смешанным и широколиственным лесам Южного Урала заменяются на другие виды – *Oc. intrudens*, *Oc. sticticus* и *Oc. punctor* (Урмантау), *Ae. geniculatus* (Сухая Атя) и *Ae. cinereus* (Сухая Атя, Зуяково), *Oc. diantaeus* и *Oc. punctor* (Белорецк), *Oc. cataphylla* (Старосубхангулово), причем некоторые из них – типично лесные виды.

На востоке Челябинской обл. смена доминантов по направлению «север–юг» касается всех видов: полизональных (*Coq. richiardii*, *Oc. communis*, *Oc. excrucians*, *Oc. dorsalis*, *An. messeae*), лесо-лесостепных (*Oc. leucomelas*, *Oc. cantans, Ae. cinereus*), интразональных (*Oc. punctor*, *Oc. flavescens*, *Oc. cataphylla*) и лесных

групп комаров (*Oc. riparius*). Доминирующие на юге Свердловской обл. виды *Oc. communis*, *Ae. cinereus*, *Oc. punctor*, *Oc. flavescens*, *Oc. dorsalis*, *Ae. vexans*, *Oc. cyprius* и *Cs. alaskaensis* постепенно уступают позиции комарам *Coq. richiardii* (оз. Татыш, Акакуль), *Oc.excrucians*, *Oc.communis* и *An.messeae* (Акакуль), *Oc. punctor*, *Oc. riparius*, *Oc. communis*, *Oc. dorsalis* и *Oc. leucomelas* (г. Карабаш), *Oc. flavescens* и *Oc. riparius* (Мухаметово), *Oc. leucomelas*, *Oc. cataphylla* и *Oc. flavescens* (Новоандреевка), *Coq. richiardii*, *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Oc. excrucians* (оз. Кысыкуль), *Coq. richiardii*, *Oc. intrudens*, *Ae. cinereus* и *Oc. cantans* (окрестности г. Троицка).

Иначе изменяется состав доминантов в ряду выборок, взятых на одной широте по направлению на восток – от смешанно-широколиственных к сосновым лесам. Лесных (*Ae. geniculatus* – 51 % в Сухой Ате и 14 % в Зуяково; *Oc. behningi* – 7,1 % в Зуяково) и лесо-лесостепных комаров (*Ae. cinereus* – 55,4 % в Зуяково и 37 % – в Сухой Ате) в хвойно-широколиственном лесу у пос. Урмантау сменяют виды *Oc. intrudens* (27 %), *Oc. sticticus* (17 %), *Oc. punctor* (13 %) и *Oc. excrucians*, а в сосняках у г. Миасса – *Coq. richiardii* (37,5 %), *Oc. communis* (21,4 %), *Ae. cinereus* (от 9 до 63 %) и *Oc. punctor* (18 %). В этом ряду разнообразие специализаций доминантов (полизональные, лесо-лесостепные, интразональные) становится все заметнее.

По данным А.Ю. Степина (2002), если не считать *An. maculipennis*, *An. messeae* и *Cx. pipiens*, объем выборки которых зависит от «усердия» зоолога, в Оренбургской обл. доминируют *Oc. punctor* (14,62 %), *Cx. territans* (12,85 %), *Oc. cataphylla* (12,4 %), *Oc. flavescens* (11 %), *Cx. torrentium* (9,9 %), *Oc. leucomelas* (9,1 %) и *Oc. cantans* (6,05 %). Это в основном интразональные и лесо-лесостепные виды. Доминирование зависит от типа водоема (открытый или затененный, временный или постоянный), сезона и места отлова. Так, на расстоянии 340 км вдоль линии, проведенной от г. Оренбурга к югу до рек Малой Хобды и Уил, сильно изменяется видовой состав доминирующих видов. Среди пойманных нами в апреле 2005 г. в Оренбурге комаров доминировали личинки *Oc. intrudens* и *Ae. cinereus* и в те же дни возле р. Малая Хобда – *Ae. cinereus* и *Oc. excrucians*. Южнее, около р. Уил, доминируют другие виды – *An. hyrcanus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. excrucians* и *Oc. caspius* (Алдабергенов, 2001). Специализация доминантов (2 лесо-лесостепных и 3 полизональных вида) вдоль этой линии почти не меняется, однако весьма отличается от специализации доминирую-

щих комаров, собранных в Оренбургской обл. на бóльшей территории и за более длительное время (Степин, 2002).

Ввиду дискуссий о самобытности фауны лесостепи и ее роли в формировании фаун умеренного пояса интересно рассмотреть состав фауны кровососущих комаров лесостепи на Южном Урале. Частота встречаемости (в среднем 35,7 %) 42 видов в 7 списках комаров из степных и лесостепных мест на Южном Урале (см. табл. 18, выборки 10, 14, 19–24) в 1,3 раза больше, чем у 46 видов комаров всего региона. Изменчивость частот оказалась одинаковой (коэффициент вариации 67,4 %), статистическое распределение положительно асимметрично и полимодально (главный пик – 15 %). Наиболее распространены виды *Ae. vexans* и *Ae. cinereus* (в 100 % списков), *Oc. flavescens* (85,7 %), *Oc. excrucians*, *Oc. dorsalis* и *Oc. annulipes* (по 71,4 %), *Oc. leucomelas*, *Oc. punctor* и *Cx. pipiens* (по 57,1 %), из них 2 лесо-лесостепных и 4 интразональных, 3 – полизональных, а из всех 42 видов – 13 интразональных, 11 – лесо-лесостепных, 11 – полизональных и 7 – лесных. Сравнивая частоты встречаемости, мы выделили 21 вид комаров, которые чаще обитают в лесостепи, чем на всем Южном Урале. Среди них повышена доля палеарктических видов (71,4 %), преобладают виды лесо-лесостепной и полизональной групп, и лишь треть представлена интразональными видами. Экологическую разнородность комаров этой фауны лесостепи и степи, где больше видов, чем в фаунах административных подразделений Южного Урала и Приуралья, можно связать с экотонным эффектом, наличием большого числа процветающих в лесостепи видов и «вселением в лесостепь мезофильных форм, генетически связанных с интразональными биотопами других зон» (Чернов, 1975, с. 110). Другой причиной может быть относительно бóльшая изученность фауны комаров в этих более освоенных и преобразованных людьми местах.

Интересно было определить, существуют ли невидимые барьеры для расселения комаров с Южного Урала на юг. А.М. Дубицкий (1970) в составе фауны кровососущих комаров Республики Казахстан назвал 13 обычных на Южном Урале видов, которые тем не менее не обнаружены в Казахстане южнее 46–50 ° с.ш. Это были 6 палеарктических и 7 голарктических вида: *Oc. behningi*, *Oc. cantans*, *Oc. caspius*, *Oc. cataphylla*, *Oc. communis*, *Oc. cyprius*, *Oc. dorsalis*, *Oc. euedes*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. leucomelas*, *Oc. riparius* и *An. messeae*. Наши подсчеты показали, что средняя встречаемость этих видов в 24 фаунистических списках комаров

Южного Урала (41,8 %, коэффициент вариации 42,4 %) достоверно не отличается от встречаемости видов с голарктическим распространением (38,9 %), однако в 1,5 раза больше, чем средняя встречаемость 46 видов комаров на Южном Урале. Существование и природу своеобразного «водораздела» между фаунами комаров лесной и степной зон на Урале мы обсуждаем в главе 8.

Итак, данные по обилию и эколого-географической специализации кровососущих комаров позволили выявить вполне закономерные тенденции изменения разнообразия их сообществ на Южном Урале. Изменения некоторых характеристик разнообразия, за исключением выравненности локальных сообществ и доминантной структуры, соответствуют широтным и долготным изменениям в составе лесной растительности. Есть и примеры относительной устойчивости количественных отношений между экологическими группами комаров.

Чтобы объяснить эти явления, надо учесть множество факторов – разнообразие, структурную сложность и изменчивость ресурсов (климатических, растительных, почвенных и др.), условий выплода, дневок, мест роения и охоты комаров, обилия и разнообразия их жертв, сукцессионные стадии, на которых находится вмещающая комаров экосистема, и мн. др. Развертывание систематических исследований кровососущих комаров в этом интересном месте Урала помогло бы понять причины региональных особенностей видового и адаптационного разнообразия сообществ кровососущих комаров и правильно оценить значение этих насекомых в экономике природы и жизни людей.

Глава 7 ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Материалы, собранные по нападающим на людей комарам в северной и южной тайге Свердловской области (Некрасова, 1982, 1983, 1987; Некрасова, Игнатова, 1983, 1984; Рощектаева, 2003; Рощектаева, Некрасова, 2002 а, б; Некрасова и др., 2003б), во всех лесорастительных подзонах Свердловской области (Зраенко и др., 1974) и в лесостепи Челябинской обл. (Кутузова, 2002), позволили сравнить сезонную динамику активности разных видов и экологических групп кровососов. По числу видов и динамике обилия разных экологических групп животных можно получить информацию о том, касаются ли известные закономерности приспособления животных к условиям среды таких гетеротопных насекомых, как кровососущие комары. Подобные данные могут быть аргументами за и против существующих альтернативных концепций формирования и стабильности видовых сообществ (Миркин и др., 2001).

Динамика видового состава. В северной тайге Урала насекомых собирали на территории Оусского леспромхоза в Ивдельском районе Свердловской обл. При учетах нападающих имаго их ловили энтомологическим сачком в течение 3 мин, а на человеке – 20 мин.

Здесь мы обнаружили 20 видов кровососущих комаров (Некрасова, 1976, 1983), причем 14 из них – по взрослым насекомым. Об особенностях этой фауны будет подробнее сказано в главе 8. В нее входят комары *Ochlerotatus communis*, *Oc. punctor*, *Oc. intrudens*, *Oc. cataphylla*, *Oc. diantaeus*, *Oc. hexodontus*, *Oc. pionips*, *Oc. pullatus*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. riparius*, *Oc. euedes*, *Oc. dorsalis*, *Aedes cinereus*, *Ae. vexans*, *Culex pipiens*, *Cx. territans*, *Culiseta bergrothi*, *Cs. alaskaensis* и *Anopheles maculipennis*.

Лёт кровососущих комаров в северной тайге Урала и Западной Сибири обычно начинается в мае, а заканчивается с заморозками, в середине сентября (Сюткина, Котельникова, 1965; Ермакова, 1970). В районе Оусского леспромхоза первыми вылетают с мест зимовки *Cs. alaskaensis*, *Cs. bergrothi*, *An. maculipennis*. Напа-

Таблица 19

Продолжительность лёта взрослых комаров в северной тайге Урала (1975 г.)

№ п.п.	Вид	Сроки лёта комаров		Продолжительность лёта, дни
		Начало	Конец	
1	*Ochlerotatus communis*	5.VI	18.VIII	Более 75
2	*Oc. punctor*	27.V	18.VIII	Более 84
3	*Oc. excrucians*	11.VI	14.VIII	65
4	*Oc. hexodontus*	10.VI	18.VIII	Более 70
5	*Oc. intrudens*	13.VI	27.VI	15
6	*Oc. diantaeus*	5.VI	3.VII	29
7	*Oc. cataphylla*	10.VI	–	–
8	*Oc. pullatus*	14.VI	15.VII	32
9	*Oc. dorsalis*	17.VII	–	–
10	*Oc. euedes*	19.VI	3.VII	15
11	*Aedes cinereus*	9.VI	17.VII	39
12	*Culiseta alaskaensis*	12.V	17.VI	Более 37
13	*Cs. bergrothi*	12.V	16.VII	Более 66
14	*Anopheles maculipennis*	12.V	13.VI	Более 33

дающих насекомых в это время еще мало – до 11 экз. за 3 мин отлова сачком. В конце мая 1975 г. вылетели первые взрослые комары рода *Ochlerotatus*, личинки которых развиваются в основном во временных водоемах, возникших при таянии снега. По мере выплода комаров весенних видов увеличились число видов и количество нападающих самок (до 26 экз. во II декаде июня, до 71 экз. – во II декаде июля при 3-минутных учетах в лесу), а в августе численность снизилась. Таким образом, в 1975 г. наибольшая активность комаров отмечена с конца июня до середины июля, что связано с повышением температуры воздуха и завершением основного выплода комаров рода *Ochlerotatus*.

Интересны видовые различия комаров по срокам вылета и продолжительности их активности (табл. 19). Первыми 12 мая 1975 г. были отловлены представители *Culiseta* и *Anopheles*. Вероятно, они вылетели раньше, поскольку известно, что комары появляются из укрытий даже при температуре воздуха, не достигающей +4 °С (Вашков и др., 1971). Из комаров этих родов почти до середины июля встречался вид *Cs. bergrothi*. У наиболее характерных для лесной зоны комаров *Ochlerotatus*, личинки которых развивались из перезимовавших яиц, наиболее продолжи-

Таблица 20

Численность самок кровососущих комаров северной тайги Урала (пос. Оус, 1975 г.)

№ п.п.	Вид	Количество отловленных самок, экз. (%)			
		Всего (июнь–август)	Июнь	Июль	Август
1	*Ochlerotatus communis*	525 (35,0)	305 (41,0)	202 (31,7)	18 (15,3)
2	*Oc. punctor*	487 (32,5)	159 (21,4)	281 (44,0)	47 (39,8)
3	*Oc. excrucians*	176 (11,8)	76 (10,2)	84 (13,2)	16 (13,5)
4	*Oc. hexodontus*	109 (7,28)	15 (2,0)	57 (9,1)	37 (31,4)
5	*Oc. intrudens*	16 (1,08)	16 (2,2)	–	–
6	*Ae. diantaeus*	19 (1,28)	18 (2,4)	1 (0,15)	–
7	*Oc. cataphylla*	2 (0,13)	2 (0,3)	–	–
8	*Oc. pullatus*	2 (0,13)	1 (0,15)	1 (0,15)	–
9	*Oc. dorsalis*	2 (0,13)	–	2 (0,3)	–
10	*Oc. euedes*	2 (0,13)	1 (0,15)	1 (0,15)	–
11	*Aedes cinereus*	2 (0,13)	–	2 (0,3)	–
12	*Culiseta alaskaensis*	43 (2,88)	43 (5,8)	–	–
13	*Cs. bergrothi*	111 (7,4)	105 (14,1)	6 (0,95)	–
14	*Anopheles maculipennis*	2 (0,13)	2 (0,3)	–	–
Итого		1498 (100)	743 (100)	637 (100)	118 (100)

тельный лёт наблюдался у массовых видов – *Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Oc. hexodontus*. Полагаем, что период их активности был дольше, так как 18 августа учеты комаров были уже завершены, и окончание их лёта мы не проследили.

Соотношение численности комаров отдельных видов в северной тайге в летние месяцы показано в табл. 20. Видно, что к массовым видам относятся *Oc. communis* (35 % от общей численности комаров, пойманных в июне–августе) и *Oc. punctor* (32,5 %), многочисленны *Oc. excrucians*, *Oc. hexodontus* и *Cs. bergrothi*, а остальные виды – малочисленны и редкие. Комары *Oc. communis* и *Oc. punctor* отмечены как массовые виды и в других районах северной тайги – в Приобье и Приуралье (Кухарчук, 1966; Вашков и др., 1970; Остроушко, 1980). По данным Н.А. Зраенко с соавт. (1974), *Oc. communis* доминирует среди кровососущих комаров также и в целом по Свердловской области.

На рис. 9 показана динамика активности четырех наиболее массовых видов кровососущих комаров. Видна особенность динамики численности комара *Oc. communis* – у него главный пик численности отмечен на декаду раньше.

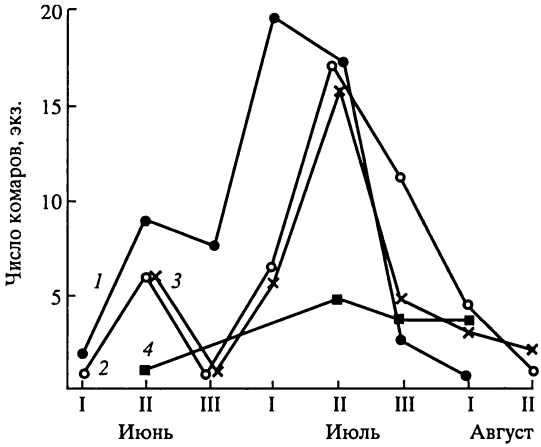

Рис. 9. Сезонный ход численности четырех видов кровососущих комаров (по максимальному их числу в 3-минутных учетах сачком):
1 – Oc. communis, 2 – Oc. punctor, 3 – Oc. excrucians, 4 – Oc. hexodontus; I–III – декады месяца

Сравнение распределений активности комаров с помощью критерия хи-квадрат показало, что сезонный ход численности *Oc. communis* достоверно отличается от хода численности *Oc. punctor* и *Oc. excrucians* ($p < 0{,}001$). У двух последних видов она оказалась одинаковой. Обилие имаго *Oc. hexodontus* – более характерного для тундры, здесь было невелико (см. рис. 9). Тем не менее подекадный анализ его активности позволил доказать, что по ее динамике *Oc. hexodontus* отличается от других видов ($p < 0{,}001$ и $p < 0{,}01$). Таким образом, в поддержании общей высокой численности комаров в северной тайге Урала в июне-июле 1975 г. один за другим участвовали виды, принадлежащие к разным экологическим группам: сначала *Oc. communis* (полизональный на Урале вид), позднее – *Oc. punctor* (интразональный) и *Oc. excrucians* (полизональный вид).

Результаты анализа удельной численности комаров ежемесячно (см. табл. 20) показывают, что у одних видов она снижалась в течение летнего сезона, как, например, у *Oc. communis* и *Cs. bergrothi,* а у других, напротив, увеличивалась, как у *Oc. punctor* и *Oc. hexodontus*. Причина снижения численности комаров *Cs. bergrothi* понятна: в первую половину лета у них отмирают пережившие зиму взрослые насекомые. Для ранневесеннего вида *Oc. communis* нижним температурным пределом, после превышения которого в водоеме начинают развиваться его личинки, чаще всего называют 7 °С, а иногда и значительно меньше. Его личинки отрождаются из яиц на 7–10 дней раньше, чем у других видов. Такие биологические особенности развития этого вида объясняют более ранний пик его численности и дальнейшее постепенное снижение удельной численности в течение летнего сезона. Комар *Oc. punctor* приурочен к заболоченным местам, а средняя темпера-

тура воды в местах развития его личинок лишь немного больше, чем у предыдущего вида. Тем не менее массовый вылет взрослых комаров у этого вида происходит приблизительно на неделю позже, чем у *Oc. communis*, хотя из комаров *Ochlerotatus* мы первыми ловили единичные экземпляры именно *Oc. punctor*. Комары *Oc. excrucians* – средневесенний вид, широко распространенный на Урале от лесотундры до полупустынь – вылетают на неделю или 10 дней позже первого появления взрослых комаров *Ochlerotatus*.

Следовательно, выявленные нами отличия в динамике численности объясняются биологическими особенностями видов: зимовкой на разных стадиях жизненного цикла, термофильностью, сроками отрождения личинок из яиц, скоростью их развития, сроками выплода имаго и, вероятно, разным температурным оптимумом их лёта. Возможно, что именно по этой причине численность комаров *Oc. hexodontus*, принадлежащих к ранневесенним и тундро-лесным видам, увеличивалась на стадии имаго в более поздние сроки, чем у комаров *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Oc. excrucians* (см. рис. 9).

Приведенные выше данные о продолжительности лёта и динамике численности нападающих комаров в северной тайге Урала демонстрируют видовые особенности сезонного развития и динамики численности кровососущих комаров, вполне объяснимые их биологическими и экологическими особенностями.

Численные соотношения комаров разных экологических групп. Изучая динамику соотношений экологических групп кровососущих комаров, мы пользовались своей классификацией этих групп комаров, составленной на основании биотопических предпочтений комаров, их распределения по природным зонам и другим характеристикам. Анализировали выборки комаров, взятые в г. Нижнем Тагиле (2001 г. – с 25 мая по 15 сентября, 2002 г. – с 25 мая по 5 сентября; Рощектаева, 2003; Некрасова и др., 2003б), в окрестностях пос. Оус Ивдельского района Свердловской обл. (Некрасова, 1983) и возле Троицкого учлесхоза в Челябинской обл. (по данным Кутузовой, 2002). Комаров распределили на четыре экологические группы: полизональные, интразональные (луговые, пойменные и болотные вместе), лесные (включая тундро-лесные) и лесо-лесостепные.

В Нижнем Тагиле в 2001 и 2002 гг. были обнаружены следующие виды кровососущих комаров: 12 видов из рода *Ochlerotatus* – *Oc. dorsalis*, *Oc. riparius*, *Oc. excrucians*, *Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Oc. hexodontus*, *Oc. sticticus*, *Oc. nigrinus*,

Таблица 21

Соотношение численности экологических групп кровососущих комаров в растительных подзонах Свердловской области (*n* – число видов)

Растительная подзона	Экологическая группа							
	Полизональные		Интразональные		Лесные		Лесо-лесостепные	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Н. Тагил и его окрестности								
2001 г.	*n* = 6		*n* = 4		*n* = 4		*n* = 3	
	744	45,95	322	19,89	145	8,96	408	25,2
2002 г.	*n* = 6		*n* = 4		*n* = 3		*n* = 2	
	1347	47,94	618	21,99	247	8,79	598	21,28
Северная тайга (Некрасова, 1983)	*n* = 5		*n* = 3		*n* = 4		*n* = 2	
	547	36,52	491	32,78	282	18,82	178	11,88
Средняя тайга (Зраенко и др., 1974)	*n* = 7		*n* = 7		*n* = 3		*n* = 4	
	1966	66,44	402	13,59	229	7,74	362	12,23
Южная тайга (Зраенко и др., 1974)	*n* = 10		*n* = 8		*n* = 5		*n* = 5	
	25 610	84,47	2873	9,48	726	2,39	1111	3,66
Сосново-березовые леса (Зраенко и др., 1974)	*n* = 6		*n* = 6		*n* = 3		*n* = 4	
	2208	56,53	1128	28,89	362	9,26	208	5,32
Лесостепь (Зраенко и др., 1974)	*n* = 6		*n* = 4		*n* = 1		*n* = 3	
	1952	70,98	575	20,91	20	0,73	203	7,38

Oc. diantaeus, *Oc. intrudens*, *Oc. pullatus*, *Oc. cataphylla*; 2 из рода *Aedes* – *Ae. vexans* и *Ae. cinereus*, один из рода *Culiseta* – *Cs. alaskaensis*, один из рода *Culex* – *Cx. pipiens* и один вид палеарктического комплекса *An. maculipennis*. В фауне этого крупного уральского города и его окрестностей преобладали такие виды, как *Oc. cataphylla* (7,4 и 7,8 % от всех комаров, пойманных в 2001 и 2002 гг. соответственно), *Ae. cinereus* (15,4 и 11,5 %), *Oc. communis* (13,9 и 26,1 %), *Oc. diantaeus* (5,4 и 5,0 %), *Oc. excrucians* (8,7 и 9,3 %), *Oc. intrudens* (8,2 и 10,1 %), *Oc. punctor* (9,2 и 11,3 %) и *Ae. vexans* (13,0 и 8,2 %).

Доля полизональных, интразональных, лесных и лесо-лесостепных видов среди кровососущих комаров фауны Нижнего Тагила (17 видов) составила 37,5; 25; 18,75 и 18,75 % соответственно. В другом порядке можно расположить обилие этих групп, выраженное числом экземпляров пойманных комаров. С 2001 г. по 2002 г. соотношение этих групп мало изменилось (табл. 21). Таким образом, почти 2/3 от всех нападающих в Нижнем Тагиле

и его окрестностях комаров относятся к полизональным и интразональным видам.

Чтобы определить силу влияния зонально-климатических градиентов среды на экологическую структуру фаун и сообществ кровососущих комаров, мы сравнили тагильские данные с результатами анализа фауны комаров северной тайги (Некрасова, 1983) и в других природных подзонах Свердловской обл. (Зраенко и др., 1974). Хорошо видно, как от северной тайги к лесостепным краям Свердловской обл. вдвое растет доля полизональных видов комаров. Ее рост в направлении с севера на юг может еще более увеличиться, если привлечь данные по комарам в тундре Полярного Урала (Бельтюкова, Митрофанова, 1971), где доля особей полизональных видов составляла всего 16,1 %, интразональных – 0,9 %, а общее обилие наиболее распространенных в тундре и лесной зоне комаров – 83 %.

В пяти растительных подзонах Свердловской обл. число пойманных комаров полизональных видов значительно больше, чем в других группах. Их доля составляет от 36,5 до 84,4 %. Количество комаров, относящихся к интразональным видам, колеблется при переходе к разным ландшафтным подзонам в 3 раза (с 9,5 до 32,8 %): больше всего их в северной тайге и сосново-березовых лесах, меньше – в южной тайге. Максимум обилия комаров собственно лесных или тундро-лесных видов наблюдается в северной тайге и сосново-березовых лесах, минимум – в южной тайге и лесостепи. Доля лесо-лесостепных видов невелика (от 3,7 до 12,2 %) и по широтам она изменяется иначе, чем у лесных видов: в северной тайге их меньше, а в средней тайге и лесостепи – больше, чем лесных. Мало их и в южной тайге, где многочисленны полизональные виды.

Хотя г. Нижний Тагил и находится в подзоне южной тайги, тем не менее среди всех отловленных в городе и его окрестностях комаров представителей полизональных видов в 1,8 раза меньше, чем вообще в подзоне южной тайги Свердловской обл., особей интразональных видов больше в 2,1–2,3 раза, лесных – в 3,8 раза и лесостепных – в 5,8–6,8 раза (см. табл. 21).

Динамика активности комаров разных экологических групп. Динамику численности и экологической структуры комаров изучали на протяжении 12 декад 2001 г. в 6 местах и 11 декад 2002 г. – в 7 местах г. Нижнего Тагила и его окрестностей.

В каждой экологической группе города обнаружены виды, лёт которых продолжается долго – от 7 до 12 декад: *Oc. cantri-*

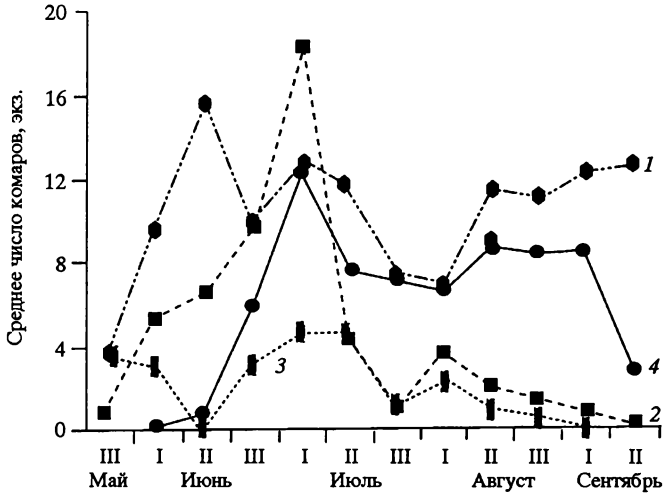

Рис. 10. Сезонные колебания активности нападающих комаров в г. Нижний Тагил (2001 г.).

1 – полизональные, *2* – интразональные, *3* – лесные, *4* – лесо-лесостепные виды

nis, *Oc. intrudens*, *Oc. punctor*, *Oc. diantaeus*, *Ae. cinereus* и *Oc. excrucians*. Лёт длится дольше у лесо-лесостепных и полизональных видов и занимает в среднем 6,2–6,3 декады. У лесных и, особенно, интразональных видов продолжительность лёта меньше – в среднем 4,75–5,7 декады.

Из рис. 10 видно, что в 2001 г. с начала июня до середины июля была высокой активность нападения комаров полизональных видов. Пик активности этих комаров пришелся на 15 июня. Позже развивалась волна активности интразональных видов (25 июня – 15 июля), которая достигла пика 5 июля. С середины июня начала увеличиваться активность комаров лесо-лесостепных видов. У них пик численности совпал по времени с пиком численности интразональных видов (5 июля), но к концу июля активность резко упала, а потом постепенно прекратилась к середине сентября (с 5 до 15). Напротив, интенсивность нападения комаров полизональных видов сохранялась высокой до 15 сентября. Активность комаров лесных видов в Нижнем Тагиле была невысокой – до 5 экз. за 20 мин учета. В 2001 г. она колебалась, образуя две волны – 25 мая (за счет перезимовавших комаров *Culiseta*) и 5 июля. К концу июля она заметно снизилась и совсем прекратилась к началу сентября. В 2002 г. динамика активности

интразональных видов была приблизительно такой же, как и в 2001 г., но пик активности наступил на 10 дней раньше.

Таким образом, фенологический спектр активности кровососущих комаров в Нижнем Тагиле составляют фазы активности четырех экологических групп видов, каждая из которых отличается по динамике активности нападения, ее уровню и положению максимума активности во времени.

Наши расчеты показали, что и в северной тайге Свердловской области (пос. Оус, 1975 г.) фенологические спектры активности экологических групп комаров неодинаковы. Общая доля нападающих на людей комаров полизональных видов здесь падает с июня к августу почти в 3 раза (с 43,61 до 15,2 %), а интразональных – растет с 21,8 до 39,8 %. Это явление похоже на чередование активности этих же групп комаров в Нижнем Тагиле и может иметь одинаковую природу. Однако в отличие от Нижнего Тагила доля лесных и тундро-лесных видов в окрестностях пос. Оус с июня к июлю упала из-за исчезновения перезимовавших комаров рода *Culiseta*, а в августе стала даже больше, чем в июне (24,4; 10 и 31,4 % соответственно). Доля лесо-лесостепных комаров, пойманных возле пос. Оус, за лето 1975 г. выросла всего с 10,2 до 13,6 % и была в 3 раза меньше, чем в Нижнем Тагиле.

Ввиду своеобразия фауны лесостепи и неодинаковых взглядов на самобытность и автохтонность ее животного населения (Чернов, 1975), интересно было сопоставить данные о динамике активности комаров в лесной зоне и лесостепи. Для этого мы воспользовались результатами многолетних учетов комаров на Троицком лесостепном стационаре (Кутузова, 2002, с. 75; см. табл. 22).

Из-за полуколичественного характера этих данных мы проследили динамику активности экологических групп комаров по баллам, которые присваивали каждому виду. Выяснилось, что первый пик активности полизональных видов (*Oc. cyprius*, *Oc. communis*, *Oc. intrudens*, *Oc. pionips*, *Oc. excrucians*, *Oc. pullatus*, *Ae. v. vexans*, *An. messeae*, *Cx. modestus*, *Coq. richiardii*) в этом месте лесостепного Зауралья смещен на III декаду июня (в Нижнем Тагиле – на I и II декады июня). Второй пик приходится на начало августа, а в Нижнем Тагиле – на 15–25 июля и 25 августа. Общая активность лесостепной группы видов (*Oc. albescens*, *Oc. cantans*, *Oc. caspius*, *Ae. cinereus*, *Oc. leucomelas*, *Oc. montchadskyi*, *Oc. subdiversus*, *Cs. ochroptera*) превышает активность полизональной группы в мае, июне, в III декаду июля и I декаду августа. В Нижнем Тагиле активность лесостепной группы видов при-

Таблица 22

Видовой состав и степень обилия* кровососущих комаров в лесостепном Зауралье (Кутузова, 2002)

№ п.п.	Вид	Май		Июнь			Июль			Август		
		Декада										
		II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	*Ochlerotatus albescens*	М	М	Р								
2	*Oc. cantans*		М	Д	Д	Д	Д	Д	М	Р		
3	*Oc. caspius*		СД	Р	Р	Р	Р	Р	Р	СД	Д	
4	*Oc. cataphylla*	СД	М									
5	*Oc. cyprius*				М	Р						
6	*Oc. communis*		М	СД	Д	М	М					
7	*Oc. diantaeus*		СД	М	М	М						
8	*Oc. excrucians*			М	Д	Д	СД	СД	СД	М	М	
9	*Oc. flavescens*					Д	Д	Д	Д	СД	СД	
10	*Oc. hexodontus*			Р	Р							
11	*Oc. intrudens*		Д	Д	Д	Д	СД	М				
12	*Oc. leucomelas*		М									
13	*Oc. montchadskyi*		СД	Р								
14	*Oc. pionips*			М	М	М	Р					
15	*Oc. pullatus*				Р							
16	*Oc. punctor*			Р	СД	М						
17	*Oc. subdiversus*	Д	Д	Р	Р							
18	*Aedes cinereus*			СД	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д
19	*Ae. vexans*					Р	Р	Р	Р	М	М	
20	*Anopheles messeae*					Р	Р	М	СД	СД		
21	*Culiseta alaskaensis*	Д	СД	Р	Р	Р						
22	*Cs. bergrothi*		Р									
23	*Cs. morsitans*									Р	Р	
24	*Cs. ochroptera*			+	+	+						
25	*Culex pipiens*	М				Р			Р	Р		
26	*Cx. modestus*								Р	М		
27	*Coq. richiardii*					СД	Д	Д	Д	Д	Д	Д

Примечание. (+) – вид обнаружен только на стадии личинки. Степень обилия: Д – доминантные (свыше 25 %), Д – доминантные (8–25 %), СД – субдоминантные (2–8 %), М – малочисленные (0,5–2 %), Р – редкие (ниже 0,5 %).

ближалась к уровню активности полизональных видов только к концу июля – середине августа. Максимум активности у лесных видов комаров в лесостепи Челябинской обл. наступает в мае, главным образом благодаря лёту *Cs. alaskaensis* и *Oc. diantaeus*, в июне их активность падает, потом образует небольшую волну в августе, тогда как в Нижнем Тагиле – 15–25 июля. Суммарная активность нападения интразональных видов комаров в лесостепи невелика: меньше всего в начале июня и конце августа, несколько выше – в конце июня, т. е. в то же время, что и в Нижнем Тагиле. Общий уровень активности лесостепных видов комаров в окрестностях Троицкого учлесхоза в 2,8–2,9 раза, а полизональных видов – в 2,4–2,5 раза больше, чем лесных и интразональных.

Изменчивость активности комаров экологических групп. Из табл. 23 видно, насколько изменчивы число и доля комаров разных экологических групп на протяжении 12 декад в 2001 г. и 11 декад 2002 г. в г. Нижнем Тагиле. Судя по коэффициентам вариации (31–47 и 106–115 %), изменчивость активности (т. е. числа нападающих) комаров в Нижнем Тагиле меньше всего у полизональных, а больше – у интразональных видов. У лесных и лесо-лесостепных видов они имеют промежуточную величину, причем в смежные годы расположение 4 экологических групп видов по изменчивости активности одинаковое. В северной тайге (пос. Оус) изменчивость обилия комаров этих же групп, определенная по коротким рядам цифр (июнь–август 1975 г.), не различалась. Тем не менее в 1980 г. в результате учетов, сделанных на меньшей территории, чем в 1975 г., помесячная изменчивость активности у полизональной и интразональной групп была в 1,45 раза меньше, чем у двух других.

Судя по коэффициентам вариации суммарного обилия (в %) комаров Нижнего Тагила, подекадная изменчивость в 2001 и 2002 гг. была меньше у комаров полизональных видов (коэффициенты вариации 16–30 %). Более варьирует по декадам доля лесных комаров, а у интразональных и лесо-лесостепных видов она характеризуется промежуточными значениями. В северной тайге в 1975 и 1980 гг. наибольшей изменчивостью от июня к августу отличалась доля лесных видов, но по этой характеристике различие между 4 экологическими группами в 1975 г. было незначительным.

Корреляции между активностью комаров разных экологических групп. Низкую интегрированность экологических систем

Таблица 23

Среднее число и доля нападающих кровососущих комаров разных экологических групп

Выборка	Виды							
	полизональные		интразональные		лесные		лесо-лесостепные	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Н. Тагил, 2001 г. (12 декад, 6 мест сбора)								
M	62,0	48,65	26,92	16,62	12,08	10,43	34,0	24,0
S.D. = σ	19,51	14,71	31,08	12,6	10,17	12,0	23,52	15,99
CV, %	31,46	30,24	115,47	75,8	84,13	115,06	69,18	66,6
Н. Тагил, 2002 г. (11 декад, 7 мест сбора)								
M	122,45	48,43	56,18	23,96	22,45	10,76	54,36	21,09
σ	57,59	7,58	59,64	16,51	13,97	10,74	44,96	16,87
CV, %	47,03	15,65	106,16	68,89	62,2	99,81	82,7	79,99
Ивдельский р-н, пос. Оус, 1975 г. (за 3 месяца)								
M	273,5	31,89	245,5	34,67	141,0	21,15	89,0	12,29
σ	221,6	12,05	189,72	9,8	112,88	9,0	66,9	1,58
CV, %	81,02	37,79	77,28	28,26	80,06	42,57	75,17	12,85
Ивдельский р-н, пос. Оус, 1980 г. (за 3 месяца*)								
M	270,67	71,31	46,0	11,96	24,0	5,81	44,67	10,91
σ	136,25	12,47	22,27	0,81	18,25	4,41	32,0	7,31
CV, %	50,34	17,49	48,41	6,93	76,03	75,91	71,65	66,96

Примечание. *M* – среднее значение, σ – среднее квадратическое отклонение, *CV* – коэффициент вариации; * – см. Некрасова, 1987.

считают основным фактором, определяющим специфику их эволюции (Чернов, 1996), а вместо идеи коадаптации видов, по крайней мере растительных сообществ, в последнее время более популярны идея объединения в сообществе видов с разными экологическими нишами и принцип дифференциации экологических ниш (Миркин и др., 2001). Тагильский материал дал нам возможность определить, как коррелирует активность разных видов комаров. Расчеты ранговых коэффициентов корреляции Спирмена сделаны по последовательным значениям числа нападающих комаров (каждые 10 дней 2002 г.) в относительно чис-

тых окрестностях Нижнего Тагила – возле остановки «337 км», поселков Голый Камень и Черемшанка. Пользуясь корреляционной решеткой, выделили пары видов, активность которых коррелировала в одном, двух или трех местах города.

Положительные связи ($p < 0,05$) между уровнями активности были найдены у следующих пар видов: *Oc. communis – Oc. punctor*, *Ae. cinereus – Oc. diantaeus*, *Ae. cinereus – Ae. vexans*, *Oc. punctor – Oc. intrudens*, *Oc. punctor – Oc. cataphylla*, *Oc. intrudens – Oc. cataphylla*. В двух местах положительно коррелировала активность *Oc. communis – Oc. cataphylla* и *Ae. cinereus – Oc. excrucians*, всего в одном – *Oc. communis – Oc. intrudens*, *Oc. communis – Oc. dorsalis*, *Oc. punctor – Oc. dorsalis*, *Oc. intrudens – Oc. dorsalis*, *Oc. diantaeus – Oc. excrucians*, *Oc. excrucians – Ae. vexans* и *Oc. cataphylla – Oc. dorsalis*. В трех местах отрицательно коррелировала активность *Ae. cinereus – Cs. alaskaensis*, в двух – *Oc. excrucians – Cs. alaskaensis*, *Oc. intrudens – Ae. vexans* и *Ae. vexans – Oc. cataphylla* и в одном – *Oc. communis – Cx. pipiens*, *Oc. punctor – Cx. pipiens* и *Ae. cinereus – Oc. cataphylla*. Отсюда видно, что наиболее часто коррелируют уровни активности в парах полизональные–интразональные (12 случаев из 40), полизональные–полизональные (9 случаев) и лесные–лесо-лесостепные (8 случаев) виды.

По этим данным мы не считаем возможным судить об экологической структуре локальных фаун нападающих комаров. Тем не менее их можно использовать для оценки разнообразия фауны и при изучении постоянства ценотического «поведения» кровососущих комаров разных видов и родов.

В результате эколого-географического анализа мы (Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2002; см. главу 8) обнаружили, что облик фаун и сообществ кровососущих комаров Уральского региона обусловлен своеобразным сочетанием широтно-зональных изменений числа видов, таксономического, зоогеографического и доминантного состава сообществ. Влияние зонально-климатических условий сказывается также на индексах разнообразия сообществ и общности фаун, хотя видны черты фаунистического сходства между некоторыми лесными подзонами Урала и «универсальные» черты структуры сообществ комаров.

Полученные нами результаты дополняют картину сложного и многоуровневого разнообразия сообществ кровососущих комаров. Мы допускаем некоторую условность выделяемых нами экологических групп. Однако по относительному обилию кома-

ров, представляющих эти группы, сезонной ритмике их жизнедеятельности, характеристикам изменчивости и связям между другими параметрами проявляются достаточно четкие различия между выборками комаров разных природных подзон Свердловской области, между структурами фаун комаров разных биогеоценозов и одного из крупнейших уральских городов – Нижнего Тагила.

Одним из главных механизмов при формировании сообществ считают дифференциацию экологических ниш (Миркин и др., 2001; Пианка, 1981; Уиттекер, 1980). Широтные градиенты обилия, неодинаковые у экологических групп комаров, и особенно своеобразие сезонной динамики их активности являются хорошими примерами роли групповых и видовых особенностей комаров в жизнедеятельности сообществ. Широтный градиент обилия комаров полизональных видов, которое растет с северной тайги к лесостепным краям Свердловской обл., мало похож на U-образные градиенты обилия комаров интразональных и лесных видов (см. главу 8). Это может быть обусловлено тем, что на Урале экологический оптимум интразональных комаров находится отнюдь не в лесостепи в отличие от других процветающих в ней животных (Чернов, 1975).

Ярким примером значения комплексных зонально-климатических факторов в формировании структуры и жизнедеятельности сообществ комаров являются географические различия сезонной ритмики сообществ. Такие ритмы считают функцией природных сообществ и проявлениями адаптации к ритмам среды (Уиттекер, 1980). Выплод комаров, который растянут во времени, и неодинаковые репродуктивные возможности видов относятся к важным факторам дифференциации ниш. По срокам и уровням активности нападения комаров на людей как в Нижнем Тагиле, так и в лесостепи Южного Урала можно судить, что разные экологические группы комаров, несмотря на корреляции между динамикой численности у некоторых видов, дифференцировали свои ниши как во времени – применительно к сезонному колебанию условий, так и в пространстве – по зональной оси. Относительная стабильность фенологических спектров и ритмики активности экологических групп комаров Нижнего Тагила в разные годы и устойчивость обилия этих групп (судя по критерию достоверности разности долей) позволяют предположить, что разногодичные флуктуации экологического состава комаров в таком крупном городе имеют относительно меньшее зна-

чение, чем в других биогеоценозах (см. главу 8). Известно, что в различные годы сроки появления имаго разных видов совпадают и в лесостепи (Кутузова, 2002).

Неодинаковую реакцию экологических групп комаров на окружающие условия иллюстрирует также характер связей между числом видов и суммарным обилием комаров, определенных по данным табл. 23. У полизональных групп число видов в группе связано с суммарным обилием комаров – с относительным обилием в % ($r = +0{,}78$; $p = 0{,}037$) и логарифмом числа экземпляров ($r = +0{,}95$; $p < 0{,}001$). У лесных комаров число видов коррелирует с логарифмом числа экземпляров ($r = +0{,}85$; $p = 0{,}014$), тогда как у лесо-лесостепных ($r = -0{,}72$; $p = 0{,}067$) и интразональных ($r = -0{,}61$; $p = 0{,}14$) проявилась лишь тенденция отрицательной связи между числом видов и логарифмом их доли в сообществе. В Нижнем Тагиле число видов и обилие интразональных комаров соответствуют зависимости, присущей этим же комарам в природных подзонах Урала (глава 8). Относительно высокое обилие комаров лесо-лесостепной группы (21–25 % от всех нападающих) в Нижнем Тагиле обеспечивают лишь два-три вида. В северной тайге Свердловской обл. относительно высокое обилие интразональных комаров (33 %) также обусловлено обилием всего трех видов. Поэтому можно полагать, что у кровососущих комаров соотношения числа видов и группового обилия соответствуют одному из известных биоценотических принципов А. Тинемана. В результате дальнейшего анализа можно оценить значение ограничивающих факторов (условий Севера, крупного города, аридных условий и т. д.) для тех или иных экологических групп кровососущих комаров.

Глава 8 ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ ЗОНАХ И ПОДЗОНАХ УРАЛА

Из-за громадной меридиональной протяженности (свыше 2500 км), весьма разнообразного климата и сочетания вертикальных и широтных зон растительности – от тундр и альпийской зоны до степи Урал представляет собой очень удобный объект для постановок и решения сравнительно-экологических и зоогеографических задач.

При анализе экологического состава кровососущих комаров Среднего Урала мы почти не учитывали список видов комаров, опубликованный Ю.М. Колосовым в 1936 г. Границы Среднего Урала он принимал в пределах бывшей Пермской губ. 1914 г., а нахождение и видовая самостоятельность некоторых видов требовали, по его мнению, подтверждения. В его редкой книге указано 28 видов: *Aedes* (*Ochlerotatus*) *communis*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *cantans*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *dorsalis*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *punctor*, *Ae.* (*Aedimorphus*) *vexans*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *cyprius*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *excrucians*, *Ae.* (*Aedes*) *cinereus*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *intrudens*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *flavescens*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *diantaeus*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *cataphylla*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *riparius*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *leucomelas*, *Ae.* (*Aedes*) *rossicus* Dolbeshkin, Gorickaja, Mitrofanova, 1930 (пойман в Перми Ю.Г. Митрофановой, его определение подтвердил А.А. Штакельберг, 1937), *Anopheles* (*Anopheles*) *maculipennis*, *An.m.messeae*, *An.* (*Anopheles*) *claviger*, *Culex* (*Culex*) *pipiens*, *Cx.* (*Culex*) *torrentium* (прежнее название *Cx. exilis* Dyar, 1924), *Cx.* (*Neoculex*) *territans* (прежнее название *Cx. apicalis* Ad.), *Cx.* (*Barraudius*) *modestus*, *Coquillettidia richiardii*, *Culiseta* (*Culiseta*) *alaskaensis*, *Cs.* (*Culicella*) *fumipennis*, *Cs.* (*Culicella*) *morsitans*, *Cs.* (*Culiseta*) *glaphyroptera* Schiner, 1864 (Денежкин Камень, Пермь и два района в 60–100 км к западу от Перми), *Cx.* (*Culex*) *laticinctus* Edw. (Екатеринбург). А.В. Гуцевич с соавт. (1970) считали, что все находки *Cs. glaphyroptera* восточнее Западной Европы и Закарпатья скорее всего относятся к *Cs.* (*Culiseta*) *bergrothi* Edwards, 1921, все находки *Cs. fumipennis* по имаго нуждаются в подтверждении, а *Cx. laticinctus* в СССР не встречается.

После исключения из списка Ю.М. Колосова (1936) двух последних видов его фаунистическое сходство с объединенным списком, составленным по 43 спискам комаров Среднего Урала, оказалось выше среднего (ИЖ = 0,69). Это значит, что 30–70 лет назад фауна кровососущих комаров двух обследованных Ю.М. Колосовым областей Урала, судя по показателю ИЖ, учитывающему долю общих, причем часто редких, видов, была весьма похожа на современную фауну комаров Среднего Урала.

Тем не менее попытка использовать данные Ю.М. Колосова при анализе фауны комаров средней тайги Уральского региона оказалась не совсем удачной. Мы выбрали из списка лишь 12 видов, места отлова которых соответствуют средней тайге Урала, и проанализировали их вместе со списками комаров средней тайги, опубликованными Н.А. Зраенко с соавт. (1974) и Л.П. Кухарчук (1981; выборка из Тобольского района, с запада примыкающего к Уралу). Сравнение частот встречаемости комаров даже по 3 спискам дало некоторое представление о том, какие виды являются обычными для средней тайги. Однако частота встречаемости у нескольких видов комаров (*Oc. cyprius*, *Ae. vexans*, *Cs. bergrothi*, *Cx. pipiens*) в этих списках сильно отличается от частот в смежных подзонах – северной и южной тайге, для которых было больше списков. Поэтому судить о том, насколько состав фауны комаров средней тайги соответствует фаунам комаров вдоль всего Урала, мы можем лишь в первом приближении.

Чтобы проверить, насколько результат зависит от давности исследования и коллектива зоологов, которые ловили и определяли комаров, мы сравнили список кровососущих комаров южной тайги Свердловской обл., составленный Н.А. Зраенко с соавт. (1974) по данным за ряд лет, с объединенным списком комаров, пойманных нами в южной тайге Свердловской обл. в 2000–2005 гг. Обнаружено большое соответствие между этими списками (ИЖ = 0,71). Поэтому мы включили 4 суммарных списка Н.А. Зраенко с соавт. (1974), в комплект списков комаров Среднего Урала, и дальше анализировали их наравне с коллекциями комаров, пойманных в известных нам местах и за более определенный промежуток времени – в течение дня или месяца.

Основным материалом для выявления зоогеографических закономерностей были качественные списки. Указания на долю того или иного вида комара в разовой или объединенной выборке какой-либо местности весьма редки (Бельтюкова, Митрофа-

нова, 1971; Некрасова, 1983, 1987). Поэтому основу картины распределения комаров по Уралу и смежным территориям мы создавали, определяя частоту встречаемости каждого вида в наборе видовых списков по каждой природной зоне и подзоне региона. Если имелись количественные данные (это были преимущественно наши коллекции), то по спискам комаров такого района (например, Свердловской обл. или лесопарков Екатеринбурга), подзоны (например, северной тайги Свердловской обл.) или растительной формации (например, сосняков в окрестностях Екатеринбурга или в Ильменском заповеднике) мы рассчитывали среднее обилие каждого вида. Использование двух независимых оценок – присутствия и ценотической значимости каждого вида – дало нам более объективную картину их распределения на Урале. Помимо того, оно показало неполноценность суждений о составе фаун комаров или степени сходства между ними, высказанных лишь по числу общих видов или основанных на этом фаунистических индексах.

Геоботаники считают, что показатель встречаемости свидетельствует об особенностях размещения вида в пределах сообщества и входит в общий признак обилия как одна из его сторон. Однако каждый в отдельности (число особей, их масса, встречаемость и др.) они односторонни и недостаточны для суждения о значении вида в жизни сообщества (Понятовская, 1964). Нас интересовало, как соответствуют эти признаки друг другу у комаров Урала. Расчеты, сделанные по 43 спискам комаров южной тайги (Свердловская обл.), а также других подзон Урала, показали, что связь между встречаемостью и средним (для совокупности из 43 списков) обилием видов комаров можно описать линейной (типа $Y = aX + b$; $r = +0{,}86$) и экспоненциальной ($Y = \exp(a + bX)$; $r = 0{,}78$) зависимостями (рис. 11). Судя по уровням значимости и виду графиков (рис. 11), лучше всего ($r = +0{,}926$) отражает эту связь степенная зависимость типа $Y = aX^b$, где $\mathrm{Log}a = -7{,}05$ и $b = 2{,}215$. По существу зависимость относительного обилия от встречаемости комаров тех или иных видов является аллометрической, так как она становится линейной при логарифмировании по обеим осям координат. Для южной тайги графику регрессии хорошо соответствуют характеристики 35 видов комаров – начиная с редких и малочисленных *Cs. ochroptera* и *Cs. morsitans* и вплоть до обычных и многочисленных в тайге *Oc. punctor*, *Oc. communis* и *Ae. cinereus*. Координаты комаров *Cs. bergrothi*, *Cx. territans* и *Cx. torrentium* отклонились на графике в сторону

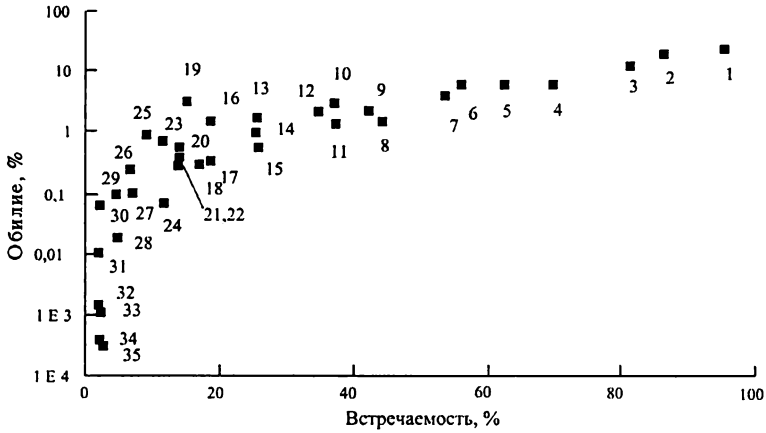

Рис. 11. Соотношение встречаемости и обилия разных видов кровососущих комаров в 43 фаунистических списках для южной тайги Среднего Урала (Свердловская обл.).

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

меньших, чем следует из уравнения регрессии, значений. Это указывает на особые соотношения между ними и другими видами.

Как мы покажем ниже, корреляции между встречаемостью и обилием комаров проявляются не на всех широтах и в растительно-ландшафтных зонах. Применяя линейную, экспоненциальную и мультипликативную модели регрессии к этим фаунистическими характеристикам, рассчитанным по совокупности из 14 списков комаров настоящей и южной тундры и лесотундры, мы не обнаружили достоверных связей между ними. Тем не менее и среди комаров Субарктики с помощью регрессионного анализа удалось дифференцировать группы видов с разными соотношениями данных характеристик.

Найденные корреляции между встречаемостью и относительным обилием видов оказались удобными на предварительных этапах сравнительного анализа фаун комаров Урала – для оценок их однородности и выявления характерных видов. Однако очевидно, что, пользуясь каждой из этих характеристик отдельно, можно получить одностороннюю картину. Аллометрия по определению означает отсутствие геометрического или фи-

зиологического подобия организмов разного размера, ведет к изменениям жизненного цикла и является мощным источником филогенетических ограничений (Бигон и др., 1989, с. 49–51). Поэтому аллометрическая зависимость между двумя экологическими характеристиками свидетельствует об отсутствии подобия в ценотических отношениях между редкими и, наоборот, многочисленными видами кровососущих комаров. Кроме того, она указывает на перестройки ценотических отношений видов, идущие при изменениях условий обитания и численности комаров. Неодинаковому ценотическому «поведению» разных видов комаров может способствовать их экологическая индивидуальность, в том числе видовые особенности их реакций на биотические и абиотические условия.

8.1. РАЗНООБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ ТУНДРЫ И ЛЕСОТУНДРЫ

На крайнем севере Уральской горной страны и смежных с ней заполярных территориях Западной Сибири и Ямала зоологи изучали фауну кровососущих комаров лишь в отдельных местах, главным образом в южной части подзоны южной тундры и лесотундре. Видовое разнообразие этих насекомых здесь небольшое. Однако даже на таком разрозненном материале мы попытались выяснить, как соотносятся экологическая индивидуальность видов комаров и разнообразие сообществ с другими параметрами фаун и сообществ, которые образовались в процессе приспособления к жизни в этих суровых условиях.

Нас интересовали состав и параметры маловидовых и тем не менее приспособленных к таким условиям сообществ, их отличия от сообществ комаров других ландшафтно-растительных зон, из мест с более умеренным климатом и давних по происхождению фаун, а также структурное разнообразие сообществ, изменчивость их доминантного и экологического состава во времени и пространстве. Характеристики разнообразия, отличающие комаров Севера, мы использовали потом при сравнительном анализе фаун, сообществ, прослеживая географические изменения их вдоль Урала.

В тундре среди кровососущих двукрылых комары составляют до 98,5 % нападающих за сезон насекомых, на долю мошек приходится 1,3 %, на долю мокрецов – 0,2 %, а в лесотундре обилие мошек может достигать 30 % (Медицинская териология,

1979). Соотношение компонентов гнуса зависит от того, в какой из подзон тундры велись учеты. Так, в типичной мохово-лишайниковой тундре на Среднем Ямале средняя доля комаров среди нападающих на человека двукрылых составляла 79,3 %, максимальная – 84,9 %, а другим компонентом гнуса были мошки. В те же годы в кустарничковой тундре на Южном Ямале в составе гнуса, кроме комаров и мошек, были мокрецы: их доля по средним значениям была равна 82,6 , 9,5 и 7,85 % соответственно, а по максимальным – 86,5, 11,0 и 2,5 % (Мирзаева и др., 1984).

Для Субарктики Евразии называют до 35–38 видов кровососущих комаров и даже больше. На самом деле в каждом из мест тундровой зоны и даже при совместном рассмотрении фаун тундры и лесотундры их видовой состав беден. Как и доминантный состав, он зависит от географического положения и характера местности, растительных условий, варьирует по широте и долготе.

В арктических тундрах Сибири типичными представителями тундрового комплекса считают комаров *Oc. nigripes*, *Oc. impiger* и *Oc. hexodontus*, а самыми массовыми видами лесотундры – *Oc. hexodontus* (90 % нападающих комаров) и *Oc. nigripes* (5,6 %) (Мезенев, 1968, 1972, 1976, цит. по: Медицинская териология, 1979). На юго-западе Таймыра в течение 4 летних сезонов из 12 видов кулицид на стадиях личинки и имаго доминировали всего два – *Oc. communis* и *Oc. hexodontus* (Куприяшкин, 1994). На Европейском Севере из 7 – 15 отмеченных там видов кровососущих комаров к наиболее типичным представителям фауны тундр, судя по частотам их встречаемости, стоит относить лишь половину видов: *Oc. communis* (100 % встречаемости в 14 видовых списках), *Oc. punctor* (100 %), *Oc. hexodontus* (100 %) и весьма распространенных, хотя и немногочисленных комаров *Oc. pullatus* (57,1 %), *Oc. nigripes* (71,4 %), *Oc. impiger* (85,7 %), *Cs. alaskaensis* (85,7 %) и *Cs. bergrothi* (71,4 %).

Мы сравнили по 14 спискам комаров, пойманных в 1960–1984 гг. (Полякова, 1963; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Мирзаева и др., 1984; Кухарчук, 1981; Полякова, Патрушева, 1974; Николаева, 1986, 1993; Ольшванг, 1977; Остроушко, 1980), состав фаун и структурное разнообразие сообществ комаров, обитающих в подзоне типичных тундр на Среднем Ямале (один список), в кустарничковых тундрах Южного Ямала и Полярного Урала (10 списков), а также в зоне лесотундры на Южном Ямале и Полярном Урале (3 списка). Чтобы не увеличивать вероятность ошибки при определении частот встречаемости ви-

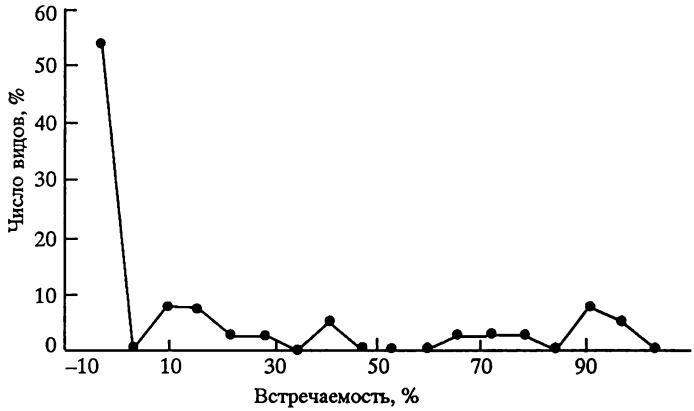

Рис. 12. Распределение видов кровососущих комаров по частоте встречаемости в тундре и лесотундре Урала и Ямала

дов из-за малого числа списков, мы объединили списки комаров 3 разных подзон. Чтобы не преувеличивать «вес» в общей картине какой-нибудь локальной фауны, например из долины р. Хадытаяхи, мы пользовались усредненными списками, например за 7 лет.

По частотам встречаемости в списках выделяются 4 группы видов (рис. 12). Самыми обычными комарами тундры и лесотундры являются *Oc. hexodontus*, *Oc. impiger*, *Oc. communis*, *Oc. nigripes* и *Oc. punctor* – они присутствуют в 93–100 % списков. Первый и третий из них – панбореальные виды с голарктическим распространением, *Oc. nigripes* – циркумполярный голаркт, а *Oc. punctor* – широко распространенный в Голарктике интразональный вид, господствующий в тайге и выплаживающийся главным образом в торфяных, а на Севере – сфагновых болотах. Немного меньше встречаемость видов *Oc. excrucians*, *Oc. pullatus* и *Oc. intrudens* (63,6–78,6 %). Менее чем в половине выборок, характеризующих состав локальных фаун Севера, отмечены *Oc. cataphylla* и *Cs. alaskaensis* (42,9 %) – циркумбореальные, обычные для лесной зоны виды, распространенные во всех растительных подзонах Уральского региона. К малораспространенным в типичной и южной тундре и лесотундре комарам можно отнести *Ae. cinereus* и *Oc. pionips* (21–28,6 %), а также *Oc. euedes*, *Oc. leucomelas* и *Oc. riparius* (14,3 % у каждого вида). Комары последних видов распределены в трех подзонах, по-видимому,

очень неравномерно, так как указаны лишь в 2–4 списках из 14. При единичных упоминаниях о нахождении в Субарктике других видов, например *Oc. cantans*, *Oc. churchillensis* E.B., *An. messeae* или *Cx. pipiens*, без указания места и времени их отлова, мы помещали их в один список. Встречаемость каждого из этих видов оказалась равной 7,1 %. Данные по комарам бассейна Усы (Габова, Остроушко, 1970) мы не включили в расчеты, поскольку список из 16 видов составлен по материалам учетов за ряд лет (1960–1962 гг. и 1965 г.) на слишком большой территории – 174 км в длину в бассейнах разных рек, протекающих в разных подзонах (северная тайга и южная лесотундра).

Распределение тундровых и лесотундровых видов полимодально, с пиками по 5, 10, 12 и 14 видов. Среднее число видов в списках равно 9±0,8, а коэффициент вариации – 34,3 %.

Изменчивость среднего и максимального числа видов комаров в Субарктике представляет интерес как отражение попыток представителей семейства приспособиться к жизни в крайне суровых условиях Севера. Необходимо отметить, что значимую роль в биоценозах тундры играет небольшое число видов. Это значит, что преадаптации, которыми обладают даже наиболее распространенные в зоне умеренного климата комары рода *Ochlerotatus*, наряду с другими признаками определяющие целостность и своеобразие этого среднего таксона, все вместе имеют не такое уж существенное значение для их приспособления к жизни в Субарктике.

Действительно, в южной тундре на Полярном Урале из 10 видов доминируют только *Oc. impiger* и *Oc. hexodontus* (соответственно 41,8 и 35,2 % всей выборки; Бельтюкова, Митрофанова, 1971), во временных водоемах ерниковых тундр в районе Воркуты – *Oc. hexodontus* (34–73 % общего обилия), *Oc. impiger* (31–38 %) и *Oc. communis* (до 32 %) (Остроушко, 1987), в таймырской тундре – только *Oc. impiger* (59 % от всех собранных личинок) и *Oc. nigripes* (30 %) (Мезенев, 1976), на юго-западном Таймыре – *Oc. communis* и *Oc. hexodontus* (Куприяшкин,1994, 2001), в настоящей тундре Среднего Ямала – один вид *Oc. hexodontus* (99,3 %) (Кухарчук, 1981). На Южном Ямале в зависимости от района и биотопа доминирует либо один *Oc. communis* (Полякова, Патрушева, 1974; в пойменном лесу долины р. Хадытаяхи; Николаева, 1993), либо 2 вида – *Oc. hexodontus* и *Oc. nigripes* (в тундре у р. Хадытаяхи; Николаева, 1993). Относительное обилие комаров *Oc. impiger*, *Oc. punctor* и *Oc. nigripes* в тундре Среднего

Ямала вблизи пос. Мыс Каменный, возле рек Нурма-Яха и Юрибей было в пределах 0,1–0,3 % (Кухарчук, 1981). У комаров *Oc. pullatus*, *Oc. intrudens*, *Oc. excrucians*, *Oc. cantans* и даже *Oc. communis* оно составило всего 0,01 %, так как попалось всего по одной особи каждого вида. К тому же точность определения этого комара как *Oc. cantans*, характерного отнюдь не для тундры, а для широколиственных лесов и степей (Гуцевич и др., 1970; Сазонова, 1959), вызывает сомнение.

По происхождению комаров, обитающих в кустарничковой тундре на Полярном Урале, относят к трем экологическим группам: 1) типичным обитателям тундры – *Oc. impiger*, *Oc. hexodontus* и *Oc. nigripes*; 2) к видам, связанным в своем распространении с горными странами, – *Oc. pullatus*; 3) к характерным для хвойных лесов видам – *Oc. pionips*, *Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Oc. cataphylla*, *Oc. excrucians* и *Cs. alaskaensis* (Бельтюкова, Митрофанова, 1971). Характер географического распространения и динамики численности двух видов первой группы – *Oc. impiger* и *Oc. nigripes* – отличается от динамики остальных, бореальных, лесных комаров. В.Н. Ольшванг (1992) отнес их к группе тундровых (гипоарктических) видов. Максимум их встречаемости (93–100 %) приходится на тундру и лесотундру. Они доминируют среди комаров Ямала и Таймыра, встречаются с частотой 8,3 % даже на южном краю лесной зоны Урала – в южной тайге (Челябинская обл.). Комар *Oc. hexodontus*, отнесенный К.Н. Бельтюковой и Ю.Г. Митрофановой (1971) к группе «типичных для тундры» видов, а вместе с *Oc. pullatus* причисленный также к группе гемиарктических и субальпийских (арктомонтанных) (Куприяшкин, 2001), по существу полизонален. У него максимум частоты встречаемости (100 %) приходится на тундровую зону и лесотундру. Однако он весьма обычен в северной и южной тайге (частота 50–54 %), а также в переходных к лесостепи сосново-березовых лесах (28,6 %) трех областей – Свердловской, Челябинской и Курганской. Попадается он и в лесостепи на Южном Урале (11,1 %), хотя в более аридных местах региона не найден.

По перепадам частот встречаемости каждого вида вдоль Урала легко проследить, что у комара *Oc. communis*, кое-где входящего в состав доминантов на севере Европы, Урала и в Сибири и относимого к борео-субарктическим или бореальным лесным видам, максимум встречаемости приходится на подзону южной тайги – как в Свердловской и Челябинской областях, так и Башкортостане. У *Oc. punctor*, принадлежащего к той же зоогео-

графической группе и местами многочисленного в Субарктике, максимум встречаемости тоже соответствует южной тайге, как и у входящего в ту же группу и весьма обычного на севере (встречаемость 78,6 %) комара *Oc. excrucians*. У последнего выражен и второй максимум встречаемости – в лесостепи и степи Южного Урала.

Разные авторы делят кровососущих комаров Севера на разные ландшафтно-зональные группы (Александрова, 1980; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Куприяшкин, 2001; Ольшванг, 1992). Тем не менее у 10 из этих видов средняя встречаемость во всех списках комаров для Уральского региона находится в пределах 42–100 %. Все они довольно далеко заходят на юг и распространены в 2–7 растительных подзонах (в среднем 5,5). Чтобы более детально изучить распространение комаров вдоль Урала, мы приняли за отдельные «подзоны» два варианта южной тайги, которые ограничены с одной стороны Свердловской областью, а с другой – Челябинской областью вместе с Башкортостаном. С той же целью наравне с ними за «подзону» мы условно приняли сосново-березовые леса Свердловской, Челябинской и Курганской областей.

Оказалось, что у 5 видов комаров – *Oc. hexodontus*, *Oc. communis*, *Oc. impiger*, *Oc. nigripes* и *Oc. pullatus* – максимумы частот встречаемости в фаунистических списках действительно приходятся на тундру и лесотундру. Еще один пик встречаемости выражен у комаров *Oc. punctor* и *Oc. excrucians*, хотя оба вида более распространены в южной и северной тайге. У 8 видов максимумы встречаемости соответствуют подзонам южной (*Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Oc. excrucians*, *Oc. intrudens*) и северной (*Oc. excrucians*, *Oc. pullatus*, *Cs. alaskaensis*) тайги, сосново-березовых лесов (*Oc. cataphylla*), и в качестве второго максимума – лесостепи (*Oc. intrudens*).

Описывая фитоценозы, экологи растений различают типы сообществ по присутствию тех или иных диагностических видов – характерных, дифференциальных и константных, причем последние могут быть характерными для более высоких классификационных единиц (Миркин и др., 2001; Миркин, Розенберг, 1983; Уиттекер, 1980). В этом смысле ни один из видов кровососущих комаров Севера не может быть назван диагностическим, так как все они имеют более широкое распространение на Урале, в Евразии и Голарктике. Всего два вида комаров кустарничковой тундры на Полярном Урале – *Oc. hexodontus* и *Oc. impiger* – считают харак-

терными, связанными с биотопами тундры, причем другие восемь считают сопутствующими фаунистическими элементами (Бельтюкова, Митрофанова, 1971). Среди комаров Таймыра эварктами называют *Oc. impiger* и *Oc. nigripes* (Куприяшкин, 2001), а на Южном Ямале их уже считают тундровыми (гипоарктическими) видами (Ольшванг, 1992). Первый проникает на север дальше, чем другие виды, и доходит до 82°31′ с.ш., являясь феноиндикатором массового появления кровососущих комаров (Тамарина, Александрова, 1984).

В отношении кровососущих комаров тундры и лесотундры, по-видимому, можно говорить о соответствии их сообществ широко известному биоценотическому принципу А. Тинемана (Реймерс, 1994, с. 91, 108), согласно которому разнообразие условий биотопа и соответствие их норме обратно пропорциональны числу видов в биоценозе, хотя прямо пропорциональны обилию особей доминирующих видов. Как будет показано ниже, доминирование одного, редко – двух видов комаров соответствует одному из вариантов «кривой доминирования–разнообразия» (Уиттекер, 1980), а именно геометрическому ряду видов с приоритетами в «захвате» ниш. Геометрический ряд видов И. Мотомуры с сильно выраженным доминированием одного вида более характерен для маловидовых сообществ, функционирующих в суровых условиях обитания при ограниченных ресурсах среды (Уиттеккер, 1980, с. 106). В других местах Заполярья (на Таймыре) «кривые доминирования–разнообразия» свидетельствуют о случайном разделении комарами пространства экологических ниш. Подобное распределение видов в соответствии с гипотезой Р. Мак-Артура о случайных границах между нишами отмечается не в условиях прямой конкуренции, а при соревновании за ресурсы, когда множество адаптаций помогает видам делить ниши без конкурентного исключения (Одум, 1986).

Вероятно, эти варианты количественного соотношения видов отражают не их конкурентные взаимоотношения с доминирующими видами, а совершенство их приспособлений к условиям Севера, и в частности умение комаров выбирать при кладке яиц разные по фенологии и растительному составу группы водоемов (Куприяшкин, 1994). Обладая способностью к ускоренному развитию, *Oc. hexodontus* достигает высокой численности, в частности, благодаря тому, что избегает сильно заселенных комарами водоемов, предпочитая обширные по площади, быстро прогреваемые мелкие тундровые водоемы. Другой доминант –

Oc. communis – проявляет способность к смене стаций в широтном аспекте и другие адаптации. По наблюдениям А.Г. Куприяшкина (1994), этот вид комара на Таймыре тяготеет к постоянно переувлажненным биотопам, способен развиваться при высокой плотности населения личинок, выбирая поздние лесные водоемы и даже участки тундры, нарушенные вездеходами. Об интересных различиях в характере заселения даже, казалось бы, похожих водоемов – открытых торфяников и узких лент торфяников в долинах рек Мурманской области – доминирующими видами комаров (*Oc. punctor* и *Oc. pullatus*) сообщил А.А. Шарков (1977). Он объясняет это стремлением *Oc. pullatus*, более поздно развивающегося, чем *Oc. punctor*, избежать губительного пересыхания водоемов в начале июля и откладывать яйца по берегам не высыхающих к осени водоемов. На Южном Ямале различия в биотопических предпочтениях комаров заметила Н.В. Николаева (1980): в пойменном лесу долины р. Хадытаяхи виды *Oc. hexodontus*, *Oc. punctor* и *Oc. nigripes* предпочитали заселять низинное болото, избегаемое комарами *Oc. communis* и *Oc. pullatus*. Самки *Oc. excrucians* откладывали яйца у краев постоянных водоемов в отличие от *Oc. impiger*, развивающегося во временных разнотравно-злаковых водоемах.

Судя по немногочисленным сведениям о комарах, сосуществующих в одних и тех же водоемах (Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Николаева, 1980), их группировки в Субарктике другие по видовому составу, чем в умеренных широтах. Определяя относительную частоту встреч личинок каждого вида с другими в окрестностях Екатеринбурга, мы выделили 6 группировок (глава 2; Некрасова и др., 2006). Единственная ассоциация «hexodontus», которая видна у комаров Субарктики, отсутствует в южной тайге; она включает, кроме названного «стержневого» вида, также комаров *Oc. impiger*, *Oc. punctor* (Полярный Урал) и *Oc. nigripes* (в долине Хадытаяхи). По-видимому, существуют сочетания и биотопически разобщенных видов комаров, как, например, *Oc. communis – Oc. nigripes*, *Oc. punctor*, *Oc. excrucians*; *Oc. pullatus – Oc. hexodontus*, *Oc. impiger*, *Oc. punctor*, причем они иные по составу, чем на Среднем Урале.

Пользуясь сведениями о том, какие параметры водной среды предпочитают и могут выдерживать личинки кровососущих комаров в европейской части России, Сибири и Казахстане (Сазонова, 1958; Гуцевич и др., 1970; Дубицкий, 1970; Кухарчук, 1981), мы оценили разнообразие северных комаров по реакциям на

абиотические факторы – температуру, pH и минерализованность (соленость) воды. Группа из 10 северных видов оказалась выравненной по величине активной реакции среды (pH) в местах развития личинок. Вероятно, этот фактор в большей степени ограничивает возможности развития разных видов комаров, чем окисляемость воды и насыщенность ее кислородом (Сазонова, 1958). Средняя величина pH, предпочитаемая комарами этих видов в умеренных широтах, равна 7,1±0,24 при коэффициенте вариации 10,3 %. Рассчитанная путем последовательного усреднения температура воды в водоемах, где развиваются личинки этих видов, равна 12,56±0,75 °С (*CV* = 16,9 %), а средняя соленость воды – 1,18±0,27 ‰ (*CV* = 69,44 %). Распределения видов комаров по параметрам пригодных для них абиотических условий полимодальны и эксцессивны. Особенно выражена такая неоднородность по величине предпочитаемой минерализованности воды: есть группы видов, предпочитающие водоемы с соленостью 0,37; 0,8; 1,24; 1,87 и 2,22 ‰. Судя по виду статистических распределений, субарктические комары весьма разнородны и по предельным значениям абиотических факторов – температур, pH и минерализованности воды в биотопах, где развиваются личинки.

Невысокая изменчивость абиотических условий в водоемах, предпочитаемых комарами в более низких широтах, может свидетельствовать о том, что та группа видов, которые сумели приспособиться к жизни в Субарктике, больше всего выравнена по предпочитаемым температурам, а этот же фактор имел наибольшее значение во время приспособления к Северу. Температурные пределы, выдерживаемые теми же видами комаров в России и Казахстане, т. е. разницы между верхними и нижними температурными порогами для развития личинок, колеблются от 12 до 21,8 °С, среднее значение равно 16,36 °С, а изменчивость этих пределов (*CV* = 27,5 %) меньше, чем изменчивость других абиотических параметров водоемов. Судя по данным для более умеренных широт, в местах развития личинки этих видов меньше ограничены пределами pH (лимиты 0,8–5,4, среднее 3,0, *CV* = = 57,5 %) и соленостью воды (лимиты 0,02–8,5 ‰, среднее 2,5, *CV* = 106,7 %).

Иными словами, среди кровососущих комаров, образующих сообщества в Субарктике, немало эвриионных и эвригалинных форм, хотя очень мало эвритермных. Главными абиотическими факторами, ограничивающими развитие этих видов, являются низкая летняя температура и краткость лета. Недостаток тепла

определяет суровость условий жизни в Субарктике (Чернов, 1975, 1978). Он не может быть восполнен у кровососущих комаров с помощью других приспособлений, например автогенным развитием яиц без дополнительного питания кровью, полученного самкой. Даже в кустарничковой тундре на Южном Ямале автогенные самки у *Oc. communis* составляли в среднем 32 % (в разных водоемах – от 12 до 80 %), 33 % – у *Oc. hexodontus*, 20 % – у *Oc. pullatus*, 17 % – у *Oc. impiger* и совсем не обнаружены у малочисленных комаров *Oc. intrudens* и *Oc. nigripes* (Николаева, 1975). Более того, доля автогенных самок не коррелирует с относительным обилием этих же видов в тундровых и лесных водоемах. И это понятно, поскольку обязательным условием проявления автогенности служит богатое белками личиночное питание (Виноградова, 1965), едва ли доступное в олиготрофных и эфемерных водоемах Севера.

Далеко не у всех видов комаров недостаток тепла может быть восполнен за счет ускоренного развития личинок и метаморфоза, как у *Oc. hexodontus* (Куприяшкин, 1994). Короткое лето не дает проявиться такому приспособлению, как полицикличность. Большинству кровососущих комаров Севера присуща моновольтинность: они зимуют в фазе яйца, имеют одно поколение в году. К моновольтинным видам относится и *Cs. alaskaensis* с двухлетним циклом развития, когда зимуют самки (классификация О.Н. Сазоновой (1960; по: Виноградова, 1969), к поливольтинным – *An. messeae* и *Cx. pipiens*, зимующие в стадии имаго. Эти три вида малочисленны в Субарктике. Вследствие этого видовой и доминантный состав фаун и локальных сообществ кровососущих комаров на Севере крайне беден.

Важнейшим моментом жизненных циклов комаров на Таймыре считают топическую «предсказуемость» мест выплода, каким-то образом оцениваемую фертильными самками (Куприяшкин, 2001). На Севере период активности взрослых комаров короче, а их способность «предвидеть» биотопы, благоприятные для развития личинок, по мнению А.Г. Куприяшкина, выше, чем в умеренной зоне, например в Белоруссии. Это может быть следствием своеобразия северных экосистем – их мозаичности и хорологического разнообразия, меньшей ярусности растительного покрова. Такие особенности экосистем дают преимущество интразональным элементам ландшафта и расселяющимся по интразональным биотопам комарам, например *Oc. hexodontus* и *Oc. impiger*. Однако из данных Н.В. Николаевой (1986) о числен-

ности личинок кулицид в экосистеме долины Хадытаяхи следует, что «предвидение» самками комаров удачных мест для откладки яиц осуществляется, по-видимому, не всегда успешно.

В этом легко убедиться, сравнив относительное обилие комаров в 1972, 1973 и 1974 гг. Засушливый 1974 г. «существенно контрастировал по основным своим условиям с нормальным 1973 г.» (Плотников, 1984, с. 64–65). Вопреки этому структура тундровых растительных сообществ оказалась здесь чрезвычайно устойчивой: даже в экстремальных гидрометеорологических обстоятельствах соотношение фитомассы растений разных жизненных форм почти не изменилось (Плотников, 1984). Устойчивость в соотношении видов проявилась и в сообществах кровососущих комаров, хотя благополучие этих насекомых зависит от обводненности бассейна Хадытаяхи. К 1974 г. по сравнению с 1973 г. мало сдвинулось ценотическое положение доминирующих в южной тундре *Oc. hexodontus* (56,6 → 53,4 %) и Oc. *nigripes* (39,0 → 38,5 %), малочисленных комаров *Oc. communis* (от 1,30 к 1,5 %), *Oc. impiger* (0,7 → 1,1 %) и даже такого интразонального в умеренных широтах обитателя болот, как *Oc. punctor* (3,4 → → 5,5 %). Условия засушливого 1974 г. почти не подействовали на соотношение видов также и в лесу долины Хадытаяхи: доля комаров *Oc. communis* (87,7 → 91,4 %), *Oc. impiger* (0,9 → 1,9 %) и даже *Oc. punctor* (0,2 → 0,6 %) в лесных выборках немного увеличилась, у *Oc. nigripes*, *Oc. excrucians* и *Oc. hexodontus* – не изменилась и лишь у *Oc. pullatus* – уменьшилась (9,0 → 3,9 %).

Эти факты свидетельствуют о том, что соотношение видов среди моновольтинных кровососущих комаров, развивающихся в эфемерных биоценозах Субарктики, может быть вполне устойчивым. Такая устойчивость наблюдается при переходе от нормальных условий года к засушливым даже в довольно простых сообществах, состоящих из небольшого числа различающихся по экологической специализации видов. Подобные сообщества отличает обусловленная суровыми условиями среды неполночленность, если применить этот термин в том же смысле, в каком его употребляют фитоценологи (Работнов, 1983). Входящие в эти сообщества виды комаров, оснащенные разнообразными приспособлениями к жизни в умеренных широтах, проявляют одинаковые по знаку ценотические реакции на перемену условий лета от благоприятных к засушливым.

Несмотря на небольшое число видов и простую доминантную структуру сообществ комаров тундры и лесотундры, их

структурное разнообразие варьирует по годам и от одной местности к другой. Иногда оно даже достигает значений, более характерных для сообществ в умеренных широтах. Рассчитанные по данным Н.В. Николаевой (1980) индексы Макинтоша для сообществ личинок в островных участках леса долины р. Хадытаяхи составляли в разные годы от 0,08 до 0,29, а для тундровых сообществ, расположенных неподалеку, – от 0,31 до 0,56. Структурное разнообразие выборок нападающих здесь комаров, так же как и выборок, взятых из кустарниковой тундры у железнодорожной станции Полярный Урал и на границе тундры с лесотундрой у р. Щучьей (Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Полякова, Патрушева, 1974; Николаева, 1980), оказалось ниже среднего: индексы Макинтоша составили от 0,27 до 0,50. Число видов варьировало гораздо меньше: в пределах 6–9. Ниже будет показано, что обе характеристики разнообразия сообществ комаров Севера варьируют независимо друг от друга, причем в другом диапазоне, чем у локальных сообществ комаров в других местах Урала, например в южной тайге.

Видовой и доминантный состав выборок северных комаров заметно меняется на протяжении лета (Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Полякова, Патрушева, 1974) и в разные годы (Николаева, 1986), зависит от характера тундры (Мирзаева и др., 1984) и даже выбранного биотопа (Николаева, 1980). Однако в некоторых случаях зоологи не сумели найти пространственных различий в видовом составе выборок комаров, пойманных на расстоянии около 100 км друг от друга – в среднем течении р. Щучья и в низовьях Оби возле пос. Лабытнанги (Полякова, Патрушева, 1974).

Мы воспользовались этими данными, чтобы сравнить виды комаров по величинам разногодичной и географической изменчивости их относительного обилия. Интересно было определить, как отличаются по соотношению форм изменчивости более типичные для Субарктики комары от северных поселений широкораспространенных в лесной зоне видов, и можно ли, сравнивая эти формы изменчивости, выделять среди северных видов «ценофильные» и «ценофобные» группы.

Разногодичную изменчивость обилия 7 видов комаров (в интервале 1972–1982 гг.) мы сравнили по данным Н.В. Николаевой (1986) в двух типах экосистем – биоценозах южной тундры и на участках пойменного елово-лиственничного (с примесью березы) леса в долине р. Хадытаяхи. При расчетах географической изменчивости, чтобы разные территории представить примерно

равным числом списков, мы усреднили семилетние данные для разных биоценозов Хадытаяхи. Затем оба списка использовали наравне с оценками обилия комаров в других местах Ямала и Полярного Урала (Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Кухарчук, 1981; Полякова, Патрушева, 1974). Пытаясь оценить географическую изменчивость обилия комаров из разных мест ($n = 9$), мы брали данные о комарах, пойманных в разное время: июле и августе 1968 г. (Бельтюкова, Митрофанова. 1971), июне, июле и августе 1968 г. (Полякова, Патрушева, 1974) и на разных стадиях развития – личинки и имаго (Кухарчук, 1981).

Связь между средним за 7 лет обилием личинок (данные за 1972–1974 и 1979–1982 гг.) и его средним квадратическим отклонением мы изучили на 7 видах комаров пойменного леса у Хадытаяхи. Корреляцию между двумя ценотическими характеристиками можно выразить линейной регрессией ($r = +0{,}79$; $p = 0{,}035$), а еще точнее ($r = +0{,}952$; $r^2 = 90{,}7$ %; $p < 0{,}001$) – степенной функцией типа $Y = aX^b$, где пересечение ($= \mathrm{Log}a$) = –0,286, а наклон линии регрессии равен 0,72. Графику регрессии лучше всего соответствовали ценотические параметры комаров *Oc. nigripes*, *Oc. punctor*, *Oc. impiger*, *Oc. hexodontus*, *Oc. excrucians* и *Oc. pullatus*, а меньше всего – параметры *Oc. communis*, более типичного для лесной зоны полизонального вида. У него разногодичная изменчивость относительного обилия личинок была меньше, чем у других видов.

В этом мы легко убедились, сравнив коэффициенты вариации обилия. По их величинам комары пойменного леса возле Хадытаяхи распадаются на 3 группы: 1) *Oc. communis*, относительное обилие личинок которого меньше всего варьирует год от года ($CV = 9{,}9$ %); 2) *Oc. pullatus*, *Oc. hexodontus*, *Oc. impiger*, *Oc. punctor* и *Oc. nigripes*, у которых разногодичная изменчивость относительного обилия средняя (от 63 до 119 %); 3) *Oc. excrucians* – немногочисленный на Севере, более характерный для лесной зоны и лесостепи комар; его положение в биоценозах Хадытаяхи изменчивее, чем у других ($CV = 160{,}6$ %).

Из этих данных видно, что одинаковая разногодичная изменчивость ценотического положения в окруженных южной тундрой лесных сообществах свойственна комарам, различающимся как по специализации (полизональные, интразональные болотные или опушечные, лесные и т. д.), так и по распространению в Уральском регионе. Такую разногодичную изменчивость с продолжительностью цикла около 10 лет в фитоценологии называ-

ют скрытыми флюктуациями, или осцилляциями, т. е. флюктуациями с чередующимися по годам изменениями на уровне субдоминантов (Работнов, 1983; Миркин и др., 2001). Они выходят даже за пределы диапазона высокочастотных колебаний в экологической шкале времени, к которым относят колебания с периодами от 100 до 500 лет, соизмеримые со средним возрастом жизни деревьев (Современные глобальные..., 2006). Как и в травяных фитоценозах (Плотников, 1984; Миркин и др., 2001), сукцессионных изменений в количественном соотношении между основными видами комаров за такой короткий срок не происходит. Сообщества комаров находятся лишь в разных флюктуационных состояниях. Результаты автокорреляционного анализа данных по относительной численности личинок (Николаева, 1986) показали, что из 5 видов комаров в тундровом биоценозе у Хадытаяхи численность колеблется с периодом 2 года только у *Oc. impiger*, а в пойменном лесу из 6 видов – только у *Oc. punctor*. Однако по результатам этого анализа можно делать только предварительные выводы, так как временны́е ряды (7–8 лет) слишком коротки, чтобы изучить периодичность подобных явлений. Тем не менее можно предположить, что в разных экосистемах Субарктики в разногодичные колебания состава сообществ с близким ритмом вовлечены комары, различающиеся по тем экологическим и стратегическим (Миркин и др., 2001) признакам, которые наблюдаются у них в умеренных широтах.

В отношении ряда комаров Субарктики, например *Oc. communis* и *Oc. punctor*, обитающих здесь, пожалуй, не в самых характерных для них биотопах, а также некоторых малочисленных видов, по-видимому, можно говорить о нарушении ими правила соответствия вида ценозу, сформулированного в 1955 г. В. Тишлером (Реймерс, 1994). Обитание в том или другом биоценозе вносит свои коррективы в ценотическое «поведение» комаров и разногодичную изменчивость его ценотического положения. Проиллюстрируем это явление. Изменчивость обилия личинок комаров в тундровых и лесных биоценозах долины Хадытаяхи различается мало (*CV* в среднем 73,3 и 83,5 % соответственно), однако в южной тундре межвидовые различия видны меньше, чем в пойменном лесу. Так, у комара *Oc. impiger* сильнее, чем у других видов кустарничковой тундры, выражена разногодичная изменчивость его ценотического положения (*CV* = 130,4 %), у *Oc. hexodontus* она минимальная (*CV* = 19,5 %), а средний уровень характерен для комаров *Oc. punctor*, *Oc. communis* и *Oc. nigripes* (от 44,5 до 92,4 %). Сле-

довательно, в водоемах южной тундры даже самые типичные для тундры и лесотундры комары *Oc. hexodontus*, *Oc. impiger* и *Oc. nigripes* сильно различаются по изменчивости обилия во времени. Северные виды различаются также по контрасту между изменчивостью обилия личинок в тундровых и лесных водоемах. Если, например, у *Oc. communis* и *Oc. impiger* разногодичная изменчивость обилия личинок выше в тундре, чем в лесу у Хадытаяхи, то, наоборот, у *Oc. hexodontus*, *Oc. nigripes* и *Oc. punctor*, вопреки видовым различиям в географическом распространении, изменчивость больше выражена в пойменном лесу.

Еще сильнее, чем разногодичная, выражена географическая изменчивость относительного обилия северных комаров. Чтобы ее оценить, мы проанализировали 9 суммарных выборок комаров, взятых из разных мест Ямала и Полярного Урала и удаленных друг от друга на расстояние до 300–375 км. Коэффициенты вариации среднего обилия у 10 видов оказались в пределах от 72 % (*Oc. hexodontus*) до 241 % (*Oc. nigripes*), а их средняя величина (181,4 %) была в 2,2–2,5 раза больше, чем в местных фаунах – разных местах южной тундры и в пойменном лесу долины Хадытаяхи. Зависимость между средним квадратическим отклонением и средним по 9 выборкам обилием 10 видов комаров можно описать линейной регрессией ($r = +0{,}88$; $p < 0{,}001$), а еще точнее – степенной функцией типа $Y = aX^b$, где $r = +0{,}985$; $p < 0{,}00001$; пересечение (Log$a$) = 0,605, а наклон = 0,918. Эта зависимость является отражением разнородности выборки и неизометричности отношений между двумя экологическими характеристиками комаров.

Географическая изменчивость относительного обилия комаров в Субарктике не коррелирует с разногодичной изменчивостью их обилия в биоценозах, не типичных для тундровой зоны. В этом легко убедиться, если сравнить ее с разногодичной изменчивостью комаров в долине Хадытаяхи, где, по образному выражению В.В. Плотникова (1984, с.57), «причудливым образом сочетаются и чередуются в пространстве элементы тундровой и таежной ландшафтно-географических зон», а леса в долине реки находятся «во враждебном окружении тундровых ландшафтов». Межвыборочная изменчивость обилия 7 видов комаров, оцененная по 9 выборкам из разных мест Ямала и Полярного Урала, совершенно не соответствует разногодичной изменчивости обилия этих же видов в пойменном лесу возле Хадытаяхи. Лишь в тундровых биоценозах долины этой реки для 5 видов намечается тенденция связи (коэффициент корреляции Спирмена равен 0,70; $p = 0{,}16$) между коэф-

фициентами вариации, характеризующими эти типы изменчивости. В пространстве и во времени (в тундровых водоемах) наиболее устойчиво ценотическое положение у комаров *Oc. hexodontus* и *Oc. punctor*. Больше, чем у других видов, оно варьирует у *Oc. impiger*, *Oc. nigripes* и *Oc. communis*. В каждой из групп есть виды, неодинаково типичные для биоценозов Субарктики и, кроме того, различающиеся полизональностью в Уральском регионе.

История формирования фауны кровососущих комаров Субарктики, даже той ее части, которая связана с Уральской горной страной и примыкающей к ней частью Ямало-Ненецкого автономного округа, как и пути становления адаптаций этих комаров мало изучены из-за недостатка материала. В отношении давности возникновения этих фаун нет единого мнения, поскольку одни ученые относят тундру к самым молодым ландшафтам Земли (Чернов, 1980), а другие видят у растительных и животных форм ландшафтов Арктики черты достаточной древности (Городков, 1958).

Тем не менее комары в этих суровых местах, входя в бедные локальные фауны и образуя простые по числу видов и доминантной структуре сообщества, разнообразны во многих других отношениях, и прежде всего по ценотическим и биотопическим параметрам.

Из проанализированных данных следует, что даже среди наиболее характерных для тундры и лесотундры комаров не видно симптомов и последствий какого-либо единого пути приспособления к суровым условиям. У эварктических видов комаров и сосуществующих с ними представителей широко распространенных в других природных зонах видов отсутствуют качественно разные комплексные адаптации, которые могли возникнуть на альтернативных путях приспособления к Северу. Как первые, так и вторые виды комаров (например, *Oc. hexodontus* в лесных водоемах долины р. Хадытаяхи, а широко распространенный на Урале комар *Oc. communis* – в находящихся неподалеку биотопах кустарничковой тундры Южного Ямала) проявляют одинаковое «умение» поддерживать вполне достаточную для воспроизводства численность личинок. При этом изменчивость обилия в разные годы невысока. Группу комаров Субарктики, выделенную по любой характеристике их географического распространения, экологической специализации либо ценотического положения, можно без труда разделить по другим экологическим признакам.

Это подтверждают и результаты еще одного расчета. Изучая корреляции между встречаемостью 11 видов комаров в списках и

их средним обилием в тундре и лесотундре, применяя разные модели регрессионного анализа – линейную, экспоненциальную и мультипликативную, мы не сумели найти достоверных связей между этими характеристиками. Коэффициенты корреляции были в пределах 0,29–0,40, а уровни значимости – от 0,22 до 0,40. Отсутствие корреляции могло бы свидетельствовать об однородности пространства двух ценотических признаков, вследствие которой затруднительно найти связь между ними. Но при логарифмировании данных по обеим осям координат виды разделились на две группы. В первой группе, начиная с малочисленных и редких (*Oc. cataphylla*, *Oc. intrudens*) по направлению к средним (*Oc. pullatus*, *O. nigripes*, *Oc. punctor* и *Oc. excrucians*) и наиболее часто встречающимся и обильным (*Oc. impiger*, *Oc. communis*, *Oc. hexodontus*), проявилась линейная и положительная корреляция между встречаемостью и обилием. От линии регрессии сильно отклонились координаты редко встречающихся в северных ландшафтах комаров *Oc. pionips* и *Cs. alaskaensis*. Оба явления указывают на большую разнородность экологических характеристик даже внутри небольшой группы видов и в соответствии с сутью аллометрии свидетельствуют о неодинаковом соотношении ценотических параметров у малораспространенных и обычных для Субарктики видов. Соотношения между такими же параметрами у кровососущих комаров в южной тайге Урала выглядят иначе.

В.В. Алехин (1951, с. 104) отмечает «крайнее разнообразие растительного покрова тундр, так как доминируют то лишайники, то мхи, то осоки, то кустарнички и др.», выделяя несколько вариантов и подзон тундр и около 5 формаций в одной только лесотундре. Несмотря на недостаточную изученность кровососущих комаров в Субарктике, в которую заходит и северная оконечность Урала, можно сделать аналогичный вывод, что фауны кровососущих комаров здесь, как и растительные формации, тоже весьма разнообразны, а их сообщества отличаются рядом особенностей от сообществ комаров умеренных широт.

Об относительно большом географическом разнообразии фаун комаров, несмотря на бедность видового состава, свидетельствуют невысокие величины индексов сходства Жаккара. Мы определили их в разных сочетаниях между списками комаров экологически разных территорий: 1) всеми списками комаров из южной тундры и лесотундры, исключая списки комаров из долины Хадытаяхи; 2) списками комаров средней тундры и, с другой стороны, южной тундры с лесотундрой; 3) списками ко-

маров средней тундры и долины Хадытаяхи и 4) списками комаров из долины Хадытаяхи. Различия в средних значениях ИЖ оценивали, применяя *t*-критерий Стьюдента. Сходство между списками видов комаров лесных и тундровых биотопов в долине Хадытаяхи (средняя величина ИЖ = 0,72) оказалось вдвое больше, чем в средней тундре (ИЖ = 0,30), и в 1,4 раза больше, чем в других местах южной тундры и лесотундры (ИЖ = 0,53). Индексы Жаккара, рассчитанные во всех сочетаниях между списками комаров Хадытаяхи, достоверно больше индексов, рассчитанных между списками средней и южной тундры, южной тундры и долины Хадытаяхи, а также списками комаров южной тундры, исключая долину Хадытаяхи. Судя по коэффициентам вариации, фаунистические дистанции, оцененные между списками комаров из средней тундры и всеми остальными, в 1,5 раза изменчивее, чем в южной тундре.

Эти результаты позволяют сделать лишь предварительные выводы. По нашему мнению, данные факты указывают на существование зонально-ландшафтных закономерностей в структурных особенностях населения кровососущих комаров в Субарктике, а также на различия между фаунами комаров в разных подзонах тундровой зоны и подзоны лесотундры. Вероятно, в средней тундре локальные особенности фаун комаров выражены резче, чем в южной кустарничковой тундре Южного Ямала и Полярного Урала, но в некоторых местах южной тундры, например в долине Хадытаяхи, фауны комаров весьма однотипны. Результаты фрагментарных исследований фаун лишь в нескольких точках такого разнородного и сложного по происхождению района Севера пока не могут дать цельного представления о закономерностях разнообразия кровососущих комаров и путях его формирования. Кроме того, они ясно показывают, что неправомочно экстраполировать на всю тундровую зону такие местные явления, какие наблюдаются, например, в своеобразном конгломерате биоценозов, функционирующем у южной границы южной тундры (67° с.ш.) в долине Хадытаяхи (Плотников, 1984).

Не исключено, что этой и подобным экосистемам, т. е. окруженным тундрой и рекой островным лесам, присущи особенности островных биот, выражающиеся в видовом равновесии, дисгармонии таксономической и трофической структур сообществ. Для изучения таких явлений, объясняемых теориями островной биогеографии, слишком мало данных. Однако хорошо видно, что и наиболее типичные для Субарктики, и бореальные поли-

топные виды комаров, несмотря на их разные приспособительные возможности, проявляют в мозаичной экосистеме долины Хадытаяхи черты одинакового ценотического «поведения».

Мы сравнивали реакции комаров на плотность личиночного населения (Некрасова, 1997б) у 30 видов Culicidae. Попытки применить к этому материалу характерные признаки *r*- и *K*-отбора (Э. Пианки, 1981, табл. 5.4) показали, что по экспериментальным данным и наблюдениям в природе не удается делать однозначные выводы о том, какой тип стратегии обнаруживает тот или иной вид комара.

Ненадежные выводы получаются и при попытках классификации кровососущих комаров по принадлежности их к тому или иному типу эколого-ценотической стратегии (ЭЦС) по системе Л.Г. Раменского и Дж. Грайма (Миркин, 1985). Вид, причисленный к какому-либо типу ЭЦС по одному признаку, оказывается в противоположной группе, если его оценивать по другой характеристике. Так, по слабой зависимости между плотностью населения и смертностью и даже полному отсутствию связи между ними к *r*-стратегам следовало бы относить виды *Ae. aegypti*, *Oc. sticticus*, *An.stephensi* и *An. albimanus*, к *K*-стратегам – *Oc. flavescens*, *An. messeae* и *An. sacharovi*, а к промежуточной группе – экологически разных комаров *Oc. cantans*, *Oc. caspius* и *Oc. communis*. По другому признаку – характеру «кривых выживания» – даже один и тот же вид комара, например *An. messeae*, можно причислять либо к *r*-, либо к *K*-стратегам. У личинок экологически разных видов комаров: *Oc. cantans*, обитающих в английских прудах (рассчитано по данным Renshaw et al., 1993), и *Oc. dorsalis*, обитающих в пойменных и литоральных водоемах приполярного района Белого моря (рассчитано по данным Тамариной, Георгиевой, 1987), при разной плотности проявился выпуклый тип «кривых выживания», т. е. характерный признак *K*-стратегии. Попытки классификации комаров по признакам, причисленным Э. Пианкой (1981) к «характерным признакам *r*- и *K*-отбора», а именно по остроте внутри- и межвидовой конкуренции, скорости развития, числу яиц в кладке, принадлежности вида к биоценозам, находящимся на ранних и поздних стадиях сукцессии и др., которую мы предприняли в экспериментальных условиях и по опубликованным данным (Некрасова, 1997б), не дали однозначных результатов.

Вероятно, признание, что в пределах даже одной популяции особи дифференцированы на виолентные и патиентные особи и

переходные группы (из систем Л.Г. Раменского, Дж. Грайма и Р. Уиттекера – цит. по: Миркин, 1985) больше соответствует реальности, чем приписывание лишь одной-двух стратегий всем видам кровососущих комаров. Данные о северных комарах в этом отношении пока не накоплены. Кроме того, вопрос классификации комаров по эколого-ценотическим стратегиям упирается в проблему выяснения ранга и разнообразия внутривидовых группировок и в факты гибкости ценотического «поведения», которую проявляют комары в зависимости от окружения, например *Oc. communis* – в тундре, а *Oc. hexodontus* – в пойменном лесу.

Одним из критериев различия патиентов, виолентов и эксплерентов, согласно Т.А. Работнову (1983), может служить степень сближенности аутэкологического и синэкологического оптимумов. Условия среды, в которой комары проявляют максимальное развитие в отсутствие конкурентов и при их наличии, изучены для разных видов совершенно недостаточно (Некрасова, 1990). Тем не менее приведенный выше пример гибкости ценотического «поведения» комаров *Oc. hexodontus* и *Oc. communis* показывает, что в условиях Субарктики и этот критерий, предложенный Т.А. Работновым, вряд ли пригоден. Иначе пришлось бы признать, что эти обычно доминирующие виды легко меняют свои эколого-ценотические стратегии всего лишь в зависимости от пространственной структуры биоценозов бассейна Хадытаяхи.

Также пока недостаточно данных, чтобы выделять среди северных комаров «ценофильные» и «ценофобные» формы. Терминами «ценофилы» и «ценофобы», которые ввел С.М. Разумовский (1981), обозначают виды растений, соответственно входящие и не входящие в сукцессионную систему. Эти термины используют не только в фитоценологии, а и в более широком экологическом смысле (Арманд и др., 1999; Каландадзе, Раутиан, 1993). Ценофилы – жизненные формы организмов, специализированные в ходе коэволюции к жизни в относительно определенных биотических и абиотических условиях среды и сообществах данного типа. Ценофобы, напротив, благодаря невысокой специализации успешно выживают в разнообразных, слабо предсказуемых условиях весьма неустойчивой (неопределенной) среды. Они образуют неопределенные по составу биоты, структуре адаптивных зон и экологических ниш группировки, избегают сложившихся сообществ.

Динамику фитоценозов Субарктики в местах сбора комаров ботаники и экологи специально не изучали. Поэтому даже для такой единой и целостной экологической макросистемы, как бассейн Хадытаяхи, накопленные данные «не могут дать общего представления о том, как функционирует весь бассейн, как взаимодействуют его отдельные элементы» (Плотников, 1984, с. 86). По этой причине реконструировать пути формирования и становления современных сообществ комаров Субарктики без надежных сведений о происхождении входящих в их состав компонентов было бы преждевременно, как и применять при этом ставшие расхожими термины «ценофилы» и «ценофобы». Реконструкция может быть плодотворной с помощью подходов, разработанных в зоогеографии, причем на основе надежных сведений о динамике северных экосистем в разных масштабах времени – экологическом (разного рода сукцессии) и историческом.

Проанализированные явления и разрозненные, не собранные по единому плану данные об экологическом разнообразии кровососущих комаров Севера пока еще не дают возможности объяснить их в русле любой из альтернативных гипотез о принципах организации природных сообществ (Миркин и др., 2001; Шварц, 2004) или расположить факты и закономерности, присущие здесь комарам, в соответствии с какой-либо универсальной теорией.

Несмотря на сравнительно простой состав, местные фауны кровососущих комаров весьма несхожи, пространственно неоднородны, подвержены явлениям широтной зональности. Изменения гамма-разнообразия, т. е. числа видов в конкретной фауне, видны на градиенте «средняя тундра – лесотундра», а пестрота фаун комаров заметна, если сравнивать фауны тундры, южной тундры и лесотундры с помощью фаунистических индексов. У комаров Субарктики, вероятно, не выражены признаки ЭЦС, «ценофильности» и «ценофобности». Эти насекомые демонстрируют черты поливариантности экологического «поведения», что проявляется в их способности находить благоприятные биотопы для развития личинок, сосуществовать с другими видами комаров даже в нехарактерном для тундры экстразональном биоценозе. Эти комары могут разными способами поддерживать свою невысокую, но довольно устойчивую год от года численность в эфемерных и постоянных водоемах даже в тех случаях, если некоторые из них вовлечены в высокочастотные разногодичные колебания численности.

Комары Субарктики – как личинки, так и взрослые насекомые, в своей жизнедеятельности намного больше ограничены

кратким теплым периодом года, чем комары в умеренных и низких широтах. Несмотря на это, на пространственную разнородность фаун, сообществ и поливариантность ценотического «поведения» комаров, в их эфемерных сообществах проглядывают черты организованности. Например, вычислив показатели корреляции рангов (коэффициент корреляции Спирмена) по данным о численности личинок комаров за 7 лет (Николаева, 1986), мы выявили пары видов, обилие у которых скоррелировано. В расположенных в пойме Хадыты «островных» лесах численность личинок коррелировала у комаров *Oc. excrucians* и *Oc. hexodontus* ($r = +0{,}82$; $p = 0{,}04$), *Oc. nigripes* и *Oc. pullatus* ($r = -0{,}87$; $p = 0{,}03$), а на уровне тенденции проявилась связь между обилием личинок *Oc. hexodontus* и *Oc. punctor* ($r = +0{,}69$; $p = 0{,}096$). В биоценозах южной тундры численность личинок коррелировала у комаров *Oc. communis* и *Oc. punctor* ($r = +0{,}89$; $p < 0{,}03$), *Oc. nigripes* и *Oc. punctor* ($r = -0{,}86$; $p < 0{,}04$), *Oc. communis* и *Oc. nigripes* ($r = -0{,}96$; $p < 0{,}02$), а тенденция связи проявилась у *Oc. hexodontus* и *Oc. communis* ($r = = +0{,}68$; $p = 0{,}096$).

По отрывочным сведениям о том, у каких видов комаров личинки сосуществуют в одних водоемах, мы выделили сочетание видов («hexodontus» – *Oc. hexodontus*, *Oc. punctor*, *Oc. impiger*, *Oc. nigripes*, *Oc. excrucians*), которое нехарактерно для сообществ комаров более низких широт, а также сочетания взаимоизбегающих видов, например «pullatus» – *Oc. pullatus*, *Oc. punctor*, *Oc. nigripes*, *Oc. hexodontus*.

Сообщества личинок кровососущих комаров Субарктики отличаются от сообществ умеренных широт соотношением между такими характеристиками структурного разнообразия, как индекс Макинтоша и общее число видов, а также упрощенной, хотя и географически изменчивой, доминантной структурой.

8.2. РАЗНООБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

Анализируя состав фауны кровососущих комаров северной тайги, мы использовали 19 видовых списков. Два из них являются результатом исследований, проведенных в 1930-е годы XX в. в районе г. Березово (Л.В. Попов, 1932; цит. по: Кухарчук, 1981), в Чердынском районе, у горы Денежкин Камень, пос. Ныроб и в других местах северной тайги Пермского края (Колосов, 1936). Остальные списки составлены по данным исследований, прове-

денных в 1960–1980 гг. В Ивдельском районе Свердловской области в окрестностях леспромхоза и пос. Оус мы изучали сообщества личинок и фауну нападающих комаров в 1975 г. – с мая по август, а в 1980 г. – с июня по август (Некрасова, 1982, 1983, 1987). В этой же местности в связи со строительством железной дороги Ивдель–Обь фауну кровососущих двукрылых в 1960–1962 гг. изучали К.А. Сюткина и Г.М. Котельникова (1965), поэтому мы имели возможность оценить устойчивость состава фауны в Северном Зауралье. Были использованы также данные А.А. Шаркова с соавт. (1984) и Т.С. Остроушко (1980) о качественном составе фауны комаров северной тайги, пересекающей Уральский регион на широтах 64–66° с.ш. в районе поселков Ухта, Инта и разных участков долины р. Щугор. О фауне личинок и имаго комаров, пойманных в лесу и на открытых местах в окрестностях с. Октябрьское, которое находится на правом берегу Оби (63° с.ш. к востоку от Урала), мы судили по ценным материалам Н.П. Богомяковой, определенных П.Е. Поляковой (Кухарчук, 1966).

Чтобы местные особенности какой-либо фауны комаров не искажали общую картину, мы объединяли некоторые списки личинок вместе с имаго (по данным Кухарчук, 1966; Сюткина, Котельникова, 1965), или списки комаров, пойманных в одной местности, но в разные месяцы одного года (Некрасова, 1982, 1983, 1987). В итоге, располагая 19 списками, сравнили частоты встречаемости разных видов комаров только по 12 спискам, а среднее обилие видов определили по 5 спискам, полученным в результате усреднения 3 списков комаров из района с. Октябрьское (Кухарчук, 1966), 6 списков комаров из окрестностей пос. Оус в 1975 и 1980 гг. (Некрасова, 1982, 1983, 1987), а также списков личинок и имаго комаров, пойманных в верховьях и низовьях р. Щугор (Остроушко, 1980).

Фауна кровососущих комаров северной тайги Уральского региона изучена неравномерно. Больше всего выборок было взято на восточном макросклоне Урала в Залозьвинской низине, в верхнем междуречье Пелыма и Лозьвы (61° с.ш.) в районе лесозаготовок на расстоянии до 26 км от пос. Оус (Некрасова, 1983), в северной тайге Приобья и на отдельных участках Северного Урала в бассейне Щугора. Принимая во внимание фрагментарность исследований, мы полагаем, что фауна этой подзоны тайги богаче видами, чем следует из сопоставленных нами списков. Всего в них приведено 32 вида комаров, однако в этих местах

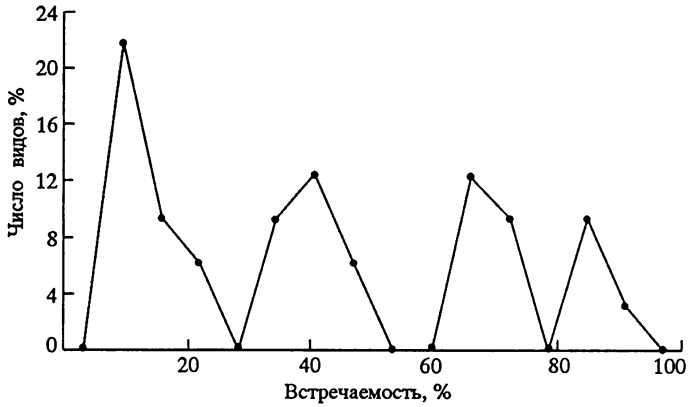

Рис. 13. Распределение видов кровососущих комаров по частоте встречаемости в северной тайге Урала

должны присутствовать оба вида-двойника комплекса «maculipennis» – *An. messeae* и *An. beklemishevi* (Стегний, 1991), а указания о нахождении здесь *Cs. glaphyroptera* относятся к *Cs. bergrothi*. Можно считать, что в северной тайге региона вполне надежно зарегистрировано 33 вида. Ввиду отсутствия цитогенетических данных о малярийных комарах, в расчетах мы принимали их за один вид.

По частоте встречаемости в фаунистических списках, т. е. в разных местах северной тайги Уральского региона, 32 вида кровососущих комаров распались на 4 группы (рис. 13), из них 4 – *Oc. excrucians*, *Ae. cinereus*, *Oc. intrudens* и *Cs. alaskaensis* – указаны почти во всех списках; частота их встречаемости составляет 83,3–91,7 %. Довольно ровную по частоте встречаемости (66,7–75,0 %) вторую группу образовали виды *Oc. cataphylla*, *Oc. communis*, *Oc. diantaeus*, *Oc. flavescens*, *Oc. hexodontus*, *Oc. punctor* и *Oc. riparius*. Как и самым распространенным в северной тайге комарам, им присуща полизональность. Они распространены в большинстве ландшафтно-растительных подзон Уральского региона – в среднем 6,5 и 6,14 подзон соответственно. Среди них преобладают комары, наиболее распространенные в лесной зоне, хотя есть виды (*Oc. hexodontus*), пик встречаемости которых приходится на лесотундру и тундровую зону.

К средним по встречаемости в северной тайге комарам относятся *Oc. dorsalis*, *Oc. euedes*, *Oc. pullatus*, *Cs. bergrothi*, *Cs. morsitans* и *An. messeae* – 41,7–50,0 % списков. К более редким (25,0–33,3 %)

относятся *Oc. impiger*, *Oc. pionips*, *Cx. pipiens*, *Oc. cantans* и *Oc. sticticus*. Первые два вида входят в фаунистический комплекс комаров Субарктики. Космополитическое распространение интразонального *Cx. pipiens* во многом обязано человеку. Два последних вида *Oc. cantans* и *Oc. sticticus* – распределены в лесной зоне Урала и на ее краю – в лесостепи. Они принадлежат к группе лесо-лесостепных видов. Северная тайга является пределом распространения комара *Oc. sticticus* к северу, и он проникает в эту подзону тайги вдоль западного макросклона Урала в бассейн р. Щугор (Шарков и др., 1984). Полизональность комаров средней группы выражена еще меньше, чем у двух первых. На Урале их можно встретить в 3–7 природных подзонах, а в среднем – в 5,1.

Еще сильнее ограничены в распространии вдоль Урала наиболее редкие для северной тайги комары *Oc. behningi*, *Oc. nigrinus*, *Oc. subdiversus*, *An. claviger*, *Cx. territans*, *Cx. torrentium*, *Coq. richiardii*, *Oc. cyprius*, *Oc. leucomelas* и *Ae. vexans*. Встречаемость 7 первых видов составляет лишь 8,3 %, а трех последних – 16,7 %. Число подзон, где обнаружены эти виды на Урале, в среднем равно всего 4,9 (от 3 до 6). По среднему уровню полизональности эта и другие группы более распространенных в северной тайге комаров образуют ряд 4,9 → 5,1 → 6,14 → 6,5.

Более половины (59,4 %) видов комаров северной тайги Урала и сопредельных территорий составляют голарктические виды, а 37,5 % – виды с палеарктическим распространением. Кроме них, в этой подзоне тайги попадается вид комара с космополитическим распространением – *Cx. pipiens*. Ценотические характеристики у представителей этих зоогеографических комплексов существенно различаются. Средняя частота распространения у голарктических видов в списках комаров этой подзоны тайги Уральского региона почти в 3 раза больше (величина критерия Стьюдента $t = 4{,}36$; $p < 0{,}0002$), чем у палеарктических (в среднем 56,02 % и 20,15 % соответственно). Изменчивость частоты распространения у голарктических видов в 1,73 раза меньше, чем у палеарктических ($CV = 45{,}0$ и 77,8 % соответственно). Еще сильнее (в 14,9 раза) различия между комарами с голарктическим и палеарктическим распространением выражены по среднему их обилию в выборках (соответственно 6,24 и 0,42 %). В целом этот ценотический параметр варьирует у комаров сильнее, чем их частота встречаемости в фаунах. Изменчивость среднего обилия у 15 голарктических видов тоже меньше, чем у 8 палеарктических ($CV = 141{,}1$ и 168,5 % соответственно). Такие различия могут сви-

детельствовать о более равномерном распределении и более устойчивом ценотическом положении видов с голарктическим распространением в сообществах и фаунистических комплексах кровососущих комаров этой таежной подзоны.

Фаунистический комплекс кровососущих комаров северной тайги нетрудно выделить, если частоты встречаемости видов в соответствующих списках сравнивать с частотами встречаемости видов комаров в южной тайге. С этой целью мы взяли в качестве «контрольных» 43 списка комаров той части южной тайги, которая ограничена Свердловской областью (особенности данной фауны охарактеризованы ниже). Этот наглядный способ удобен, чтобы разделять группы видов, частота встречаемости которых больше всего отклоняется в ту или другую сторону от абсциссы прямого угла, отражая своеобразие фаун.

Этим способом мы выделили комплекс видов кровососущих комаров, наиболее распространенных в северной тайге региона. В него вошли следующие виды (с указанием их распространения и экологической специализации): *Cs. alaskaensis* (голаркт, лесной), *Oc. cataphylla* (голаркт, интразональный), *Oc. hexodontus* (голаркт, тундро-лесной), *Oc. flavescens* (голаркт, интразональный), *Oc. riparius* (голаркт, лесной), *Cs. bergrothi* (палеаркт, лесной), *Cs. morsitans* (палеаркт, лесной), *Oc. pullatus* (голаркт, полизональный), *Oc. euedes* (голаркт, интразональный), *Oc. impiger* (голаркт, лесной), *Oc. excrucians* (голаркт, полизональный), *Oc. diantaeus* (голаркт, лесной) и *Oc. dorsalis* (голаркт, полизональный). Некоторые виды – как редкие (*Oc. nigrinus*, *Cx. territans*, *Cx. torrentium*, *Coq. richiardii*), так и повсеместные (*Ae. cinereus*) – с одинаковой частотой представлены в коллекциях комаров северной и южной тайги Урала. Другие виды – *Oc. behningi*, *Ae. vexans*, *Oc. leucomelas*, *Oc. cantans* и даже широко распространенные по всей лесной зоне Урала комары *Oc. communis* и *Oc. punctor*, судя по частотам встречаемости, более характерны для южной тайги, чем для северной.

Если судить по обычным характеристикам видов (Гуцевич и др., 1970; Горностаева, Данилов, 1999; Кухарчук, 1981; Маслов, 1967; Руководство по медицинской энтомологии, 1974; Сазонова, 1959) и принятой нами экологической классификации видов, то «ядро» фауны кровососущих комаров в северной тайге Урала образуют обитатели леса и тундры (*Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Oc. hexodontus*, *Oc. impiger*, *Cs. alaskaensis*, *Cs. bergrothi*), а также горно-тундровый *Oc. pullatus*. Туда же входят 8 видов комаров, кото-

рых легче найти в лесу и лесостепи – *Oc. diantaeus*, *Oc. pionips*, *Cs. morsitans*, *Oc. dorsalis*, *Oc. leucomelas*, *Oc. behningi* и *Oc. subdiversus*. К ним, видимо, принадлежит и *An. beklemishevi*. Кроме того, в северной тайге обычны 9 интразональных видов: луговые комары *Oc. cataphylla*, *Oc. euedes*, *Oc. flavescens*, *Oc. riparius*, *Oc. nigrinus* и *Oc. cyprius* и обитающие возле лесных осоковых болот *Oc. excrucians*, *Oc. intrudens* и *Ae. cinereus*. Три последних вида вместе с *Oc. cataphylla* можно относить и к полизональным.

По интразональным биотопам в северную тайгу региона проникают комары *Cx. pipiens*, *Cx. territans* и *Cx. torrentium*, в район пос. Оус и бассейн Усы – теплолюбивые полизональные *Oc. cantans* (Сюткина, Котельникова, 1965; Габова, Остроушко, 1970; Некрасова, 1987) и *Ae. vexans*, а в район пос. Ухта и в долину р. Печорский Щугор – даже преимущественно лесостепной вид *Oc. sticticus* (Шарков и др., 1984). Среди массовых комаров в этой подзоне есть как тундро-лесные (*Oc. hexodontus)*, так интразональные *Oc. cataphylla*, *Ae. cinereus*, *Oc. punctor, Oc. riparius* и полизональные виды (*Oc. excrucians*, *Oc. communis, Oc. intrudens*, *Ae. vexans*). Среди самых обычных комаров этой подзоны есть типично северные (*Cs. alaskaensis*, *Oc. communis*), лесные (*Oc. diantaeus*), а также виды, придерживающиеся интразональных и экстразональных биотопов, – *Ae. cinereus*, *Oc. cataphylla*, *Oc. flavescens* и *Oc. riparius*.

Распределение видов комаров голарктического распространения по экологической специализации здесь иное, чем у палеарктических видов. Среди них почти в равной мере представлены полизональные, интразональные, лесные и лесо-лесостепные виды (6, 4, 5 и 3 соответственно). У реже встречающихся и не таких массовых палеарктических комаров сильнее выражены первая и последняя группы (по 3, 1, 3 и 4 вида соответственно).

Менее разнообразно распределение комаров северной тайги по относительному обилию, которое мы оценивали по 5 спискам с количественными данными. По относительному обилию они распределились тоже на 4 группы, которые выражены не так четко, как по частотам встречаемости в списках. В этой подзоне тайги преобладают малочисленные виды комаров. Среднее обилие у всех видов равно всего 3,95, но межвидовая изменчивость обилия значительна (CV = 154, 2 %). Наиболее обильны комары *Ae. vexans* (5,5 %), *Oc. intrudens* (6,14 %), *Cs. alaskaensis* (6,82 %), *Oc. excrucians* (7,02 %), *Oc. pullatus* (7,55 %). Доминантными вида-

ми, как и на Урале в целом, являются *Oc. punctor* (18,3 %) и *Oc. communis* (33,2 %).

В северной тайге встречаемость комаров коррелирует с их средним обилием иначе, чем в южной. Регрессионный анализ, выполненный для 32 видов комаров, показал пригодность линейной, экспоненциальной и мультипликативной моделей регрессии. Во всех трех случаях связь оказалась высокодостоверной ($p < 0{,}009$). Наилучшим образом зависимость обилия от встречаемости ($r = +0{,}732$; $p < 0{,}00001$) отражает экспоненциальная зависимость типа $Y = \exp(a + bX)$, где $a = -7{,}27$, а $b = 0{,}14$. При логарифмировании по обеим осям связь не выпрямляется, т. е. она не является аллометрической для всех видов. Однако при логарифмировании данных по обилию все виды комаров северной тайги распределились на 2 группы. У комаров с обилием 0,5 % и выше наблюдается линейная (т. е. аллометрическая) зависимость между ценотическими параметрами. Ее отражает следующая последовательность видов (названы в порядке увеличения их встречаемости): *Oc. behningi*, *Ae. vexans*, *Oc. cantans*, *Oc. sticticus*, *Oc. pullatus*, *Oc. euedes*, *Cs. bergrothi*, *Oc. flavescens*, *Oc. riparius*, *Oc. hexodontus*, *Oc. cataphylla*, *Ae. cinereus*, *Cs. alaskaensis*, *Oc. intrudens*, *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Oc. excrucians*. Аллометрический характер связи свидетельствует о большой экологической разнородности данной последовательности видов комаров.

Подзона северной тайги, пересекающая Урал, служит, по-видимому, своеобразным барьером при распространении комаров к северу. Здесь по сравнению с другими таежными подзонами резко (до 8–33 %) снижена частота встречаемости таких видов, как *Oc. behningi*, *Oc. cyprius*, *Oc. nigrinus*, *Oc. sticticus*, *Ae. vexans*, *Oc. subdiversus*, *An. claviger*, *Cx. pipiens*, *Cx. territans*, *Cx. torrentium* и *Coq. richiardii*. По-видимому, не проникают в северную тайгу южные виды *Oc. annulipes* и *Oc. caspius*. Судя по данным, которые были в нашем распоряжении, в подзоне лесотундры и в тундре не обнаружены даже такие виды комаров, которых не отнесешь к числу редких в северной тайге: *Oc. dorsalis*, *Oc. flavescens*, *Cs. bergrothi* и *Cs. morsitans*. При переходе от северной тайги к лесотундре и тундре резко падает встречаемость семи видов – *Ae. cinereus* (в 2,9 раза), *Oc. euedes* (в 3,5 раза), *Oc. cantans* (в 3,5 раза), *Oc. riparius* (в 4,7 раза), *Cs. alaskaensis* (в 1,94 раза) и *An. maculipennis* (в 5,8 раза), *Oc. cataphylla* (1,75). Здесь же, по мере движения на север, растет встречаемость видов *Oc. hexodontus* (в 1,5 раза), *Oc. impiger* (в 3 раза), *Oc. pullatus* (в 1,7 раза). Инте-

ресно отметить, что она мало изменяется у широко распространенных вдоль Урала комаров – *Oc. punctor* (в 1,24 раза), *Oc. communis* (в 1,24 раза), *Oc. intrudens* (в 1,3 раза), *Oc. excrucians* (в 1,17 раза), *Oc. leucomelas* и *Oc. pionips*.

Индексы фаунистического сходства для разных выборок комаров северной тайги мы рассчитали во всех сочетаниях ($n = 65$), используя те же 12 обобщенных списков видов, по которым оценивали встречаемость. Индексы Жаккара варьировали от 0,06 до 1,0 и составили в среднем 0,39 ($CV = 46{,}1$ %). Их сравнение с индексами, рассчитанными для списков комаров средней и южной тундры, показало, что в северной тайге сходство между фаунами комаров выше, чем в средней тундре, хотя крайние выборки (Ухта–Октябрьское) были взяты на расстоянии более чем 500 км друг от друга, а растительность по трансекте между ними соответствовала разным лесорастительным областям – Североуральской среднегорной и Приобской равнинно-болотной (Растительность Западно-Сибирской равнины, 1976). Однако, судя по величине индексов Жаккара, сходство фаун кровососущих комаров в северной тайге достоверно меньше, чем между фаунами комаров южной тундры, особенно в долине р. Хадытаяхи. Это соответствует тенденции U-образного изменения сходства фаун комаров внутри природных зон всего Уральского региона (Некрасова, Вигоров, 2002; Некрасова и др., 2002).

8.3. ФАУНА КОМАРОВ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Оценивая разнообразие фауны кровососущих комаров средней тайги, мы располагали всего тремя списками. Один (22 вида) характеризует видовой и количественный состав комаров средней тайги в Свердловской обл., собранных за ряд лет в неуказанном числе мест (Зраенко и др., 1974). Другой список (18 видов) составлен после изучения в 1963 г. комаров в окрестностях с. Демьянское на правом берегу Иртыша между Тобольском и Ханты-Мансийском (Кухарчук, 1966, 1981). Это место расположено в 225 км к востоку от границы Свердловской обл. – приблизительно на 59°30′ с.ш. Здесь преобладают темнохвойно-березовые мелкотравно-вейниково-осочковые леса в сочетании с кедрово-елово-пихтово-зеленомошными, сосновыми и сосново-березовыми долгомошными и сфагновыми лесами и сфагновыми сосново-кустарничковыми болотами (Растительность Западно-Сибирской равнины, 1976). Третий список (12 видов) составлен по дан-

ным Ю.М. Колосова (1936). Комары были отловлены 70 лет назад в окрестностях городов Верхотурье, Кизел, Карпинск, Соликамск и Алапаевск. Для сравнения мы взяли 43 списка кровососущих комаров южной тайги Свердловской обл. (контроль) и 11 списков комаров средней тайги Тюменской и Томской областей (Кухарчук, 1981; Редькина, Островерхова, 2006).

Всего в списках для средней тайги Уральского региона указано 29 видов кровососущих комаров, из них 12 видов с голарктическим, а 16 – с палеарктическим распространением. Среди них 31,0 % полизональных, по 20,7 % – интразональных и лесных и 24,1 % – лесо-лесостепных комаров. В двух списках отмечен интразональный вид с космополитическим распространением – *Cx. pipiens*. Судя по карте ареала в монографии В.Н. Стегния (1991), в средней тайге вероятно присутствие малярийного комара *An. beklemishevi*.

Комары, представляющие в этой подзоне разные зоогеографические комплексы, значительно различаются по экологической специализации. Так, среди комаров с палеарктическим распространением преобладают лесо-лесостепные виды (41,7 %), а доля полизональных, интразональных и лесных составила 25, 16,7 и 16,7 % от 12 видов соответственно. Соотношение экологических групп среди 16 голарктических видов комаров совсем другое: преобладают полизональные (37,5 %), а доля интразональных, лесных и лесо-лесостепных составляет 25, 25 и 12,5 % соответственно.

Из-за недостаточности материала виды комаров средней тайги распределились по частоте встречаемости всего на 3 группы (рис. 14). Во всех списках отмечены *Oc. cataphylla*, *Oc. cyprius*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Ae. vexans*, *Cs. alaskaensis* и *An. messeae*. В двух из трех списков указаны комары *Oc. cantans*, *Ae. cinereus*, *Oc. communis*, *Oc. diantaeus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. intrudens*, *Oc. pionips*, *Oc. punctor*, *Cs. bergrothi*, *Cx. pipiens* и *Cx. territans*. Лишь в одном из списков приведены *Oc. annulipes*, *Oc. behningi*, *Oc. caspius* (?), *Oc. hexodontus*, *Oc. leucomelas*, *Oc. pullatus*, *Oc. riparius*, *An. claviger*, *Cx. modestus*, *Cx. torrentium* и *Coq. richiardii*.

Средняя величина индексов Жаккара, рассчитанных между этими списками, составила 0,44. Наибольшее сходство (ИЖ = = 0,61) наблюдается между списками комаров Тобольского района (с. Демьянское) и средней тайги Свердловской обл. Список комаров, составленный для 12 видов по данным Ю.М. Колосова (1936), сильно отличается от двух других (ИЖ = 0,28–0,42).

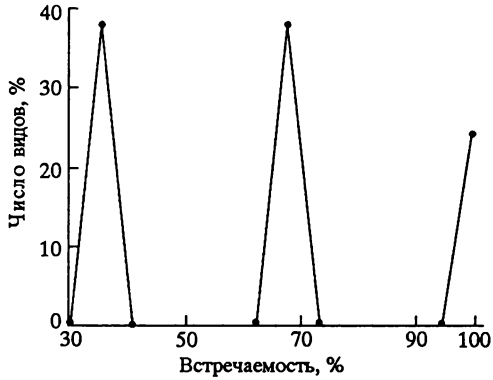

Рис. 14. Распределение видов кровососущих комаров по частоте встречаемости в средней тайге Урала

По мнению В.В. Алехина (1951), в подзоне средней тайги в отличие от северной «климатические и почвенные условия значительно улучшаются, и тайга находит здесь наиболее полное выражение» (с. 210). Для Качканарско-Туринского горного лесохозяйственного района, расположенного в среднетаежном лесорастительном округе Свердловской обл., характерен умеренно холодный и влажный климат, безморозный период 80–90 дней, горнолесные кислые и слабоподзолистые почвы, среднетаежные (зеленомошные) темнохвойные леса (ель, пихта, кедр) и производные от них березовые и хвойно-березовые (Колесников и др., 1973). Для Туринско-Сосьвинского предгорно-равнинного района Среднетаежного лесорастительного округа в Зауралье тоже характерен умеренно холодный влажный климат, безморозный период 90–120 дней, подзолистые почвы на суглинках и глинах, среднетаежные леса и производные от них березовые. Это таежный, умеренно заболоченный район, с лесистостью около 60 %, устойчивыми, успешно самовозобновляющимися лесами. Тем не менее лишь 1/5 часть видов комаров из этих мест является собственно лесными видами, столько же – опушечными и болотными, а около 1/4 составляют виды, приспособленные к жизни на юге лесной зоны, в лесостепи и даже в более засушливых местах: *Oc. cantans*, *Oc. dorsalis*, *Oc. flavescens*, *Oc. leucomelas*, *Oc. cyprius*, *Oc. caspius* и *Oc. behningi*. Более 1/3 этой фауны составляют виды, характерные для нескольких зон или подзон: *Oc. cataphylla*, *Oc. excrucians*, *Oc. pionips*, *Oc. hexodontus*, *Coq. richiardii*, *An. maculipennis*. В эту же группу входят интразональные комары *Cx. pipiens*, *Cx. territans* и *Cx. torrentium*, луговой вид *Oc. annulipes*.

О разнообразии комаров по относительному обилию мы можем судить по результатам усреднения только двух списков (Зраенко и др., 1974; Кухарчук, 1966, 1981). Доминируют в этой

подзоне тайги 5 видов, их обилие составляет 5 % и более. К ним относятся *Oc. punctor* (27,9 %), *Oc. dorsalis* (17,3 %), *Oc. communis* (13,4 %), *Oc. excrucians* (12 %), *Oc. pionips* (8,97 %). Заметно присутствие видов *Ae. cinereus* (4,4 %), *Oc. cantans* (3,0 %), *Cs. alaskaensis* (2,43 %), *Oc. cyprius* (2,2 %) и *Oc. intrudens* (2,17 %). Около 1 % в общем числе пойманных комаров составляют *Cs. bergrothi* (1,25 %), *Oc. riparius* (1,24 %), *Oc. hexodontus* (0,95 %), *Oc. flavescens* (0,86 %), *Cx. pipiens* (0,67 %). Комары некоторых видов попадались единично (*Oc. annulipes*, *Cx. territans*, *Cx. torrentium*, *Oc. caspius*, *Coq. richiardii*) или составляли доли процента от общего обилия (*Oc. diantaeus*, *Oc. behningi*, *Oc. cataphylla*, *Ae. vexans*, *Oc. pullatus*, *An. messeae*).

Из доминирующих в списках комаров средней тайги или таких, у которых обилие более чем 2 %, видами голарктического распространения являются 80 % видов. По своей специализации это преимущественно полизональные и лесо-лесостепные виды.

Сравнивая частоту встречаемости видов в списках кровососущих комаров средней и южной тайги (для Свердловской обл.), мы в качестве первого приближения выделили комплекс видов, характерный для средней тайги региона. В этот комплекс вошли комары, частота встречаемости у которых здесь больше, чем в южной тайге: *Oc. cataphylla* (100 % > 42 % в средней и южной тайге соответственно), *Oc. cyprius* (100 > 7), *Oc. dorsalis* (67 > 26), *Oc. excrucians* (100 > 69,7), *Oc. flavescens* (100 > 37), *Oc. hexodontuis* (33,3 > 11,6), *Oc. pionips* (66,7 > 13,9), *Oc. pullatus* (33,3 > 13,9), *Ae. vexans* (100 > 34,9), *Cs. alaskaensis* (100 > 18,6), *Cs. bergrothi* (66,7 > 2,3), *An. messeae* (100 > 13,9), *Cx. modestus* (33,3 > 4,6), *Cx. territans* (66,7 > 2,3), *Cx. pipiens* (66,7 > 16,3), *Cx. torrentium* (33,3 > > 2,3) и *Coq. richiardii* (33,3 >14,9). В южной тайге относительно больше встречаемость интразонального (болотного) комара *Oc. punctor* и полизонального *Oc. communis*, а виды *Oc. intrudens*, *Oc. cantans*, *Oc. diantaeus*, *Oc. leucomelas*, *Oc. riparius* и *Oc. behningi* можно встретить в этих подзонах почти одинаково часто.

Среди комаров, входящих в комплекс видов средней тайги Урала, примерно поровну видов с голарктическим и палеарктическим распространением (10:7). По экологической специализации они распределились следующим образом: 7 видов – полизональные, 4 – интразональные, 3 – лесные и 3 – лесо-лесостепные.

Интересно, что зональные различия фаун комаров неодинаково выражены на разных меридианах. Это легко можно увидеть, если сравнить фауну комаров средней тайги Уральского

региона с фауной Тюменской и Томской областей. Встречаемость комаров в средней тайге Западной Сибири мы оценили по 11 спискам (Кухарчук, 1980, 1981; Редькина, Островерхова, 2006). Сравнивая региональные фауны, выделили комплекс видов, отличающих среднюю тайгу Уральского региона. В него вошли комары *Oc. cyprius* (100 % > 71,4 % на Урале и в Западной Сибири соответственно), *Oc. flavescens* (100 > 64,3), *Oc. pionips* (66,7 > 28,6), *Cs. bergrothi* (66,7 > 21,4), *Ae. vexans* (100 > 42,9), *Cx. territans* (66,7 > 21,4), *Cx. torrentium* (33,3 > 0,0) и *Oc. behningi* (33,3 > 14,3). Есть группа видов комаров, которые встречаются чаще в Западной Сибири, чем на Урале, или найдены только в этой подзоне Сибири. В нее входят *Oc. riparius*, *Oc. sticticus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. nigrinus*, *Cs. morsitans* и некоторые другие виды.

Когда фауна кровососущих комаров средней тайги на Урале будет больше изучена, часть этих различий может исчезнуть. Но в целом из этой картины следует, что контраст между фаунами комаров смежных подзон тайги в Уральском регионе может иметь другую природу, чем между фаунами Урала и Западной Сибири. Для выяснения глубоких причин этого явления нужен большой материал о фаунах комаров Урала и Сибири, а не такой фрагментарный, какой есть к настоящему времени.

8.4. ФАУНА КОМАРОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

Примерно 1/4 покрытой лесами площади на Урале занимают сосновые леса. Самый богатый в этом отношении район – Среднее Зауралье, переходная часть от Урала к Западной Сибири. Здесь сосна занимает около 5 млн га, или 70 % соснового «клина» Урала (Мамаев, 1998). Обыкновенная сосна является главной древесной породой не только на Урале, но и во всей северной части Европы. Облик сосновых боров очень разный. Лесоводы разделяют сосновые боры на ряд типов леса – сосняки лишайниковые, брусничниковые, зеленомошно-ягодниковые, крупнотравные, багульниково-ягодные, пойменные, заболоченные и др. Самыми важными в хозяйственном отношении типами соснового леса называют сосняк-черничник, бруснично-ракитниковый, орляковый и разнотравный. На их распространение и состав решающую роль оказывает климат, поскольку в западных предгорьях Урала, где влаги выпадает на 20 % больше, чем на восточном склоне, господствуют ель и пихта. В условиях пониженного увлажнения они уступают сосне в быстроте роста и

долговечности и даже в смешанных лесах – сосняках-ельниках зеленомошниковых, ягодниковых и травяных – не могут занять главную роль.

Для южной части Свердловской области, особенно на восточном макросклоне Урала, наиболее характерны горные сосновые леса, произрастающие на супесчаных и суглинистых почвах. В восточных предгорьях Урала и лесном Зауралье тоже господствуют сосновые леса. Наземный покров в них обычно травяно-кустарничковый, хотя в Зауралье нередки заболоченные сфагновые сосняки. Горные травянистые сосняки с участием лиственницы широко распространены также и на восточном склоне Южного Урала. Южным типом сосновых лесов в лесостепи Зауралья являются участки травянистых остепненных сосновых боров.

Вторым по значению типом лесных формаций на Урале считают темнохвойные леса, сложенные из ели и пихты (Мамаев, 1998). Ельники зеленомошные, травяные и приручьевые, характерные для еловых лесов равнинной и южной части Пермской обл., сменяются в горной части Предуралья ельниками нагорными, а на юго-западе Свердловской обл. – ельниками липняковыми, травяно-зеленомошниковыми и мшистыми. На западных склонах Среднего Урала и северной половины Южного Урала, т. е. в местах с умеренным увлажнением, довольно часто встречаются пихтарники – ягодниковые, разнотравные и другие, с примесью ели, березы, а во втором ярусе – липы и рябины. Огромное значение на Урале в силу широкой распространенности и способности легко осваивать жизненное пространство, не пригодное для хвойных пород, представляют березовые и осиновые леса. Богаче всего ими Свердловская область. Господствует береза и в Башкортостане, а в лесостепной зоне Челябинской и Курганской областей около половины площади, покрытой лесами, находится под березняками (Мамаев, 1998).

Ниже мы приводим в основном краткую характеристику видового состава и экологических особенностей кровососущих комаров, обитающих в двух крупных районах южной тайги южной и юго-западной частей Свердловской области, а также в некоторых других местах южной тайги Челябинской области и Башкортостана.

Чтобы получить представление о разнообразии и других особенностях фауны и сообществ кровососущих комаров, мы изучили видовой состав выборок личинок и взрослых нападающих

комаров, частоты встречаемости и обилие видов в 43 списках. Одна группа выборок взята в окрестностях Екатеринбурга в радиусе до 50 км, преимущественно в сосновых лесах. Эта местность соответствует Тагильско-Свердловскому предгорному лесохозяйственному району (Колесников и др., 1973). Для него характерен умеренно холодный и умеренно влажный климат, дерново-подзолистые и среднеподзолистые почвы, сосновые (зеленомошные и травяные типы) леса и производные от них березовые, производные лесные луга и редколесья. Вне пригородных зон эти леса устойчивы и успешно самовозобновляются. Лесистость района около 50 %, он испытал длительное (200–300 лет) и сильное воздействие хозяйственной деятельности человека, подвергаясь многократным сплошным вырубкам, лесным пожарам, распашкам и пастбищным нагрузкам (Колесников и др., 1973).

Другую большую группу выборок комаров мы взяли в 120 км к западу от Екатеринбурга в юго-западной части Свердловской обл., где остатки широколиственно-пихтово-еловых лесов перемежаются с производными хвойно-лиственными лесами и сельскохозяйственными землями. Эта местность соответствует Бисертско-Сергинскому горному лесохозяйственному району. В связи с явлением «барьерного подножия» для него характерно высокое количество осадков (500–600 мм и более), сниженные среднегодовые и летние температуры, относительно небольшое количество болот и устойчивое самовозобновление лесов с образованием длительнопроизводных лесов (Колесников и др., 1973).

Кроме этих выборок, при анализе фауны комаров южной тайги использовали список, приведенный Н.А. Зраенко с соавт. (1974), три списка комаров, отловленных К.А. Сюткиной (1967) в окрестностях Екатеринбурга в 1957–1964 гг. и один обобщенный список имаго комаров, пойманных в окрестностях Нижнего Тагила (Рощектаева, Некрасова, 2002).

Кровососущих комаров, обитающих в сосново-березовых лесах, которые идут широкой полосой по границе Свердловской, Челябинской и Курганской областей, в южной тайге мы рассматриваем отдельно. В лесостепной зоне Челябинской и Курганской областей около половины лесопокрытой площади находится под березняками, а ботаники выделяют здесь подзону сосново-березовых лесов, переходную между лесной и лесостепной (Мамаев, 1998), поэтому комаров, обитающих в сосново-березовых лесах, мы рассмотрим отдельно. Но даже по выборкам, названным выше, вероятно, можно получить относительно верное

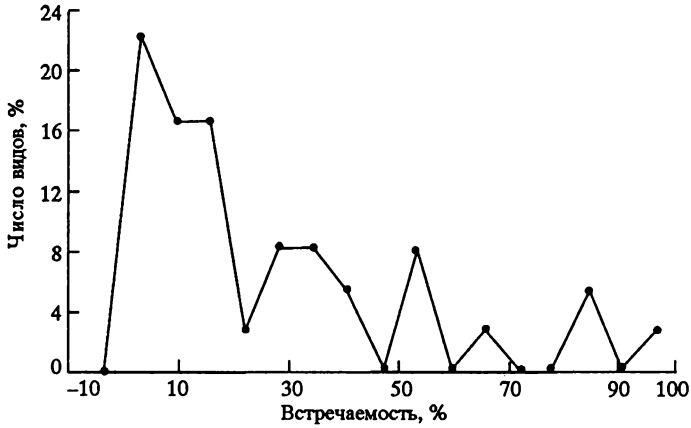

Рис. 15. Распределение видов кровососущих комаров по частоте встречаемости в южной тайге Среднего Урала

представление о составе и своеобразии фауны комаров подзоны южной тайги в той ее части, которая находится в границах Свердловской области на ее западной половине.

Частоту встречаемости разных видов комаров в списках и их среднее обилие в подзоне южной тайги на Среднем Урале мы определяли по 43 спискам (личинок и имаго). Вид статистического распределения (рис. 15) свидетельствует о том, что комары этой подзоны распределены по частотам встречаемости равномернее, чем в средней и северной тайге, но асимметрия этого распределения тоже положительная (правосторонняя). Видов комаров (всего 36) в списках можно распределить на несколько групп. Группу наиболее редких видов, доля которых равна 58 %, а частота встречаемости находится в пределах 2–19 %, образовали *Oc. nigripes*, *Cs. bergrothi*, *Cs. morsitans*, *Cs.ochroptera*, *An. claviger*, *Cx. territans* и *Cx. torrentium* (встречаемость каждого из них равна 2,3 %), *Oc. detritus* (?) (4,65 %), *Cx. modestus* (4,65 %), *Oc. annulipes* (7,0 %), *Oc. cyprius* (7,0 %), *Oc. nigrinus* (9,3 %), *Oc. hexodontus* (11,6 %), *Oc. impiger* (11,6 %), *Oc. pionips* (13,95 %), *Oc. pullatus* (13,95 %), *An. messeae* (13,95), *Coq. richiardii* (14,9 %), *Cx. pipiens* (16,3 %), *Oc. sticticus* (18,6 %) и *Cs. alaskaensis* (18,6 %). Виды второй группы есть в 1/4 или 1/3 списков: *Oc. behningi* (25,6 %), *Oc. dorsalis* (25,6 %), *Oc. euedes* (25,6 %), *Ae. vexans* (34,9 %) *Oc. flavescens* (37,2 %), *Oc. riparius* (37,2 %). Средняя встречаемость характерна для *Oc. cataphylla* (41,9 %), *Oc. leu-*

comelas (44,2 %), *Oc. diantaeus* (53,5 %) и *Oc. cantans* (55,8 %). Более чем в половину списков вошли виды *Oc. intrudens* (62,8 %) и *Oc. excrucians* (69,8 %). Почти повсеместно в выборках, взятых из южной тайги, присутствовали *Ae. cinereus* (81,4 %), *Oc. communis* (86 %) и *Oc. punctor* (95,3 %).

Среднее обилие комаров этой подзоны мы определяли по тем же 43 выборкам, оценивая и коэффициенты вариации. Некоторые из выборок были обобщенными за ряд лет, как, например, данные Н.А. Зраенко с соавт. (1974) и К.А. Сюткиной (1967). Данные о видовом и долевом составе личинок комаров в некоторых рядом расположенных мелких водоемах лесопарковой зоны Екатеринбурга также сгруппировали для анализа, чтобы не иметь дело с очень маленькими величинами.

К самым массовым в южной тайге комарам, судя по их среднему обилию, принадлежат *Oc. punctor* (23,5 %), *Oc. communis* (21,4 %) и *Ae. cinereus* (12,05 %). В числе доминантных видов, среднее обилие которых было больше 5 %, можно назвать *Oc. cantans* (5,95 %), *Oc. intrudens* (5,9 %), *Oc. excrucians* (5,6 %). Сравнительно высока численность также у комаров *Oc. cyprius* (3,6 %), *Oc. diantaeus* (3,6 %), *Coq. richiardii* (3,05 %), *Oc. flavescens* (3,03 %), *Oc. cataphylla* (2,35 %) и *Ae. vexans* (2,07 %). Выделяется небольшая группа малочисленных видов: *Oc. leucomelas* (1,63 %), *Oc. dorsalis* (1,63 %), *Oc. sticticus* (1,6 %) и *Oc. riparius* (1,4 %). У остальных видов комаров этой подзоны тайги среднее обилие очень невелико, хотя в отдельных местах, как, например, возле оз. Шарташ – *Oc. behningi*, в сосняке к западу от пос. Широкая Речка – *Oc. euedes* и в заболоченном сосняке на п-ове Большой Конный на западном краю Екатеринбурга – *Oc. impiger* (типично тундрового вида!), оно могло достигать 10 % и больше.

Для большинства видов комаров этой подзоны тайги встречаемость в выборках хорошо соответствует их среднему обилию. Результаты корреляционного анализа показали, что зависимость обилия комаров от встречаемости хорошо выражают линейная и экспоненциальная модели регрессии (r = 0, 86 и 0,78 соответственно). Более точно ($r = +0{,}927$; $p < 0{,}0001$) эту функциональную зависимость можно представить степенной функцией типа $Y = aX^b$, где $\mathrm{Log}a = -7{,}05$, $b = 2{,}21$.

От прямолинейного графика (см. рис. 11), в сторону меньшего обилия, отклоняются только точки, соответствующие параметрам нескольких малочисленных комаров – *Cx. torrentium*, *Cx. territans*, *Cs. bergrothi* и *Oc. nigripes*, которых также сближает их

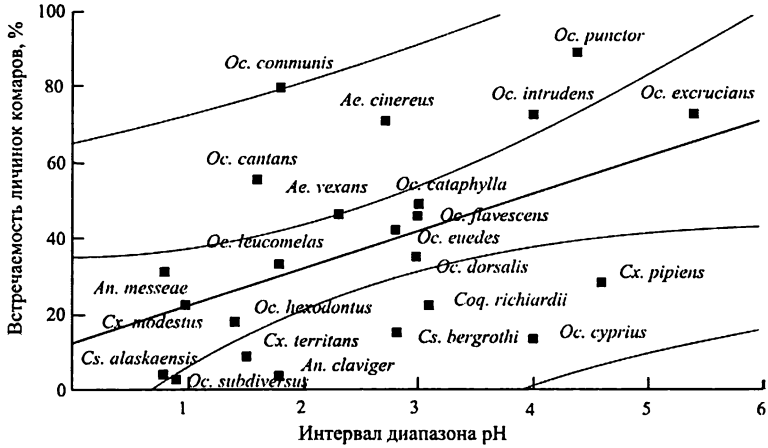

Рис. 16. Зависимость встречаемости личинок комаров от показателя разности между максимальной и минимальной pH среды

небольшая распространенность вдоль Урала. Например, встречаемость голарктического комара *Oc. nigripes* максимальна (92,5 %) в лесотундре и тундровой зоне, хотя он отмечен и в южной тайге (Зраенко и др., 1974). Характерный для лесной зоны палеарктический комар *Cs. bergrothi* распространен по Уралу от северной тайги до лесостепи, т. е. в 4 природных подзонах; максимум встречаемости у него соответствует северной и средней тайге. Распространение двух видов – интразонального голаркта *Cx. territans* и палеарктического лесо-лесостепного вида *Cx. torrentium* – ограничено северной границей северной тайги (с севера) и степной зоной – с юга. Максимумы встречаемости у них соответствуют лесостепи и средней тайге, а распространены эти комары всего в 4 природных подзонах.

Комары, соответствующие главной последовательности видов на графике (см. рис. 11), тоже весьма разнообразны по экологической специализации и экологическим возможностям (лесные, интразональные, термофильные, эвриионные и т. д.). На рис. 16 показана зависимость между встречаемостью комаров и одним из абиотических параметров водной среды в местах обитания личинок – диапазоном pH, т. е. разницей между максимальными и минимальными значениями. Корреляция между ними изучена по характеристикам 23 видов комаров, для которых известны данные по величинам pH в местах развития личинок.

Линия регрессии, которая изображает зависимость встречаемости вида от диапазона pH, соответствует линейной функции $Y = aX + b$, где $a = 10{,}11$; $b = 11{,}97$; величина коэффициента линейной корреляции $r = 0{,}503$, а уровень значимости $p = 0{,}014$.

Эта функциональная зависимость иллюстрирует несколько явлений: 1) встречаемость комаров в южной тайге в среднем больше у эвриионных видов; 2) комары с широкими пределами pH в местах развития их личинок более разнообразны по частотам встречаемости в фаунах, чем стеноионные виды; 3) в правом верхнем и левом нижнем углах рисунка сгруппированы комары, принадлежащие к разным зоогеографическим комплексам, разным родам и различающиеся между собой по экологической специализации. В левом нижнем углу отмечены редкие стеноионные виды. Здесь близко друг к другу оказались координаты тундроволесного комара *Oc. hexodontus*, полизонального малярийного комара с большим ареалом – *An. messeae*, двух интразональных представителей разных зоогеографических комплексов – *An. claviger* и *Cx. territans*, а также циркумполярного голарктического комара *Cs. alaskaensis*, типичного для лесной зоны.

Хорошо различаются между собой по экологической специализации, зоогеографической и таксономической принадлежности также эвриионные комары. В данной группе оказались интразональный (голаркт) *Oc. punctor*, три полизональных – голаркты *Oc. intrudens*, *Oc. excrucians* и палеаркт *Oc. cyprius* и вместе с ними – интразональный космополит *Cx. pipiens*.

Мы изучили связи между встречаемостью комаров на Урале и присущими им в России и Казахстане экологическими признаками, например верхними, нижними и средними температурами воды в водоемах, где развиваются их личинки, характеристиками солености и pH воды, шириной диапазонов названных и других абиотических факторов. Оказалось, что эти связи выражены с разной силой и знаком. Большое значение имеют исследуемый фактор и природная зона, где были взяты выборки. Например, зависимость средней встречаемости комаров в лесостепи и степи на Южном Урале от верхнего предела температур в водоемах с личинками может быть охарактеризована криволинейной U-образной зависимостью, а между встречаемостью комаров в 8 ландшафтно-природных подзонах Урала и шириной диапазона температур, выдерживаемых личинками, – тоже криволинейной, однако выпуклой зависимостью. Анализировать эти сложные закономерности – их значение, взаимодействие и

происхождение – мы здесь не будем, а только отметим, что их действие, несомненно, изменяет разнообразие экологического «поведения» комаров. Это разнообразие можно считать новым примером экологической индивидуальности видов, описанной еще в 1930-х годах Л.Г. Раменским (Миркин, 1985), хотя вряд ли относится к непосредственным проявлениям разных эколого-ценотических стратегий комаров. Экологическое разнообразие кровососущих комаров обращает на себя внимание при сравнительном анализе их распределения по природным зонам, локальным фаунам, сообществам и экотонам, изучении временнóй и пространственной изменчивости ценотического положения разных видов, корреляций между фаунистическими и ценотическими параметрами комаров и выявлении ассоциаций сосуществующих видов.

Разнообразие соотношений между экологическими параметрами кровососущих комаров, обитающих в южной тайге Урала, доказывает факт аллометрической зависимости между их встречаемостью в видовых списках, т. е. в разных местах южной тайги, и средним обилием в выборках. Аллометрическая зависимость четко проявляется на главной последовательности из 30 видов (см. рис. 11). Как мы уже говорили, аллометрия по определению подразумевает отсутствие геометрического или физиологического подобия организмов разного размера (Бигон и др., 1989). В данном случае прямая пропорциональная зависимость в логарифмических координатах между двумя экологическими параметрами показывает, что с увеличением одних параметров в ряду видов закономерно изменяются величины других, причем скорость изменения этих отношений между параметрами постоянна. Корреляционное поле на этом графике соответствует параметрам кровососущих комаров разных таксонов. Интересно, что линия, которую можно провести между точками на графике, соответствующими, с одной стороны, параметрам *Cs. ochroptera*, а с другой – *Cs. alaskaensis*, наклонена примерно так же, как линия, которой можно соединить точки, соответствующие признакам *Ae. vexans* и *Ae. cinereus* или признакам *Oc. pullatus* и *Oc. punctor*. Вероятно, это указывает на общность явления, в котором участвуют представители разных таксонов. По-видимому, аллометрические изменения одного из ценотических параметров, компенсирующие изменения другого, в экосистемах южной тайги Урала в равной мере касаются представителей разных родов Culicidae – *Ochlerotatus*, *Aedes* и

Culiseta, хотя ввиду разброса точек на графике этого не скажешь в отношении комаров рода *Culex*.

От всех кровососущих комаров южной тайги виды *Ochlerotatus* составили 63,9 %, а представители родов *Culiseta* и *Culex* – по 11,1 %. Роды *Aedes* и *Anopheles* представлены по два вида (5,5 %), одним (2,8 %) – род *Coquillettidia*. Ввиду того, что на Урале в 3 водоемах в черте Екатеринбурга находили личинок двух видов-двойников малярийных комаров из палеарктического комплекса «maculipennis» – *An. messeae* и *An. beklemishevi* (Гордеев, Николаева, 1997), в список видов южной тайги можно внести *An. beklemishevi*. Однако из-за отсутствия сведений по обилию и распространению этих видов-двойников, мы, делая расчеты, оба вида приняли за один, несмотря на хорошо выраженные экологические различия между ними (Научно-практическое руководство..., 2007).

Более половины комаров (54,3 %), обитающих в этой подзоне в пределах Свердловской обл., имеют голарктическое распространение, 42,86 % – палеарктические виды. Менее 3 % от общего числа составил космополитический интразональный вид *Cx. pipiens*. Небольшая доля этого вида в составе фауны южной тайги соответствует его небольшой доле по обилию, наблюдаемой в выборках комаров Свердловской обл. (Зраенко и др., 1974), что объясняется его орнитофильностью, если не считать комаров, размножающихся в подвальных помещениях городов.

Комары южной тайги представлены всеми ландшафтными и биотопическими группами. По числу видов наиболее выражена полизональная группа: *Oc. communis*, *Oc. intrudens*, *Oc. vexans*, *Oc. excrucians*, *Oc. dorsalis*, *Oc. pullatus*, *Oc. pionips*, *An. messeae*, *Coq. richiardi*, *Cs. ochroptera*. Средняя частота встречаемости голарктических видов этой группы в 4 раза больше, чем палеарктических – *Oc. cyprius*, *Cs. ochroptera*, *An. messeae*, *Coq. richiardii*. По числу видов им немного уступает группа интразональных комаров – луговых, опушечных, болотных, пойменных. Среди видов с голарктическим распространением к интразональным относятся комары *Oc. punctor*, *Oc. cataphylla*, *Oc. euedes*, *Oc. flavescens* и *Cx. territans*, а среди палеарктических – только 4 вида: придерживающийся лужаек *Oc. annulipes*, родниковый малярийный комар *An. claviger* (распространен от лесной зоны Западной Европы до гор Средней Азии, найден нами у подножия Уктусских гор), обитатель аридных зон и солоноватых водоемов *Oc. detritus*, а также космополит *Cx. pipiens*. Средняя частота встречаемости в южной

тайге у голарктических видов этой группы в 8 раз выше чем у палеарктических.

К собственно лесным комарам в южной таежной подзоне относится меньше видов, чем к полизональным и интразональным. Из голарктов к ним принадлежат *Oc. diantaeus*, *Oc. riparius* и *Cs. alaskaensis*, а если учесть виды, более приуроченные к тундровой, а не лесной зоне, то вместе с ними следует назвать *Oc. hexodontus*, *Oc. impiger* и *Oc. nigripes*. Из палеарктов в лесную группу входят *Oc. nigrinus*, *Cs. bergrothi* и *Cs. morsitans*. Средняя встречаемость у лесных комаров с голарктическим распространением, даже если учитывать вместе с ними тундровые виды, втрое больше, чем у палеарктических. Лесо-лесостепных видов среди палеарктических комаров южной тайги (*Oc. behningi*, *Oc. cantans*, *Oc. leucomelas*, *Cx. modestus*, *Coq. richiardii*) немного больше, чем среди голарктических (*Ae. cinereus*, *Oc. sticticus*), но средняя встречаемость голарктов и в этой группе больше.

Таким образом, в каждой из групп комаров, выделенных по их экологической специализации и биотопическим предпочтениям, в южной тайге на Среднем Урале голарктические виды более распространены и вездесущи. Судя по меньшей частоте встречаемости в списках палеарктических видов, их распространение здесь более спорадично. Вероятно, их распределение на местности отражает большую стенотопность, сильнее зависит от наличия и распределения в южной тайге мест с подходящим сочетанием условий, благоприятных для развития личинок, дневок, роения и охоты. Интересно, что превосходство голарктических видов над палеарктическими в южной тайге выражено даже у интразональных видов и среди лесостепных комаров, у которых голаркты немного уступают по числу видов палеарктам.

Если распределить 36 видов комаров южной тайги Свердловской области по экологической специализации, то в соотношении этих групп ясно видно различие экологических «спектров». У видов с палеарктическим распространением, найденных в южной тайге, виды разной специализации распределились почти поровну: 4 – полизональные, 3 – интразональные, 3 – лесные, 4 – лесо-лесостепные. Еще один вид комара – *Oc. detritus*, определенный нами в двух выборках, более характерен для полупустынных и пустынных мест Казахстана и, видимо, не принадлежит к группе лесо-лесостепных видов. Среди южнотаежных комаров с голарктическим распространением свыше половины – полизональные и интразональные виды (по 6 и 5 видов соответственно), по 3 – лес-

ные, лесо-лесостепные и тундровые. У изученных голарктических комаров, как и у отдельных экологических групп, средняя частота встречаемости видов в списках, а значит, в разных местах южной тайги выше, чем у палеарктических.

Рассмотрим разнообразие кровососущих комаров в той части южной тайги, которая находится в границах Челябинской обл. и Башкортостана. Особенности климата, растительности, почв, своеобразная история Южного Урала и Приуралья побудили нас проанализировать имеющийся материал по кровососущим комарам южной тайги этой части региона отдельно от Свердловской области.

Частоту встречаемости комаров мы определяли по 12 спискам из лесных мест Челябинской обл. и Башкортостана. Анализировали сборы комаров, нападавших на человека на склонах лесистых гор к северу от с. Зуяково на р. Инзер, в лесных окрестностях пос. Сухая Атя в западном углу (Ашинском районе) Челябинской обл., а также на берегах оз. Кысыкуль поблизости от г. Миасса. В двух первых местах горы покрыты смешанными широколиственными лесами. По Ашинскому району проходит граница между неморальной и бореальной флорами. На охраняемом берегу оз. Кысыкуль комаров ловили в горно-сосновом бору. Выборки комаров на Южном Урале были взяты также в горно-таежных лесах Белорецкого района Башкортостана, в смешанных широколиственных лесах у с. Старосубхангулово (Бурзянский район Башкортостана) и в хвойно-широколиственных лесах на лесистых горных холмах у р. Юрюзани (Митрофанова, Бельтюкова, 1977).

Распределение кровососущих комаров в этой части подзоны южной тайги по частоте встречаемости в списках отличается от соответствующего распределения комаров в Свердловской обл. Его полимодальность меньше, а частоты встречаемости у 30 видов здесь больше. К повсеместным видам в южной тайге Челябинской обл. и Башкортостана относятся *Oc. punctor*, *Oc. communis*, *Ae. cinereus*, *Oc. excrucians* и *Oc. diantaeus*. Частота их встречаемости составляет 83,3–100 %. К группе довольно распространенных здесь комаров принадлежат (в порядке убывания частоты встречаемости с 75 до 58 %) *Oc. cantans*, *Oc. pionips*, *Oc. flavescens*, *Oc. euedes*, *Oc. intrudens*, *Oc. cataphylla* и *Oc. behningi*. К умеренно распространенным видам, которые отмечены лишь в 1/3–1/2 списков, принадлежат (в порядке убывания частоты встречаемости) *Oc. riparius*, *Oc. pullatus*, *Oc. leucomelas*, *Oc. hexodontus*, *Cs. bergrothi*, *Cs. alaskaensis*, *Ae. vexans*, *Oc. cyprius*, *Oc. annulipes*,

Cx. pipiens, *Coq. richiardii* и *An. messeae*. К наиболее редким комарам, которые есть лишь в одном-двух списках из 12, надо отнести (в порядке убывания встречаемости) *Oc. sticticus*, *Oc. euedes*, *Oc. dorsalis*, *Cs. annulata*, *An. plumbeus*, *Ae. geniculatus*, *Cx. torrentium*, *Cx. territans*, *An. claviger*, *Cs. morsitans*, *Oc. subdiversus*, *Oc. nigripes*, *Oc. nigrinus*, *Oc. impiger* и *Oc. caspius*.

Заметна группа видов, частота которых при переходе на юг от одной части южной тайги к другой мало изменяется. К таким «устойчивым к широте» комарам здесь можно отнести *Oc. punctor*, *Oc. communis*, *Oc. excrucians*, *Oc. intrudens*, *Oc. leucomelas*, а из более редких комаров – *Oc. sticticus*, *Oc. impiger* и *Oc. nigrinus*. Иначе ведет себя группа видов, у которых частота встречаемости при движении на юг значительно увеличивается. В южной тайге Челябинской обл. и Башкортостана в нее входят комары *Oc. pionips*, *Oc. euedes*, *Oc. behningi*, *Oc. flavescens*, *Oc. pullatus*, *Oc. hexodontus*, *Oc. cyprius*, *Oc. annulipes* и *Cs. bergrothi*. Экологический состав этой группы пестрый: из голарктов в нее входят два полизональных, один интразональный и один тундрово-лесной вид, а из палеарктов – по одному интразональному, лесному и лесостепному.

Судя по распространенности в списках, в каждой экологической группе преимущество имеют виды с голарктическим распространением. Средняя частота встречаемости 6 голарктических полизональных видов равна 54,2 %, а 3 палеарктических полизональных – 36,1 %. У 5 интразональных голарктов она составляет 60 %, у 4 интразональных палеарктов – 16,7 %, у 6 лесных и тундро-лесных видов с голарктическим распространением частота встречаемости здесь в среднем равна 40,3 %, а у 5 лесных палеарктических – 15 %. Несколько меньше контраст в распространенности среди лесо-лесостепных комаров: частота встречаемости 3 голарктических видов в среднем равна 66,7 %, а 5 палеарктических – 40 %. Таким образом, наибольший контраст между распространенностью голарктических и палеарктических видов в этой части подзоны южной тайги, соответствующей Южному Уралу и Предуралью, виден в группе интразональных (в 3,6 раза) и лесных (в 2,7 раза) видов. Слабее он выражен среди лесо-лесостепных (в 1,7 раза) и полизональных (в 1,5 раза) видов.

Экологическое своеобразие южно-таежных комаров с голарктическим и палеарктическим распространением можно наблюдать, если сравнить их в группах с разной экологической специализацией в смежных областях. Выше мы отмечали, что частота встречаемости у большинства видов комаров в южной тайге увели-

чивается, если прослеживать ее с севера на юго-запад – от Свердловской обл. по направлению к Челябинской и Башкортостану. Она немного увеличивается у голарктических и палеарктических лесо-лесостепных (в 1,18 и 1,5 раза соответственно) и возрастает у лесных голарктических и палеарктических (в 1,79 и 1,88 раза соответственно) видов. Иначе изменяется встречаемость у полизональных и интразональных видов. У полизональных голарктов она увеличивается в 1,4 раза, а у палеарктов – в 3,8 раза, у интразональных голарктов и палеарктов – в 1,5 и 4,2 раза соответственно.

Судя по частоте встречаемости комаров в фаунах (в списках), большее преимущество в южной тайге на Южном Урале по сравнению со Средним Уралом получают полизональные и интразональные виды из палеарктического зоогеографического комплекса, а также характерные для лесной зоны комары голарктического комплекса.

Хорошее представление о том, условия какой природной зоны в Уральском регионе благоприятны для того или иного вида комаров, дает анализ градиентов средних частот встречаемости каждого из них, если прослеживать от тундровой до пустынной зоны. В результате такого анализа мы наблюдали изменения частот встречаемости видов, например, от тундровой зоны к степной у *Oc. hexodontus* и *Oc. pullatus*, или, наоборот, постепенного – на протяжении всей лесной зоны к степи и полупустыне – увеличения повсеместности *Oc. leucomelas*, *Ae. cinereus* или *Cs. behningi*. Отсюда видно, что условия южной тайги на Урале оптимальны для *Oc. diantaeus*, *Oc. pionips*, *Oc. excrucians*, *Oc. communis*, *Oc. intrudens*, *Oc. behningi*. Виды комаров, у которых в Уральском регионе имеется и другой оптимум распространения, как, например, у *Oc. hexodontus* и *Oc. pullatus* – в тундре, у *Oc. punctor* – в лесотундре, у *Oc. diantaeus*, *Cs. bergrothi* и *Oc. riparius* – в северной тайге, часто встречаются и в южной тайге. К их числу, кроме названных, принадлежат *Oc. intrudens*, *Oc. leucomelas*, *Oc. excrucians*, *Ae. cinereus*, *Oc. annulipes*, *Oc. cyprius* и *Oc. flavescens* – у них второй пик встречаемости обнаружен в лесостепи.

8.5. РАЗНООБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В СОСНОВО-БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСАХ

Как уже было сказано, ботаники в качестве особой подзоны выделяют сосново-березовые леса. Они распространены в южной части Свердловской обл., в северной части Челябинской и

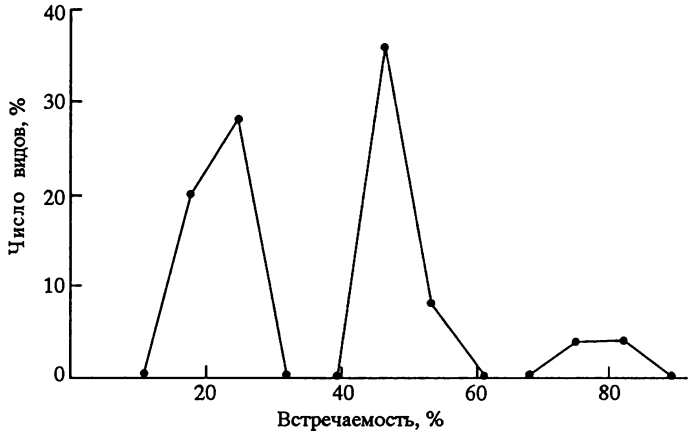

Рис. 17. Распределение видов кровососущих комаров по частоте встречаемости в сосново-березовых лесах Урала

граничащей с ними Курганской. Поэтому мы анализировали отдельно 7 списков кровососущих комаров, пойманных в этих местах. Распределение 25 видов комаров по частоте встречаемости в списках очень простое – имеет всего 3 пика (рис. 17).

К повсеместным видам комаров смешанных мелколиственных лесов относятся всего два – *Oc. cataphylla* (частота встречаемости 85,7 %) и *Oc. flavescens* (71,4 %). Это типичные интразональные – луговые и опушечные – виды. Виды со средней частотой встречаемости (40–60 %) составляют 44 %. К этой группе принадлежат (в порядке убывания встречаемости) *Oc. leucomelas*, *Oc. dorsalis*, *Coq. richiardii*, *An. maculipennis*, *Cs. alaskaensis*, *Oc. riparius*, *Oc. punctor*, *Oc. intrudens*, *Oc. excrucians*, *Oc. communis* и *Oc. behningi*. К редко встречающимся (10–30 %) принадлежат (в порядке убывания встречаемости) комары *Cx. pipiens*, *Ae. vexans*, *Oc. hexodontus*, *Oc. euedes*, *Oc. diantaeus*, *Ae. cinereus*, *Oc. cantans*, *Cs. morsitans*, *Oc. subdiversus*, *Oc. pionips*, *Oc. cyprius*, *Oc. annulipes*. Интересно, что, несмотря на осветленность этих лесов, здесь не получают благоприятных условий для широкого распространения некоторые опушечно-луговые (*Oc. annulipes*), термофильные (*Ae. vexans*), полизональные (*Oc. cyprius*), лесные (*Cs. bergrothi*, *Oc. diantaeus*) и даже лесо-лесостепные (*Ae. cinereus*) виды комаров.

Сравнивая частоты встречаемости комаров на двумерном графике, можно выделить фаунистические комплексы, харак-

терные для сосново-березовых лесов и южной тайги. В состав первого комплекса входят следующие виды: *Oc. cataphylla*, *Oc. flavescens*, *Oc. dorsalis*, *Oc. leucomelas*, *Oc. behningi*, *Cs. alaskaensis*, *An. maculipennis* и *Coq. richiardii*. В другой комплекс входят виды *Oc. cantans*, *Oc. diantaeus*, *Oc. excrucians*, *Oc. intrudens*, *Ae. cinereus*, *Oc. communis*, *Oc. punctor* и *Oc. sticticus*. В первом комплексе большую эвритопность проявляют полизональные виды, а в южнотаежном – лесо-лесостепные.

8.6. ОСОБЕННОСТИ ФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА КОМАРОВ СТЕПИ И ЛЕСОСТЕПИ

Сухое и жаркое лето степей, длительная, холодная и малоснежная зима, малая глубина и непостоянство снежного покрова, нестабильность растительного покрова и микрофлоры степных почв, небольшой запас фитомассы, ветер, равнинность, высокая экологическая частотность климата, контрастность и амплитудность экологических ситуаций, своеобразная история степных экосистем – это и многое другое не могло не повлиять на состав и своеобразие биоты степи и адаптаций у степных растений и животных (Мордкович, 1982). Рассмотрим, как высокая изменчивость степных экосистем и действие такого громадного экотона, как лесостепь (Чернов, 1975), сказались на экологическом разнообразии кровососущих комаров.

В лесостепи и степи, ограничивающих Урал с юга, насчитывается 41 вид кровососущих комаров. По частоте встречаемости в 7 списках эти виды можно распределить на несколько групп (рис. 18). Полимодальность их распределения выражена сильнее, чем у комаров подзоны сосново-березовой предлесостепи. К наиболее распространенным здесь видам, которые встречаются с частотой 70–100 %, принадлежат (в порядке убывания встречаемости) *Ae. vexans*, *Ae. cinereus*, *Oc. flavescens*, *Oc. annulipes*, *Oc. dorsalis* и *Oc. excrucians*. В 4 из семи списков отмечены комары *Oc. leucomelas*, *Oc. punctor* и *Cx. pipiens*. Из 7 списков виды со средней частотой встречаемости (42,9 %) указаны в трех. В эту группу входят комары *Oc. behningi*, *Oc. cantans*, *Oc. cataphylla*, *Oc. cyprius*, *Oc. euedes*, *An. maculipennis* и *Cx. modestus*. Из 7 выборок лишь в двух, т. е. с частотой 28,6 %, отмечены комары *Oc. caspius*, *Oc. communis*, *Oc. intrudens*, *Oc. sticticus*, *Oc. subdiversus*, *Cx. territans*, *Cx. torrentium*, *Coq. richiardii*, *Ae. rossicus*. Реже всего в этих аридных экосистемах попадались *Oc. diantaeus*,

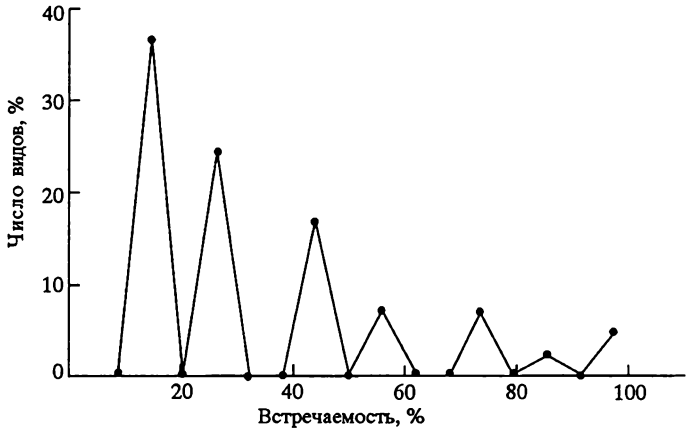

Рис. 18. Распределение видов кровососущих комаров по частоте встречаемости в лесостепи и степи Урала

Oc. hexodontus, *Oc. nigrinus*, *Oc. pionips*, *Oc. pullatus*, *Oc. riparius*, *Cs. bergrothi*, *Cs. morsitans*, *Cs. ochroptera*, *An. claviger*, *An. hyrcanus*, *Oc. albescens*, *Oc. montchadskyi*, *Cs. longiareolata* и *Cx. martinii*.

Анализ фаун дает представление о том, как в степных экосистемах распространены комары, различающиеся по специализации. Реже всего здесь можно встретить комаров, обычных в лесной зоне Урала. В составе первой группы из 14 самых редких видов лесных только 6. В группе из 8 комаров, частота встречаемости которых равна 28,6 %, половину составили виды с полизональным распространением на Урале. Это же наблюдается и в другой группе из 7 видов, частота встречаемости у которых равна 42,9 %. Среди самых обычных здесь комаров (частота встречаемости от 50 до 100 %) половина видов – интразональные *Oc. punctor*, *Oc. flavescens*, *Cx. pipiens* и *Oc. annulipes*, а другая половина представлена полизональными и лесо-лесостепными. Это показывает, что в условиях степей и лесостепи преимущества в распространении имеют комары, способные находить подходящие внезональные биотопы, благоприятные для развития личинок, дневок и поиска жертв.

Если проследить, как изменяются средние частоты встречаемости видов в списках, то хорошо видно, как от лесной зоны по направлению к лесостепи и степи нарастает встречаемость у комаров *Oc. dorsalis*, *An. maculipennis*, *Oc. subdiversus*, *Cx. territans*, *Oc. annulipes*, *Oc. cyprius*. Лесостепь и степь служат, вероятно,

своеобразной границей распространения некоторых видов от Урала в сторону полупустыни и пустыни. Здесь резко обрывается распространение на юг от Урала у комаров *Oc. cyprius*, *Oc. diantaeus*, *Oc. euedes*, *Oc. hexodontus*, *Oc. intrudens*, *Oc. nigrinus*, *Oc. pionips*, *Oc. pullatus*, *Oc. punctor*, *Oc. riparius*, *Oc. sticticus*, *Cs. alaskaensis*, *Cs. bergrothi*, *Cs. morsitans*, *Cs. ochroptera*, *An. claviger*, *Cx. territans* и *Cx. torrentium*. Для ряда видов эта переходная полоса между двумя аридными зонами не является границей. К ним принадлежат *Oc. cantans*, *Oc. caspius*, *Oc. cataphylla*, *Oc. communis*, *Oc. detritus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. leucomelas*, *Ae. vexans*, *Ae. cinereus*, *Oc. subdiversus*, *An. maculipennis*, *An. hyrcanus*, *Cx. modestus*, *Cx. pipiens*, *Coq. richiardii*, *Oc. mariae* Serg. и *Uranotaenia unguiculata* Edw.

Вероятно, после тщательного изучения фаун кровососущих комаров на границах лесной, степной и пустынной зон число видов, не пересекающих границы, окажется меньше, хотя их большая часть будет соблюдать этот своеобразный водораздел между фаунами. Из видов с голарктическим распространением его не преодолевают примерно равное число видов полизональной, интразональной и лесной групп (3, 3 и 4 вида соответственно); к таким голарктам относятся и 2 лесо-лесостепных вида. Экологическое разнообразие палеарктических комаров, не пересекающих эту границу, другое. Среди них полизональная, интразональная, лесная и лесо-лесостепная группы представлены по-другому: 2, 2, 3 и 1 вид соответственно. Следовательно, граница между этими природными зонами служит барьером для распространения к югу преимущественно голарктических комаров (11 видов по сравнению с 8 палеарктическими) и главным образом лесных видов.

8.7. ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ КОМАРОВ ПОЛУПУСТЫНИ И ПУСТЫНИ УРАЛА И ПРИУРАЛЬЯ

В отличие от степных и лесостепных комаров в распределении 19 видов пустынных и полупустынных комаров по частоте встречаемости в выборках не наблюдается правосторонней асимметрии (рис. 19). Оно, скорее, бимодально, имеет два главных пика. В 5 списках комаров, отловленных в полупустынях и пустыне к югу от Урала (использованы главным образом данные Алдабергенова, 2001), отмечены комары *Oc. caspius*, *Oc. dorsalis*, *Ae. vexans*, *An. maculipennis*, *An. hyrcanus*, *Cx. modestus* и *Cx. pipiens*. С ча-

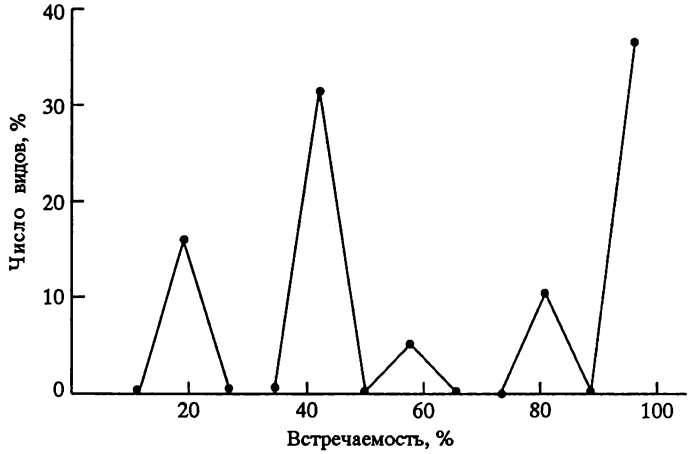

Рис. 19. Распределение видов кровососущих комаров по частоте встречаемости в полупустыне и пустыне Урала и Приуралья

стотой 82 % в таких местах попадаются *Oc. cantans* и *Oc. subdiversus*, а с частотой 60 % – *Oc. detritus*. Вторую по значению группу в этой аридной зоне образуют комары *Oc. cataphylla*, *Ae. cinereus*, *Oc. communis*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens* и *Uranotaenia unguiculata* – в 40 % списков. Наиболее редки в полупустыне и пустыне виды *Oc. leucomelas*, *Coq. richiardii* и *Oc. mariae*.

В полупустыне и пустыне палеарктические виды комаров составляют больше половины (57,9 %), а с голарктическим распространением – 36,8 % от зарегистрированных.

Среди наиболее распространенных здесь комаров (с частотой 60 % и выше) больше всего полизональных и лесо-лесостепных видов (по 3), есть 2 интразональных, а также 2 вида, характерных обитателей пустынных мест Казахстана (*Oc. detritus*, *Oc. subdiversus*).

8.8. НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗНООБРАЗИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В УРАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

Урал, простираясь с севера на юг больше чем на 2000 км, пересекает несколько растительных зон. Из-за зональных различий климата, сложного сочетания горного и равнинного рельефа, пестрого состава горных пород и разнообразия почвенного покрова условия обитания растений и животных в этом регионе

очень разнообразны. Велики климатические различия между его северными и южными районами. Разнообразие местных климатических условий усиливают высотная поясность, разная увлажненность западного и восточного склонов, температурные инверсии, горно-долинные и феновые ветры, густая речная сеть в тайге, обилие болот и озер. Леса, земли и недра Урала, особенно в южной и средней частях Свердловской области, уже несколько сот лет подвергаются интенсивной хозяйственной деятельности.

Если относиться к кровососущим комарам как к своеобразным индикаторам состояния и особенностей вмещающих их экосистем, то из-за большого разнообразия природных условий можно было ожидать очень пестрой картины размещения их фаун и сообществ по Уралу. С другой стороны, если отнестись к изучению фаун комаров формально и увлекаться подсчетами числа общих видов, легко прийти к абсурдным выводам о высокой общности фаун комаров отдаленных областей России и даже разных стран.

Действительно, для фаун Палеарктики и западной части Неарктики, например для Сибири и Аляски, отмечают немало общих видов комаров, большое сходство видового состава комаров Северо-Восточной Азии и Северо-Западной Америки (Гуцевич и др., 1970). Ареалы у большинства видов кровососущих комаров обширны, а эндемизм их фаун в разных географических районах выражен слабо. Полагают, что «заселение бореальной зоны Палеарктики основным контингентом форм комаров произошло в верхнетретичное время и, во всяком случае, до плейстоцена» (Гуцевич и др., 1970, с. 46).

А.В. Гуцевич, А.С. Мончадский и А.А. Штакельберг, великолепные знатоки Culicidae, были убеждены, что современная фауна кровососущих комаров Палеарктического подцарства, или, как его называли прежде, Палеарктической фаунистической области, формировалась неодновременно в разных его частях и не в одном центре. Благодаря иммиграции представителей фауны Эфиопской области в западную часть Палеарктики, а представителей Области Древнего Средиземья и Восточно-Азиатской области – в ее восточную часть шло наступление этих южных фаун на север. Распространение южных – эфиопских и ориентальных – элементов фаун комаров до наступления с севера бореальной фауны осуществлялось, вероятно, на значительно большем пространстве, чем теперь. Поэтому и в наше время ареалы некоторых средиземноморских видов комаров простираются далеко

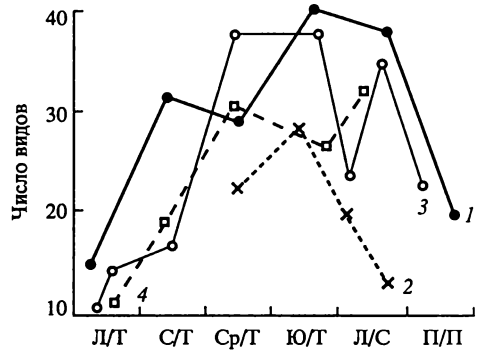

Рис. 20. Число видов комаров в разных растительных зонах.
1 – Уральский регион, *2* – Свердловская область, *3* – Западная Сибирь, *4* – Запад России; Л/Т – лесотундра, С/Т – северная тайга, Ср/Т – средняя тайга, Ю/Т – южная тайга, Л/С – лесостепь, П/П – полупустыня

на север – до Чувашии и Татарстана, а у *Cs. longiareolata* – до юга Западной Сибири (Гуцевич и др., 1970). Два вида таких комаров – *An. plumbeus* и *Ae. geniculatus* – мы нашли на Южном Урале. Основная часть ареала этих видов находится в пределах фаунистической Области Древнего Средиземья – прежде именуемой Средиземноморской подобластью Палеарктики.

Материал о составе фаун комаров, который мы анализировали в главе 8, был собран в разные годы. Для отдельных местностей этого громадного региона, например для некоторых тундровых и пустынных мест, он фрагментарен. Несмотря на это и сложную историю происхождения местных фаун комаров, затушеванную разнообразием природных условий региона, полученные при анализе факты укладываются в ряд закономерностей. Некоторые из них как бы пронизывают фауны комаров всего Уральского региона, если причислять к нему все территории от Ямала до Северного Приаралья, а также Предуралье с Зауральем. На фоне некоторых местных особенностей фаун комаров, например своеобразия экологического состава фаун разных подзон, растительных формаций или биоценозов Ильменского заповедника, существуют закономерности другого масштаба. Они затрагивают фауны комаров всего Урала и свидетельствуют о том, что в этом отношении Урал, вероятно, является своеобразной мегаэкосистемой.

Из рис. 20 и табл. 24 видно, как вдоль Уральского региона – по его широтам и чередующимся с севера на юг природным зонам, меняется общее число видов зарегистрированных комаров. В Уральском регионе и, в Свердловской обл. похожим образом, число видов изменяется от высоких широт к низким неравномерно, а график, выражающий эти изменения, кроволинеен. В тундровых и лесотундровых районах на Полярном Урале и примыкающих к Уралу местах Ямала отмечено 19 видов кровососущих комаров, в

Таблица 24

Соотношение разных групп видов кровососущих комаров в растительных подзонах Уральского региона

№ п.п.	Растительная подзона	Число видов	Число				Виды рода *Ochlerotatus*		Полизональные	
			голарктов		палеарктов					
		n	*N*	%	*N*	%	*N*	%	*N*	%
1	Тундра и лесотундра	19	14	73,7	4	21,05	15	78,9	6	31,6
2	Северная тайга	32	19	59,4	12	37,5	21	65,6	10	31,2
3	Средняя тайга	29	16	55,2	12	41,4	18	62,1	10	34,5
4	Южная тайга Свердловской обл.	36	20	55,5	15	41,7	23	63,9	11	30,6
5	Южная тайга Челябинской обл. и Башкортостана	38	20	52,6	17	44,7	25	65,8	10	26,3
6	Сосново-березовые леса Свердловской, Челябинской и Курганской обл.	25	16	64,0	9	36,0	18	72,0	9	36,0
7	Лесостепь и степь	40	17	42,5	22	55,0	21	60,0	11	27,5
8	Полупустыня и пустыня	19	7	36,8	11	57,9	11	57,9	5	26,3

№ п.п.	Растительная подзона	Интразональные		Лесные и тундро-лесные		Лесо-лесостепные		Полупустынные	
		N	%	*N*	%	*N*	%	*N*	%
1	Тундра и лесотундра	4	21,0	6	31,6	3	15,8	0	
2	Северная тайга	9	28,1	7	21,9	6	18,8	0	
3	Средняя тайга	8	27,6	5	17,2	6	20,7	0	
4	Южная тайга Свердловской обл.	9	25,0	9	25,0	7	19,4	0	
5	Южная тайга Челябинской обл. и Башкортостана	10	26,3	11	29,0	7	18,4	0	
6	Сосново-березовые леса Свердловской, Челябинской и Курганской обл.	6	24,0	5	20,0	4	16,0	1	4,0
7	Лесостепь и степь	14	35,0	6	15,0	8	20,0	1	2,5
8	Полупустыня и пустыня	4	21,05	0		6	31,6	4	21,05

северной тайге Урала – 32, в средней тайге их около 29, в разных местах южной тайги (на широтах Свердловской, Челябинской обл. и Башкортостана) – по 36–38. По нашим данным, в предлесостепных сосново-березовых лесах Свердловской, Челябинской и Курганской обл. обитает 25 видов кровососущих комаров, в лесостепи и степи у южной оконечности Урала – 40, а в сопредельных с Уралом полупустынных местах Северного Казахстана – всего 19.

Несомненно, что в результате тщательного изучения фаун в том или ином месте Урала число известных видов комаров пополнится. Этого с большей вероятностью можно ожидать для фауны комаров у южной оконечности Уральских гор, где она испытывала влияние Казахстанского фауногенетического центра и сохранила некоторое число реликтовых и эндемичных видов. Новые для Урала виды кровососущих комаров могут быть найдены и в тех местах Предуралья (рефугиумах), где во время плейстоценового похолодания сохранялись фрагменты неморальной биоты (Есюнин, 2005), а также проходят границы между крупными растительными формациями или флорами, например неморальной и бореальной на западе Челябинской обл. и в Башкортостане. Основой для надежд на пополнение числа известных видов комаров являются не только успехи диагностики и систематики, но и зависимость числа видов от площади или, что почти то же самое, длительности и тщательности изучения фауны. Обычно число известных видов в фауне пополняется благодаря нахождению редких видов с малым обилием и вследствие более успешной диагностики видов-двойников. Поэтому характер кривой, представленной на рис. 20, и соотношения между встречаемостью и обилием комаров разных экологических групп (табл. 24) едва ли сильно изменятся.

Из рис. 20 видно, что на Урале, как и в Западной Сибири (судя по данным Л.П. Кухарчук, 1981), число видов комаров в пределах лесной зоны увеличивается в направлении с севера на юг, достигает максимума в южной тайге, а еще одного максимума – в подзоне лесостепи и степной зоне. Оно падает при переходе от южной тайги к подзоне сосново-березовой лесостепи и пустынной зоне. В соседних фаунах России убыль в числе видов кровососущих комаров хорошо видна на южной границе лесной зоны при переходе к лесостепи. Заметны и региональные различия в проявлении этой закономерности. Например, число видов как на Урале в целом, так и в Свердловской обл., максимально в южной тайге – в той ее части, которая попадает в границы Челябинской обл. и Башкортостана, а также в лесостепи. В Западной Сибири максимум числа видов

приходится на среднюю и южную тайгу, а в европейской части России он соответствует средней тайге и смешанному лесу.

Любопытно, что криволинейная форма кривых на рис. 20 изменения видового богатства кровососущих комаров на Урале не соответствует известным широтным градиентам числа видов, присущих древесным породам, птицам, многим беспозвоночным (Джиллер, 1988).

Чтобы учесть влияние региональных различий в составе и происхождении фаун, а также градиента континентальности, мы изучили распределение числа видов кровососущих комаров по разным широтам Европейской части бывшего СССР, на Урале и в Западной Сибири (Вигоров, 2002). Данные о числе видов и доле видов *Ochlerotatus* и *Aedes* в разных местах России взяли из 180 публикаций (Горностаева, Данилов, 1999; Зраенко и др., 1974; Кухарчук, 1981; Некрасова, 1983; Трухан, Пахолкина, 1984; Шарков и др., 1984; и др.). Связь этих характеристик сообществ с географической широтой и растительными подзонами изучали с помощью графических и регрессионных способов анализа.

Оказалось, что с западных границ бывшего СССР до Западной Сибири включительно число видов комаров слабо зависит от широты ($r = -0{,}2$; $p < 0{,}01$; 180 выборок), однако доля видов *Ochlerotatus* и *Aedes* зависит от нее положительно ($r = 0{,}65$; $p < 0{,}001$; 129 выборок), увеличиваясь с 30–40 % до 90 % на пространствах от 42° до 72° с.ш. Четкая зависимость числа видов комаров от географической широты местности характерна для мест с восточной долготой 24°–36°, 60°–72° и 84°–96°. График связи становится похож на половину параболы, обращенной осями вниз, на территориях с координатами 24°–36° в.д. и 71°–54° с.ш. Видовое обилие комаров криволинейно увеличивается к югу: с 4–10 до 30–32 видов, а в местах с координатами от 54° с.ш. (граница лесостепь–степь) до 42° с.ш. резко падает до исходного. При долготе 36°–48°, 48°–60° и 72°–84° зависимость числа видов от широты незаметна. Причиной этих явлений, выявленных в результате корреляционного анализа, может быть действие нескольких факторов: градиента континентальности, региональных и зональных различий в условиях, благоприятных для существования комаров, относящихся к разным таксонам и зоогеографическим комплексам.

Комары, принадлежащие к разным таксонам Culicidae, неодинаково распределены по широтам в разных местах России. В высоких широтах к востоку от Урала доля *Ochlerotatus* и *Aedes*

в фаунах кровососущих комаров больше, чем в Европе. В 4 из 6 указанных интервалов, выбранных по долготе, она падает к югу, причем особенно круто начиная с 52° с.ш., т. е. в степи. При распределении данных по 14 растительным зонам и подзонам, включая разные подзоны тундры, тайги и смешанного леса, наблюдается небольшое нелинейное уменьшение доли комаров *Ochlerotatus* и *Aedes* по направлению к степи и пустыне. Графики зональных изменений видового обилия комаров всех родов имеют колокообразный асимметричный вид. К западу от Урала число видов кровососущих комаров максимально в средней тайге, а восточнее Урала – в смешанных мелколиственных лесах.

Примерно таким же образом, как и суммарное число видов, изменяется вдоль Урала число видов комаров с палеарктическими ареалами (см. табл. 24.). От тундровой зоны, где их относительное число составляет всего 21 %, оно непрерывно увеличивается к югу. Максимумы видового богатства наблюдаются в южной тайге (в Челябинской обл. и Башкортостане) и лесостепи (43,6 и 53,6 % соответственно). Постепенность увеличения числа этих видов на протяжении всей лесной зоны Урала нарушается лишь в подзоне сосново-березовой предлесостепи: здесь доля палеарктов в 1,24 раза, а число видов – в 1,9 раза меньше, чем в смежной с ней подзоне южной тайги.

Противоположным образом изменяется обилие видов с голарктическим распространением. С тундровой зоны до аридных районов Приуралья абсолютное и относительное число таких видов уменьшается вдвое – с 73,7 до 36,8 %. Единственный пик на графике, иллюстрирующем убыль числа голарктов вдоль Урала, приходится на сосново-березовые леса юга Свердловской обл. Здесь доля голарктических видов выше, чем в смежных зонах, а величина ее – промежуточная между величинами их видового богатства в Субарктике и северной тайге.

Большинство голарктических видов кровососущих комаров Уральского региона распространено в нескольких ландшафтных зонах и подзонах (от 1 до 7, модальный класс – 5), а с наибольшей частотой – в подзоне средней тайги. Наибольшее число видов с палеарктическим распространением отмечено всего в двух ландшафтных зонах или подзонах, а наибольшая встречаемость их в фаунистических списках соответствует южной тайге (Челябинская обл. и Башкортостан) и лесостепной подзоне с зоной степи. Этих представителей разных зоогеографических комплексов можно различить и по зависимости между числом ланд-

шафтных зон, где обнаружен вид, и номером природной зоны, где этот вид имеет наибольшее распространение. У комаров с голарктическим распространением имеет место отрицательная линейная зависимость между этими характеристиками, тогда как у палеарктических видов они не коррелируют. По числу природных зон или подзон, в которых комары способны жить на Урале, можно выделить несколько рядов видов. Их составляют комары, различающиеся полизональностью: есть «северные» и «южные» варианты убывания полизональности. Некоторым из этих рядов, составленных по числу пригодных для обитания видов природных зон и преимущественному расположению этих зон вдоль Уральского региона, соответствуют ряды, составленные по характерным значениям pH и температуры воды в местах, где развиваются личинки комаров.

Сравнивая коэффициенты вариации характеристик фаун, которые приведены в табл. 24, мы обнаружили, что в череде природных зон Урала меньше всего варьируют такие параметры структуры, как число голарктических видов (в среднем равно 16,1), видов рода *Ochlerotatus* (19,4), лесо-лесостепных видов (6,12), полизональных видов (8) и общее число видов (29,75). Сравнительно устойчивы доли у некоторых групп видов в составе фауны: полизональных (41,9 %), видов рода *Ochlerotatus* (65,8 %), лесо-лесостепных (23,05 %), интразональных (26,01 %) и видов с голарктическим распространением (54,9 %). Тренды пространственных изменений относительного количества даже у таких устойчивых компонентов фаун интересны для сравнения подзон и разных регионов. Например, доля видов *Ochlerotatus* в Уральском регионе больше всего в тундре и лесотундре (78,9 %), снижается на протяжении лесной зоны по направлению к югу, увеличиваясь до 72 % только в сосново-березовых лесах. Она минимальна в степи и лесостепи (57,9 %) за счет большего числа палеарктических видов *Culex*, *Anopheles* и *Culiseta*.

Эта закономерность похожа на широтные изменения индексов общности фаун кровососущих комаров внутри растительных зон Урала и, возможно, отчасти объясняет их. В тундровой зоне европейской части России, испытывающей влияние климата Атлантики, доля видов *Ochlerotatus* меньше, чем на Ямале. В пределах лесной зоны она уменьшается так же, как и на Урале.

На протяжении Уральского региона сильнее варьируют параметры некоторых компонентов фауны комаров. К ним относятся число лесных и тундро-лесных видов (в среднем оно равно 6,12),

палеарктических (12,75), интразональных (8) и процент лесных и тундро-лесных видов комаров (в среднем 19,9 %). В 3 раза сильнее варьирует абсолютное и относительное количество видов комаров, приспособленных к жизни в полупустыне и пустыне.

Таким образом, рассматривая экологическую структуру фаун кровососущих комаров разных природных зон и растительных формаций Уральского региона, мы наблюдаем интересное сочетание относительно устойчивых и весьма изменчивых компонентов фаун. В среднем для 8 подзон относительное количество полизональных, интразональных и лесо-лесостепных видов различается мало (26,86, 26,01 и 23,05 % соответственно). Доля лесных и тундро-лесных видов заметно меньше – всего 19,9 %. При переходе от одной природной подзоны к другой изменяется также их относительное количество. У полизональных и лесо-лесостепных видов в ряду из 8 подзон оно варьирует мало, а у лесных и интразональных комаров – вдвое сильнее. Эти различия могут отражать неодинаковое значение экологических групп видов комаров, которое они имеют в сообществах смежных биогеоценозов.

Другим сравнительно устойчивым компонентом в фаунах кровососущих комаров региона оказалась доля видов рода *Ochlerotatus*. Это предположительно можно объяснить широтным перераспределением числа и биогеоценотического значения комаров данного рода, о чем свидетельствует значительное (в 2,75 раза) увеличение к югу числа и доли видов комаров с палеарктическим распространением, хотя доля комаров *Ochlerotatus* понизилась на этих пространствах только в 1,36 раза.

Результаты кластерного анализа видовой и экологической структуры фаун комаров хорошо показывают, насколько неравномерно изменяется эта структура вдоль Урала. На рис. 21 представлен один из результатов такого анализа фаун по 6 признакам – относительному количеству (%) палеарктических, полизональных и интразональных видов, лесных и тундро-лесных видов, лесо-лесостепных видов и видов рода *Ochlerotatus*. Характеристики фаун приведены в табл. 24. Кластерный анализ выполнили методом средней связи UPGMA.

Полученная дендрограмма ярко иллюстрирует то, насколько сильно различается экологическая структура фаун комаров смежных природных подзон и как неравномерно изменяется эта структура вдоль Уральского региона. Эта дендрограмма устроена не иерархически, имеет два кластера. В самый большой из них входят все фауны комаров лесной зоны. Наибольшее сходство про-

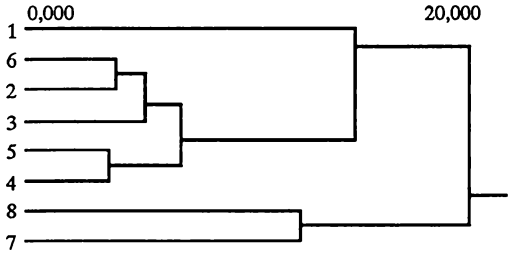

Рис. 21. Результат кластерного анализа экологической структуры зональных фаун кровососущих комаров Уральского региона.

Фауна: 1 – тундра и лесотундра; 2 – северная тайга; 3 – средняя тайга; 4 – южная тайга Свердловской обл.; 5 – южная тайга Челябинской обл. и Башкортостана; 6 – сосново-березовые леса; 7 – лесостепь и степь; 8 – полупустыня и пустыня

явилось между вариантами фаун южной тайги, которые соответствуют Среднему и Южному Уралу с Предуральем. Та же степень сходства в экологической структуре проявилась между фаунами комаров северной тайги и сосново-березовых лесов, произрастающих в Свердловской, Курганской и Челябинской областях.

Другой кластер объединил фауны комаров аридных районов, охватывающих Урал с юга. Однако сходство в видовом составе и структуре этих фаун более далекое, чем между любыми фаунами комаров лесной зоны.

Наибольшим своеобразием по экологической и видовой структуре отличается фауна комаров лесотундры и тундры северной оконечности Урала и Ямала.

При кластерном анализе структуры тех же фаун по 8 признакам, характеризующим абсолютное число видов той или иной группы (голарктов, лесных, *Ochlerotatus* и т. д.), наиболее удаленной от остальных оказалась фауна комаров полупустынных и пустынных мест – главным образом из граничащих с Оренбургской областью районов Северного Казахстана. Однако, как и при анализе по долям тех или иных групп видов в фауне, в одном кластере оказались фауны северной, средней тайги и сосново-березовых лесов, а в другом – фауны южной тайги Среднего и Южного Урала.

Результаты кластерного анализа показывают, что различия между структурами фаун комаров, привязанных к таким крупным биогеоценозам, как, например, северная, средняя и южная тайга или лесостепь, очень существенны. Видно, как неравномерно изменяется экологическая и видовая структура фаун комаров при переходе от зоны к зоне, от одной крупной растительной формации к другой и как сильно дифференцированы фауны комаров лесной зоны от фаун комаров смежных зон – тундровой и степной.

Причины неравномерного распределения видов комаров по широтам и растительным подзонам, определяющего разную

экологическую структуру фаун, могут быть разные. Вероятно, в их числе есть такие, как неравномерное распределение по широте, природным зонам и растительным формациям комплексов условий, благоприятных для развития личинок и жизнедеятельности имаго комаров, а также экологическая индивидуальность видов, разная их реакция на абиотические и биотические факторы среды и сложная история формирования и взаимодействия фаун в доплейстоценовое время и после него. Наблюдая изменения видового богатства кровососущих комаров вдоль всего Уральского региона, мы не рассматриваем такие составляющие, как, например, γ-разнообразие (разнообразие в обширных регионах биома) и разнообразие, определяемое сочетаниями климатических факторов. Расчеты зависимости числа видов комаров от широты в местах России, имеющих разную географическую долготу и, значит, разную континентальность климата, результаты которых мы привели выше, показали, что названные факторы могут иметь значение.

В общую картину разнообразия кровососущих комаров на Урале большой вклад вносит и структурное разнообразие их сообществ. Выравненность сообществ, которую мы измеряем, рассчитывая индекс Макинтоша, считают даже «единственным серьезным показателем структуры сообщества» (Лебедева и др., 1999, с. 257). Ниже мы покажем, что этот показатель структуры сообщества коррелирует у комаров с характеристиками климата местности и зависит от типа биогеоценоза – тундры или, например, южной тайги.

Неравномерность пространственного распределения кровососущих комаров вдоль Урала свидетельствует о существенном для комаров изменении условий при переходе от одной природной подзоны к другой, что проявляется в переменах экологической и доминантной структуры фаун, частот встречаемости и обилия комаров, а также сходства между фаунами комаров смежных зон. Расчет индексов общности фаун кровососущих комаров смежных растительных подзон (между всеми списками граничащих подзон) показал, что наиболее схожи фауны средней и южной тайги Уральского региона (среднее значение индексов Жаккара 0,525). Больше, чем другие, различаются фауна комаров тундры (считая лесотундру) и северной тайги (0,32), а фауна лесостепи (вместе со степью) – от фауны пустынной зоны (0,33). Дугообразный график изменений индексов Жаккара отражает криволинейные изменения общности смежных фаун комаров на

Урале: она увеличивается от северной границы тайги до границы между средней и южной тайгой и резко падает на границе с лесостепью. Криволинейными оказались также зональные градиенты индексов общности фаун комаров, населяющих смежные растительные зоны европейской части России (от тундры до смешанных лесов), которые мы рассчитали по 20 спискам видов (Александрова, 1980; Горностаева, Данилов, 1999; Скрипченко, 2000; Шарков и др., 1984). Как и на Урале, наиболее похожими оказались фауны комаров средней и южной тайги, а сильно различались фауны комаров тундры и северной тайги, хотя в целом общность фаун европейских комаров гораздо больше.

В отдельных биогеоценозах и природных подзонах частоты встречаемости комаров коррелируют с их относительным обилием. Поэтому изменения частот встречаемости комаров при переходе от одной природной зоны к другой отражают не только аггрегированный или дисперсный характер распределения комаров на местности. Такие варианты распределения по местности, как, например, в Якутии, могут быть даже характеристиками видов комаров (Потапова, 2002), а при переходе от зоны к зоне могут отражать пространственную неоднородность обилия, роли и значения комаров в экосистемах.

Перераспределение обилия комаров можно выражать характеристиками биомассы, частоты нападения комаров на позвоночных животных, объема потребляемой ими крови и нектара. На эту существенную сторону участия кровососущих комаров в биологическом круговороте веществ указывают результаты расчетов О.Н. Сазоновой (1984). По ее данным, в южной тайге биомасса взрослых комаров, вылетающих из водоемов на 1 м^2 лесных угодий, достигает 2,8 г. В результате 42 210 кровососаний, совершаемых самками комаров на площади 1 га, они потребляют 127 г крови. Дополнительно они потребляют на такой площади вместе с самцами 253,3 г нектара за сезон. На границе тундры и леса в Канаде комары совершают на площади 1 га около 1 854 000 кровососаний и потребляют 5562 г крови. Как показала О.Н. Сазонова, в экосистемах даже одной подзоны – в южнотаежном лесу, на суходольном лугу, осоковом и сфагновом болоте – эти числа могут различаться на порядок. На столько же они отличаются от величин, полученных для комаров в лесотундре Канады. Разумеется, порядок этих величин зависит и от природной зональности, характерной для разных зон и биогеоценозов доминантной, видовой и экологической структуры фаун комаров.

Интересно отметить, что в Уральском регионе северную границу северной тайги не переходят 15 видов, южную границу северной тайги – 5, границу между средней и южной тайгой – 5, между южной тайгой и лесостепью – 17, а между лесостепью и полупустынной зоной – 21 вид кровососущих комаров. Границу между южной тайгой и подзоной сосново-березовых лесов не преодолевают лишь 2 тундро-лесных вида – *Oc. impiger* и *Oc. nigripes*. К первой группе из 15 видов, пока еще не обнаруженных к северу от северной тайги Урала, принадлежат комары *Oc. behningi*, *Oc. cyprius*, *Oc. diantaeus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. flavescens*, *Oc. nigrinus*, *Oc. sticticus*, *Ae. vexans*, *Oc. subdiversus*, *Cs. bergrothi*, *Cs. morsitans*, *An. claviger*, *Cx. territans*, *Cx. torrentium*, *Coq. richiardii*. В группу видов, пока еще не найденных на Урале южнее лесостепи и степи, входят комары *Oc. annulipes*, *Oc. behningi*, *Oc. cyprius*, *Oc. diantaeus*, *Oc. euedes*, *Oc. hexodontus*, *Oc. intrudens*, *Oc. nigrinus*, *Oc. pionips*, *Oc. pullatus*, *Oc. punctor*, *Oc. riparius*, *Oc. sticticus*, *Cs. alaskaensis*, *Cs. bergrothi*, *Cs. morsitans*, *Cs. ochroptera*, *An. claviger*, *Cx. territans*, *Cx. torrentium* и *Ae. geniculatus*. Видно, что в обеих группах немало характерных для лесной зоны, а также термофильных видов комаров, причем в каждой группе есть представители бореальной и южных фаун.

В отличие от доминантных и константных видов, имеющих большую экологическую амплитуду, указанные выше виды комаров, которые условно можно называть диагностическими, лучше отражают среду сообщества и относительное преобладание разных адаптаций в сообществе (Уиттекер, 1980). Поэтому существование групп видов, у которых резко меняется частота встречаемости на границах природных зон, если даже по мере изучения комаров Урала будет уточнен их состав, сигнализирует о существенной для комаров перемене условий обитания на границах между природными зонами и наличии границ между фаунами комаров, обусловленных историей соприкосновения бореальной фауны с южными фаунами. Учитывая разное обилие комаров и неодинаковый их химический состав, можно думать о переменах биогеохимической роли комаров в этих местах, где резко изменяется видовая и экологическая структура фаун, и о сопутствующих этому территориальных различиях значения комаров в качестве переносчиков возбудителей природно-очаговых заболеваний.

Другой причиной зональных различий в видовом разнообразии является зависимость числа видов от площади растительной

зоны. В отличие от известной (Леме, 1976) связи между площадью территории и числом видов, выражаемой степенной функцией, а при логарифмировании – линейной зависимостью, связь между площадью каждой из 5 растительных подзон в границах Свердловской обл. и числом видов кровососущих комаров оказалась положительной (при разных моделях расчета уравнений регрессии коэффициенты корреляции составили от 0,87 до 0,89). После логарифмирования величин связь между ними стала линейной (Некрасова и др., 2003а).

Иной, не аллометрической, оказалась корреляция между числом видов комаров и площадью областей, находящихся на Урале и в Приуралье. Для расчета корреляций мы взяли из разных справочников и энциклопедий данные о площади Пермской, Свердловской, Тюменской, Челябинской, Курганской и Оренбургской областей, а также Башкортостана, данные о лесной площади в каждом административном подразделении региона, лесистости, длительности вегетационного периода (с температурой выше 10 °С), сумме температур за вегетационный период, температуре июля и января, а также сумме осадков (мм/год) и рассмотрели зависимость числа видов от этих параметров, добавив к ним данные С.Д. Павлова (2006).

Применение разных моделей регрессионного анализа позволило выявить линейную зависимость между площадью области (тыс. км^2) и числом обнаруженных на ней видов кровососущих комаров (r = +0,816, p = 0,025). Ее можно выразить уравнением $Y = aX + b$, где a = 0,008, b = 33,7. Линейный характер связи (n = 7; r = +0,76; p = 0,047) наблюдается также между числом видов комаров и лесной площадью (тыс. км^2): $Y = aX + b$, где a = = 0,014; b = 33,6. Так, в Оренбургской обл., где площадь лесов составляет всего 4,96 тыс. км^2, найдено 30 видов комаров (по некоторым непроверенным сведениям – 32), а в Тюменской обл. при площади лесов 739 тыс. км^2 выявлено 45 видов комаров семейства Culicidae (Павлов, 2006). Надежных корреляций между числом видов комаров и лесистостью области, длительностью вегетационного периода, суммой температур за вегетационный период и годовой суммой осадков мы не выявили.

Индексы общности фаун кровососущих комаров внутри природных подзон рассчитывали между всеми видовыми списками каждой подзоны. В Уральском регионе они изменяются не так, как между смежными зонами. Наиболее схожими оказались списки комаров тундры и лесотундры Ямала (среднее значение

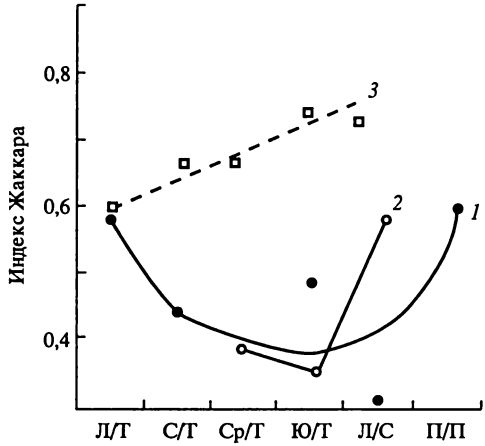

Рис. 22. Индексы общности списков видов кровососущих комаров внутри растительных зон и подзон.
1 – для фаун Урала; *2* – для фаун Западной Сибири; *3* – для фаун европейской части России

ИЖ = 0,57), а также полупустынь Западного Казахстана (ИЖ = 0,61). Больше всего отличаются списки видов комаров лесостепи (среднее значение ИЖ = 0,3). Широтные изменения индексов общности фаун комаров внутри ландшафтных подзон Западной Сибири тоже U-образны, но отличаются от графиков для европейской части России (рис. 22). В Сибири больше. всего различаются списки комаров южной тайги, а не лесостепи.

Эти U-образные изменения сходства фаун комаров внутри растительных зон не объясняются широтными изменениями видового обилия комаров. Число видов в фаунистических списках комаров из средней и южной тайги Урала в среднем в 1,8–2,0 раза больше, чем из тундры и лесотундры. В то же время средние индексы Жаккара, рассчитанные между списками каждой из этих подзон, различались лишь в 1,07 и 1,15 раза.

Широтный градиент выравненности выборок нападающих комаров (рис. 23) не походит на нелинейные графики индексов общности фаун внутри растительных зон или между смежными зонами. Это свидетельст-

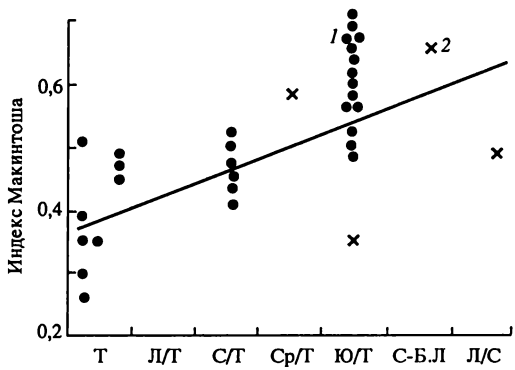

Рис. 23. Зональные изменения индексов разнообразия Макинтоша для выборок нападающих комаров.
1 – локальные выборки в Уральском регионе, *2* – фауна растительных подзон Свердловской области; Т – тундра, Л/Т – лесотундра, С/Т – северная тайга, Ср/Т – средняя тайга, Ю/Т – южная тайга, С-Б.Л – сосново-березовый лес, Л/С – лесостепь

вует о том, что структурное разнообразие локальных выборок комаров на Урале не соответствует разнообразию, изучаемому на фаунистическом уровне. Индексы Макинтоша, рассчитанные по данным о числе разных видов нападающих комаров, в разных местах одной зоны, в разные годы и месяцы, различались. Например, для выборок комаров в окруженном тундрой лесу в пойме р. Хадытаяхи их величина в разные годы составила 0,47–0,5, недалеко от этого леса, в южной тундре, – 0,35–0,38, а на границе южной тундры и лесотундры в районе р. Щучьей – 0,27–0,36. Выравненность выборок комаров, взятых нами в северной тайге в окрестностях пос. Оус, была выше: в 1975 г. – 0,45–0,51, а в 1980 г. – от 0,41 до 0,45. Структурное разнообразие выборок комаров в южной тайге заметно выше. Так, в горных хвойно-широколиственных лесах Башкортостана индексы Макинтоша для выборок нападающих комаров составляли 0,56–0,62. Зональные особенности сообществ комаров проявились и в том, что выравненность выборок личинок на Южном Ямале оказалась в 1,3 и 5,0 раз (в тундре и лесу соответственно) меньше, чем выборок имаго. В горных лесах Башкортостана выравненность выборок личинок и имаго не различалась.

Таким образом, пределы варьирования величин и соотношения между двумя характеристиками разнообразия сообществ зависят от стадии развития комаров и характера биоценоза, где взяты выборки. Качественные различия между соотношением этих характеристик разнообразия (число видов и индекс Макинтоша) в сообществах личинок комаров особенно выражены в Субарктике и на Среднем Урале в подзоне южной тайги. Из рис. 24 видно, что диапазон варьирования числа видов кровососущих комаров в Субарктике по сравнению с южной тайгой значительно уже. Другой показатель разнообразия – индекс Макинтоша – в локальных сообществах личинок на Севере может достигать тех же значений, что и в южной тайге. Это свидетельствует о том, что высоких показателей структурного разнообразия могут достигать даже маловидовые (4–7) эфемерные сообщества личинок комаров в суровых условиях Субарктики. Видно, что сообщества личинок комаров, обитающих в двух разных типах биоценозов – тундровых и южнотаежных, могут быть дифференцированы по характеру взаимоотношений между параметрами их разнообразия.

Из рис. 23 видно, что выравненность выборок нападающих комаров линейным образом зависит от широты местности (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0,66$; $p = 0,004$, а коэффици-

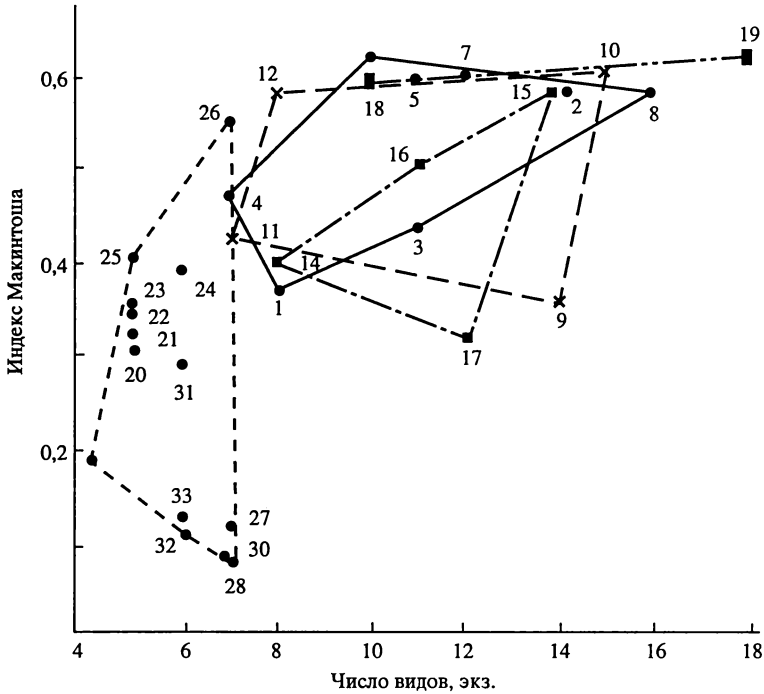

Рис. 24. Соотношение двух характеристик разнообразия (числа видов и индекса Макинтоша) сообществ личинок кровососущих комаров Урала и Ямала. Рассчитано по данным: 1–12 – сообщества внутри и снаружи Екатеринбурга (Некрасова и др., 2004); 14–17 – окраины Свердловска, 1957–1964 гг. (Сюткина, 1967); 18–19 – Башкортостан (Митрофанова, Бельтюкова, 1977); 20–33 – Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Полякова, Патрушева, 1974; Николаева, 1980

ент ранговой корреляции Спирмена r = 0,57; p = 0,02). Эта зависимость дополняет рассмотренные выше криволинейные зависимости числа видов, индексов Жаккара и доли видов *Ochlerotatus* от широты местности. Она показывает, что широтные изменения состава и сходства фаун, видовое разнообразие и другие характеристики локальных сообществ комаров Урала не объясняются действием одного «интегрального» фактора.

Мы попытались вычленить некоторые из причин, влияющих на структурное разнообразие личиночных сообществ и сообществ нападающих комаров. Для этого рассчитали коэффициенты ранговой корреляции Спирмена, коэффициенты корреляции Пирсона и уравнения линейной регрессии. Мы выявляли связи между некоторыми характеристиками местности (географическая широта,

температура самого теплого месяца, сумма температур, превышающих 10 °С, годовая сумма осадков, мм) и выравненностью взятых там выборок комаров. Городские выборки нападающих комаров не учитывали, анализировали только выборки комаров Субарктики, северной и южной тайги Свердловской обл., Башкортостана.

Результаты анализа показали, что выравненность выборок нападающих комаров положительно коррелирует со средней температурой самого теплого месяца на Урале (июль). Коэффициент корреляции Пирсона для этой связи равен 0,48 (p = 0,036), а ранговый коэффициент корреляции Спирмена – 0,54 (p = 0,02). Близка к достоверной (r = 0,446; p = 0,056) связь индекса Макинтоша с числом дней в году, когда среднесуточная температура была выше 10 °С. Связь индекса Макинтоша с другими климатическими параметрами местности на этой группе природных выборок комаров выявить не удалось, хотя, как мы показывали выше, у сообществ имаго индексы Макинтоша зависят от типа лесорастительной подзоны.

Другую картину мы обнаружили, изучая такие же связи для личиночных сообществ комаров. Оказалось, что величина индекса Макинтоша отрицательно зависит от географической широты местности. Коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена для этой связи соответственно равны r = –0,62 и r = –0,55 (p = 0,003 и 0,016). Положительная корреляция наблюдается между температурой самого теплого месяца года и величиной индекса Макинтоша (r = +0,54; p = 0,013). Еще сильнее коррелируют индексы Макинтоша с суммами температур за период со средними температурами выше 10 °С (r = + 0,63; p < 0,003), числом дней в этом периоде (r = + 0,62; p < 0,004) и годовым количеством осадков (r = +0,64; p = +0,0025).

Судя по величинам коэффициентов детерминации (коэффициентов корреляции в квадрате), географическая изменчивость индексов Макинтоша у эфемерных сообществ личинок комаров сильнее зависит от географической изменчивости годового количества осадков (41 % всей изменчивости) и суммы температур за период, когда средние температуры превышают 10 °С (40 %). Интересно, что после добавления к коллекциям личинок, взятым в естественных экосистемах, личинок из окрестностей Екатеринбурга зависимость величин индексов Макинтоша от некоторых климатических характеристик местности (сумма температур, годовое количество осадков, географическая широта) ослабла. Это свидетельствует о том, что факторы, влияющие на

структурное разнообразие сообществ личинок, в условиях мегаполиса могут быть другими.

Разумеется, факт корреляционных связей не доказывает существования причинно-следственных зависимостей между коррелирующими признаками. Однако небольшое число связей между выравненностью коллекций имаго и климатическими параметрами местности, по-видимому, неслучайно. Видимо, разнообразие имаго, в отличие от личинок, зависит от факторов, которые определяют активность их нападения на человека, т. е. от температуры, влажности и ветра в течение суток, открытости местности, способа охоты, типа леса (например, в Ильменском заповеднике), ярусности растительности, видоспецифичного способа охоты, избирательности в отношении жертвы и т. д.

Изучая изменчивость видовой и экологической структуры фаун и сообществ кровососущих комаров на Урале, мы, по-видимому, имели дело со сложным сочетанием разных форм разнообразия, относящегося к экосистемам разного уровня и величины. В зависимости от задач и полноты материала мы исследовали разнообразие комаров в разном масштабе и разными методами. В результате мы увидели, насколько сложную, интересную и во многом загадочную картину, освещенную тем не менее рядом закономерностей, представляет собой фаунистический и экологический состав фаун Culicidae огромного Уральского региона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На страницах книги мы попытались с разных сторон и на примере экосистем разного уровня сложности охарактеризовать фаунистическое и экологическое разнообразие кровососущих комаров на Урале и в примыкающих к нему районах Приуралья, Зауралья и Ямала. Простираясь вдоль меридиана на расстояние свыше 2500 км и пересекая почти десяток растительных природных подзон, Урал представляет собой очень удобный полигон для решения экологических задач.

В результате комплексного экологического анализа данных о кровососущих комарах в разных биогеоценозах на большой территории региона мы выявили сложную и многоуровневую картину разнообразия фаун и сообществ кровососущих комаров. Она нашла свое выражение в закономерных тенденциях пространственного изменения видового и экологического состава фаун, в широтных и зональных градиентах числа видов. Закономерности разнообразия комаров на Урале проявились в соотношениях между таксономическими, экологическими и зоогеографическими группами видов, в существовании комплексов видов, которые приурочены к одним типам леса больше, чем к другим. Масштабные закономерности разнообразия комаров проглядывают в широтных и долготных трендах структуры доминирования в фаунах, в градиентах общности фаун смежных лесорастительных зон и локальных фаун внутри этих зон, а также в некоторых градиентах одного из важных параметров структурного разнообразия локальных сообществ – их выравненности.

Сравнивая состав фаун и структуры сообществ комаров, мы выявили факторы и обстоятельства, которые могут быть причинами местных особенностей фаун и сообществ, т. е. их видового богатства, выравненности сообществ, соотношения видов, поразному приспособленных к среде обитания и принадлежащих к разным зоогеографическим комплексам. Вероятно, некоторые особенности фаун и сообществ неслучайно коррелируют с климатическими параметрами местности, находя свое наибольшее выражение в таких же типах леса даже на других широтах. Это касается, например, комаров сосново-березовых лесов Курган-

ской обл. и смешанных лесов Ильменского заповедника, а также из разных мест южной тайги Свердловской и Челябинской областей. Характерные изменения в экологическом составе фаун и сообществ комаров происходят на градиентах «север–юг» вдоль всего Урала, а также от Свердловской обл. к Челябинской, на трансекте «запад–восток», проведенной на одной широте через северную часть Челябинской обл., начиная от смешанно-широколиственных лесов по направлению к сосновым лесам и степи.

Удобным приемом выявления экологического своеобразия фаун и сообществ оказалось использование классификации комаров, основанной на распределении видов по экологическим группам с учетом известных биотопических предпочтений видов и характера распределения по природным зонам. Этот прием дал нам возможность увидеть новые стороны экотонного эффекта. Выяснилось, что видовой и экологический состав сообществ комаров существенно различается на местах прежних границ Екатеринбурга и на его новых границах. Экосистемы, существующие на движущихся границах растущего мегаполиса, можно представить себе как своеобразный механизм, преобразующий фауну лесопарков и оставляющий внутри города лишь сочетания приспособленных к нему видов.

Эти явления интересны не только с теоретической точки зрения. По мере роста Екатеринбурга и других городов, находящихся в лесной зоне, в городской черте оказываются очаги зоонозов, например клещевого энцефалита. В распространении его возбудителей участвуют не только иксодовые клещи, но и комары. Немалое число видов кровососущих комаров Урала и Сибири известны как переносчики других возбудителей природноочаговых заболеваний. Чтобы прогнозировать ситуации, опасные для здоровья людей, а также при кадастре земель следует учитывать возможность оживления очагов таких заболеваний в результате хозяйственной деятельности людей возле городов, потенциальную опасность в качестве переносчиков возбудителей болезней тех видов комаров, которые входят в неравновесные экосистемы в лесопарках и в других местах, окружающих город.

Необходимо распознать смысл найденных нами больших межбиотопических различий в размерах и изменчивости комаров *Culex pipiens*. Родственные формы, или экотипы, этого комара (*Culex pipiens molestus)* доставляют большое беспокойство горожанам, подвалы домов которых затоплены, отапливаются и освоены этими комарами. Ликвидация этих колоний – в основ-

ном техническая проблема. Тем не менее предстоит узнать, связаны ли между собой колонии подвальных комаров с живущими на воле орнитофильными комарами *Cx. pipiens*, обилие которых на Среднем Урале совсем невелико, а эпидемиологическое значение пока не доказано. Очень интересно происхождение того сложного комплекса приспособлений, который характерен для подвальных комаров, а также источники и пути их появления в городах. В некоторых местах России, несмотря на одинаковую градостроительную политику в бывшем СССР, они появились совсем недавно. Например, устойчивые колонии *Cx. p. molestus* вошли в состав адвентивных видов синантропной фауны Восточной Сибири всего лишь в 1981–1990 гг. (Плешанова, 2005).

Интересны для изучения вероятных последствий те волны разнообразия нападающих комаров, которые наблюдаются в Нижнем Тагиле. Они могут свидетельствовать о колебаниях аллергенного потенциала комаров, их аллергенного воздействия на людей и, надо полагать, имеют место не только в этом городе.

Экологическая классификация комаров, которую мы применяли при анализе состава фаун и сообществ, была составлена по имеющимся к началу наших исследований (Некрасова, Вигоров, 2002) данным по биотопическим предпочтениям разных видов и их распределению в разных местах России, Сибири и в Казахстане. В результате мы вскрыли ряд закономерностей разнообразия комаров, которые и были главным предметом для обсуждения в книге. Это показывает, что характеристики видов, которые лежат в основе классификации, действительны также и для кровососущих комаров Урала.

Однако в проявлении некоторых закономерностей разнообразия комаров обнаружены и региональные особенности. Вероятно, существование местных особенностей зависит от многих причин – от градиентов континентальности, истории происхождения фаун, особенностей биогеоценозов и крупных растительных формаций, с которыми связана жизнь комаров. Некоторые из корреляций между характеристиками видов неодинаково выражены в разных природных зонах. Это касается, например, соотношений между обилием и встречаемостью комаров, между встречаемостью и характерными для вида предпочтениями тех или иных абиотических условий, необходимых личинке для полноценного развития. Региональные различия проявились по соотношению между обилием комаров и межбиотопической изменчивостью обилия. Это хорошо видно, например, на графиках

соотношений этих параметров у комаров в Свердловской и Московской областях. На более тонком уровне региональные особенности проявились, например, в видовом составе тех группировок, которые объединяют сосуществующих в одних и тех же водоемах личинок кровососущих комаров в водоемах Среднего Урала, Полярного Урала и Беларуси.

Поэтому можно надеяться, что в дальнейшем при систематическом изучении изменчивости и разнообразия комаров будут выделены присущие видам комплексы признаков, различающиеся характером индивидуальной, межвыборочной, экотипической и географической изменчивости. Несомненно, что будут найдены и те географические и экосистемные особенности действия условий, которые влияют на формирование структур сообществ кровососущих комаров.

Мы отнюдь неслучайно при наличии хороших коллекций малярийных комаров почти не рассматривали вопросы, связанные с их разнообразием на Урале. Дело в том, что синантропные виды малярийных комаров, в том числе обитающие на Урале *An. messeae* и *An. beklemishevi*, своим распространением по стране во многом обязаны людям: создавая условия для зимовки домашним животным, люди невольно создают их также и комарам, а в городской черте множат число биотопов, благоприятных для личинок (пруды, копанки и т. п.). Ранее *Plasmodium vivax*, наиболее распространенный в России возбудитель трехдневной малярии, достигал 64° с.ш. в европейской части страны и до 62° с.ш. – в азиатской. Возбудителя четырехдневной малярии (*P. malariae*) отмечали во многих местах Московской, Рязанской, Тамбовской и Воронежской областей, в Заволжье и на побережье Черного моря. Тропическая малярия в умеренных широтах случалась лишь в годы с очень жарким летом. Виды комплекса *An. maculipennis* – влаголюбивы (Виноградская, 1969). В связи с изменением климата в XX в. потенциальный ареал *P. vivax* сместился к северу лишь локально в центральных районах Сибири, а в большинстве случаев наблюдалось сокращение ареала благодаря смещению границы на юг: в европейской части России, Западной Сибири, на Дальнем Востоке, Камчатке и Сахалине (Ясюкевич, 2006). У возбудителя тропической малярии (*P. falciparum*) зона распространения значительно меньше, чем у *P. vivax*. Граница его ареала сместилась в 1966–1995 гг. на север (на 100–200 км) только в Западной Сибири и на Дальнем Востоке, а на Урале, в европейской части России, Восточной Сибири и Забайкалье она сместилась к югу (Ясюкевич, 2006).

По степени маляриогенности и потенциальному риску передачи малярии территорию Урала относят к зоне неустойчивого риска передачи малярии (Научно-практическое руководство..., 2007). В связи с возрастающим завозом малярии из стран Дальнего Востока, Турции, Афганистана и Азербайджана маляриологическая ситуация в стране ухудшается и прогноз на ближайшие годы остается неблагоприятным. Тем не менее количество заболеваний с местной передачей возбудителя малярии очень невелико. По данным 2002 г., в России зарегистрировано всего 43 случая: Волгоградская обл. – 8, Республика Татарстан – 5, Астраханская обл. – 4, а в Республике Башкортостан – всего 2 (О санитарно-эпидемиологической обстановке..., 2002), в 2006 г. в Новосибирской обл. – тоже 2 (Белевич и др., 2007). На территории г. Воронежа ежегодно регистрируют всего 5–6 случаев заболевания малярией, причем все случаи завозные (Степкин и др., 2006). Примерно такое же число и соотношение случаев заболеваний малярией зарегистрировано и в Оренбургской обл. (Степин, 2002). Ввиду опасности возникновения очагов малярии в России и сопредельных странах за счет «завозных» случаев болезни и не всегда продуманной деятельности людей эпидемиологическим надзором за малярией в стране и на Урале занято немалое число учреждений и специалистов.

В своей книге мы пытались обратить внимание и на другие обитающие в нашей стране формы гнуса, кроме комаров *Anopheles*. Все лето население лесных и других мест, включая горожан, детей в оздоровительных лагерях, дачников, строителей, не говоря уже о сельских жителях, работниках леса и нефтегазопромыслов, контактирует с сотнями и тысячами особей других видов кровососущих комаров – из родов *Ochlerotatus*, *Aedes*, *Culiseta*, *Coquilettidia* и *Culex*, подвергаясь их физическому, аллергенному и болезнетворному воздействию. Мы хотели обратить внимание читателя на закономерности, которые уже проглядывают в разнообразии этих кровососущих комаров на Урале. Некоторые из них, вероятно, действуют и в других местах страны, а большую часть тех, которые мы увидели, пока еще трудно подогнать под какие-нибудь теоретические конструкции, да и не стоит этого делать. Поэтому мы не думаем, что читатель нашей книги найдет в ней окончательные решения проблем по экологии и разнообразию кровососущих комаров. Он может найти стимул к поиску свежих проблем, приступит к глубоким исследованиям этих интересных насекомых, имеющих большое значение в Природе и жизни людей.

SUMMARY

Nekrasova L.S., Vigorov Yu.L., Vigorov A.Yu. **Ecological diversity of the bloodsucking mosquitoes in the Urals.** Ekaterinburg: UD RAS, 2008. 208 p.

The data obtained allowed to develop the concept on the real ecological, faunal, and taxonomic structure of the Culicinae continuum in the Urals, within space and time, and in regard to the gradients of ecological factors. Structure of the species communities is determined by action of different natural factors, being also influenced by interrelations of ecological and biological features of the species. The data analysis allowed to reveal regularities and reasons of non-uniform influence of nature zonality upon the amount of species and fauna composition, similarity of faunas of different vegetative sub-zones, structure of domination, and distribution of ecological, zoogeographical, and taxonomic groups of the mosquito species. The species diversity of the Ural mosquitoes was found to depend upon the sub-zones area sizes and longitude of the region; local diversity of the mosquito larval and adult communities appeared in different relation to the latitude and local climatic conditions. Studies of the urban mosquito communities in Ekaterinburg and Nizhny Taghil (the cities founded at the same time, both in the south-taiga zone) showed, that these communities were formed by different pathways and came to different results. Signs of high diversity and mature communities were marked in relatively simple (by composition) *Ochlerotatus* and *Aedes* larvae complexes, found not only in Ekaterinburg outskirts, but in the city water pools also. The communities differed by proportions of poly-zonal, intrazonal and other species groups, which indicated significance of the specialized species in the formation of faunas of big cities. It was shown, that ecological niches are spatially separated between both the mosquito species and ecological groups of species, when ecotone communities are included into the megapolis composition. Different regions of Nizhny Taghil city were distinct by abundance of attacking mosquitoes, features of its seasonal fluctuations, numbers of the mosquito species, species and ecological diversity of the communities. Seasonal rhythm of the communities' ecological contents indicated that in Nizhny Taghil ecological groups of the mosquito species also co-exist due to differential overlapping of niches both in space and in time. New concept of the mosquitoes' diversity in the Urals and the found regularities show promising for practical aids, namely, to develop geographically differential tactics when fighting the mosquitoes, for prognostication of their populations' remains, and of allergenic importance of mosquitoes.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алдабергенов Н.К. Экология и биология гнуса Западного Казахстана: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Алматы, 2001. 40 с.

Александрова К.В. Эколого-фаунистический анализ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) побережья Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 17 с.

Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. М.: Сов. наука, 1951. 512 с.

Арманд А.Д., Люри Д.И., Жерахин В.В. и др. Анатомия кризиса. М.: Наука, 1999. 238 с.

Архипова Н.П. Окрестности Свердловска. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1981. 174 с.

Балашов Ю.С. Кровососущие насекомые и клещи – переносчики трансмиссивных инфекций человека и домашних животных // Энтомол. обозр., 2005. Т. 84, № 3. С. 677–700.

Балашов Ю.С. Проблемы изучения насекомых комплекса гнуса в России // Материалы I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 18–20.

Белевич О.Э., Юрченко Ю.А., Банникова Л.М. и др. Малярия в Новосибирской области // Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины: Тез. докл. XIII съезда Русского энтомол. общ-ва. Краснодар, 2007. С. 21.

Бельтюкова К.Н., Митрофанова Ю.Г. Кровососущие насекомые (Diptera) кустарниковой тундры Полярного Урала // Уч. зап. Перм. гос. ун-та, 1971. № 249. С. 158–181.

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

Беклемишев В.Н. Экология личинки *Anopheles maculipennis* и характер распределения этого вида в Пермском Прикамье // Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Перм. ун-те, 1925. Т. 3, вып. 9. С. 337–373.

Берг Л.С. Природа СССР. М.: Географгиз, 1955. 496 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 400 с.

Богданов И.И., Юмаев Е. Некоторые особенности экологии кровососущих комаров (Culicidae, Diptera) в г. Омске // Естественные науки и экология, 2001. № 6. С. 236–237.

Вашков В.И., Волкова Т.В., Кербабаев Э.Б. и др. Влияние некоторых факторов внешней среды на численность нападающих кровососущих комаров в условиях тундры по данным 1968 г. // Труды ВНИИ ветеринар. санитарии, 1971. Вып. 40. С. 200–203.

Вашков В.И., Кербабаев Э.Б., Дремова В.П. Гнус в нефтегазовых районах Западной Сибири и опыт организации борьбы с ними // Проблемы Севера. М.: Наука, 1970. С. 172–185.

Вигоров А.Ю. О широтных градиентах видов кровососущих комаров // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тез. докл. IX молодеж.науч. конф. Сыктывкар, 2002. С. 33.

Вигоров А.Ю., Рощектаева О.М. Морфологическая изменчивость кровососущих комаров *Culex pipiens* L. Свердловской области // Экология от генов до экосистем: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2005. С. 29–33.

Виноградова Е.Б. Автогенное развитие яичников у кровососущих комаров // Зоол. журн., 1965. Т. 44, вып. 2. С. 210–219.

Виноградова Е.Б. Диапауза у кровососущих комаров и ее регуляция. Л.: Наука, 1969. 148 с.

Виноградова Е.Б. Комары комплекса *Culex pipiens* в России. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 271. СПб., 1997. 307 с.

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

Габова Е.Н., Остроушко Т.С. Кровососущие комары лесотундры бассейна р. Усы // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 237–243.

Гилев А.В., Николаева Н.В., Пименова Т.А. Анализ выживаемости преимагинальных стадий малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 21–23.

Глухова В.М., Нарчук Э.П. Culicidae. Настоящие комары // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4: Высшие насекомые. Двукрылые. СПб.: ЗИН РАН, 1999. С. 137–151, 508–561.

Гордеев М.И., Николаева Н.В. Хромосомный полиморфизм малярийных комаров Среднего Урала // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С. 171–172.

Горностаева Р.М. Аннотированный список видовых и подвидовых названий комаров (Diptera, Culicidae), первоначально описанных с территории бывшего СССР // Паразитология, 1997. Т. 31, № 6. С. 473–486.

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

Городков Б.Н. Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля // Растительность крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 59–94.

Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие Ильменского заповедника и система охраны и мониторинга. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2005. 192 с.

Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Фамелис Т.В., Шарафутдинов М.И. Карта растительности Урала // Атлас Свердловской области. Екатеринбург, 1997. С 16–17.

Гуцевич А.В., Дубицкий А.М. Новые виды комаров фауны Советского Союза // Паразитол. сб. Л., 1981. Т. 30. С. 97–165.

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

Данилов В.Н. О вероятной идентичности комаров *Aedes* (*Ochlerotatus*) *beklemishevi* Denisova и A. (*O.*) *barri* Rueger (Diptera, Culicidae) // Паразитология, 1975. Т. 9, вып. 1. С. 61–62.

Дервиз Г.И. Растительность // Ильменский заповедник. Челябинск, 1940. С. 143–167.

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

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

Ермакова Р.М. Видовой состав, фенология комаров и биологические обоснования борьбы с ними в нефтегазоносных районах Тюменской области // Проблемы борьбы с гнусом. М.: Наука, 1970. С. 38–47.

Есюнин С.Л. Структура фауны и хорология пауков (Araneі) Урала и Приуралья. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2005. 40 с.

Зраенко Н.А., Агафонова Г.В., Мотова Н.Н. и др. Видовой состав и распределение кровососущих комаров семейства кулициде на территории Свердловской области // Материалы 7-й науч.-произв. конф. сан.-эпид. службы Свердл. обл. Свердловск, 1974. Ч. 2. С. 194–200.

Зуйтин А.И. О половой и возрастной изменчивости у *Culex lutescens* // Тр. Петроград. об-ва естествоиспытателей, 1923. Т. 53, вып. 1. С. 79–85.

Зуйтин А.И. Изменчивость у комаров. II. Изменчивость малярийного комара *Anopheles maculipennis* Mg. Сравнение изменчивости *Anopheles* и *Culex* // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та, 1925. № 1–3. С. 76–98.

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геол. корреляция, 1993. Т. 1, № 5. С. 3–8.

Каледин В.В., Котельникова А.Г. К характеристике природных очагов клещевого энцефалита в зоне Ильменского заповедника // Биологические исследования в Ильменском заповеднике: Тр. Ильменского гос. заповедника. Свердловск, 1973. Вып. 10. С. 138–141.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 246 с.

Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1973. 176 с.

Колосов Ю.М. Каталог двукрылых Среднего Урала. Свердловск: Ин-т микробиологии и эпидемиологии, 1936. 27 с.

Кулагин Ю.З. Почвы и растительность заповедника // Ильменский заповедник. Челябинск, 1959. С. 79–91.

Куприяшкин А.Г. Видовые различия в освоении комарами (Diptera: Culicidae) субарктических биоценозов и их фенологическая гетерогенность // Экология, 1994. № 1. С. 62–71.

Куприяшкин А.Г. Эколого-фаунистический обзор комаров Таймыра // Научное обеспечение рационального природопользования Енисейского Севера: Сб. науч. тр. Новосибирск, 2001. С. 254–258.

Кутузова Т.М. Места выплода и динамика численности массовых видов кровососущих комаров Южного Урала // Животный мир Южного Урала: Информ. мат-лы. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 21–22.

Кутузова Т.М. Видовой состав и численность комаров рода *Aedes* Meigen в природных и антропогенных биоценозах Пермской области // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала: Мат-лы IV совещ. энтомологов Урала. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 79–80.

Кутузова Т.М. Кровососущие комары – важнейший компонент энтомофауны г. Перми // Экология города: Мат-лы регион. науч.-техн. конф. Пермь, 1998а. С. 93–94.

Кутузова Т.М. Сезонные изменения в видовом составе и численности кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) юга Челябинской области // Беспозво-

ночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Курган, 1998б. С. 211.

Кутузова Т.М., Подюкова Г.И. К изучению фауны и экологии кровососущих комаров Южного Урала // Фауна и экология насекомых Урала. Пермь, 1990. С. 61–73.

Кухарчук Л.П. Кровососущие комары (Culicidae) // Биологические основы борьбы с гнусом в бассейне Оби. Новосибирск: Наука, 1966. С. 9–52.

Кухарчук Л.П. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 220 с.

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

Лагунов А.В. Предварительные сведения по фауне двукрылых Ильменского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 127–130.

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

Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 309 с.

Логиновский Г.Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Курганской области // Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск, 1974. С. 148–149.

Мамаев С.А. Уральский лес // Природа Урала. Екатеринбург: Банк культурной информации, 1998. Вып. 6. С. 5–138.

Масалкина Т.М., Дерягина Н.Н., Манн Л.Э. К изучению фауны и экологии кровососущих комаров Южного Зауралья // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 34–35.

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

Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 330.

Мезенев Н.П. Фауна и экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Эвенкии // Паразитология, 1976. Т. 10, вып. 6. С. 636–543.

Мильков Ф.Н. Физико-географические провинции и типы местности // Лесостепь и степь Русской равнины. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 209–273.

Мирзаева А.Г., Петрожицкая Л.В., Глущенко Н.П. и др. Биоценотические связи и черты адаптации кровососущих двукрылых в тундрах Ямала // Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. С. 76–78.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 291 с.

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

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с.

Митрофанова Ю. К фауне комаров Среднего Урала // Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Перм. гос. ун-те, 1929. Т. 6, вып. 8. С. 373–376.

Митрофанова Ю.Г., Бельтюкова К.Н. Материалы по фауне и экологии комаров (Culicidae) и слепней (Tabanidae) Южного Урала // Вопросы арахноэнтомологии. Фауна и экология пауков и кровососущих членистоногих. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1977. С. 12–23.

Мордкович В.Г. Степные экосистемы. Новосибирск: Наука, 1982. 206 с.

Муканов С.М. К фенологии преимагинальных стадий кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в Челябинской области // Вестн. зоологии, 1980. № 4. С. 85–86.

Муканов С.М. Эколого-фаунистический обзор кровососущих двукрылых Южного Урала // Животный мир Южного Урала: Информ. мат-лы. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 30–31.

Муканов С.М., Шумихин В.В. Кровососущие членистоногие, нападающие на человека в пригородных лесах города Устинова // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. С. 58.

Муратова М.В., Суетова И.А., Бурашникова Г.А. и др. Климат и растительные зоны на территории СССР 5–6 тыс. лет назад // Природа, 1980. № 7. С. 42–45.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Научно-практическое руководство по малярии (эпидемиология, систематика, генетика) / Под ред. В.Н. Стегний. Томск: Томский гос. ун-т, 2007. 240 с.

Некрасова Л.С. О развитии личинок кровососущих комаров в районе Оусского леспромхоза // Информационные материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976. С. 61–62.

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

Некрасова Л.С. Динамика видового состава нападающих кровососущих комаров северной тайги Урала // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. С. 79–83.

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

Некрасова Л.С. Изменчивость некоторых количественных и качественных признаков комаров *Aedes dorsalis* Mg. (Diptera, Culicidae) из личиночных культур различной плотности // Паразитология, 1986. Т. 20, № 1. С. 23–31.

Некрасова Л.С. Динамика численности и видового состава кровососущих комаров северной тайги Урала в круглосуточных учетах // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. С. 80–85.

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

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

Некрасова Л.С. Морфологическая изменчивость кровососущих комаров на техногенных территориях Южного Урала // Экология, 1997а. № 2. С. 121–125.

Некрасова Л.С. Экологические аспекты плотностнозависимых реакций кровососущих комаров: Дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997б. 451 с.

Некрасова Л.С. Кровососущие комары рода *Aedes* (Diptera, Culicidae) вблизи металлургического комбината // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Курган, 1998. С. 247–248.

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

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Южного Урала и Приуралья // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 10, 2005. № 6. С. 18–32.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Адаптивное разнообразие сообществ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в урбанизированных и природных экосистемах Среднего Урала // Материалы I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб.: ЗИН РАН, 2006а. С. 133–136.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Кровососущие комары – компонент энтомофауны соснового леса на берегах озера Песчаное // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. тр. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2006б. Вып. 28. С. 242–249.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. О пространственном распределении кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в сосновых лесах Среднего Урала // Сб. материалов IX Всерос. популяционного семинара. Уфа, 2006. Ч. 2. С. 254–257.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л. Анализ фауны кровососущих комаров Екатеринбурга и его окрестностей // Синантропизация растений и животных: Мат-лы Всерос. конф. с междунар. участием. Иркутск: Ин-т географии СО РАН им. В.Б. Сочавы, 2007а. С. 218–221.

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

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Особенности сообществ кровососущих комаров растительных подзон Свердловской области // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: УГЛТУ, 2003а. Вып. 23. С. 65–72.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. О разнообразии сообществ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Екатеринбурга // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 10, 2004. № 5. С. 9–21.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Структура и разнообразие сообществ личинок кровососущих комаров Уральского мегаполиса // Уч. зап. НТГСПА. Нижний Тагил, 2006. С. 127–133.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. Структура фауны кровососущих комаров в лесах Ильменского заповедника // Урал промышленный – Урал Полярный: Соц.-экон. и экол. проблемы лесн. комплекса: Сб. мат-лов Междунар. науч.-техн. конф. Екатеринбург: УГЛТУ, 2007. С. 112–115.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Вигоров А.Ю. и др. Об эколого-географическом своеобразии кровососущих комаров разных мест Южного Урала // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия: Тез. докл. и мат-лы V регион. конф. Оренбург, 2005а. С. 62–66.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Рощектаева О.М. Соотношение и сезонная динамика численности разных экологических групп кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Нижнего Тагила и растительных подзон Урала // Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 10, 2003б. № 4. С. 37–49.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Рощектаева О.М. и др. Зональные аспекты разнообразия сообществ кровососущих комаров Уральского региона // Экологические проблемы горных территорий: Мат-лы Междунар. науч. конф. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 193–195.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Рощектаева О.М. и др. Характер и значение разнообразия сообществ кровососущих комаров крупных уральских городов // Экологические проблемы промышленных регионов. Екатеринбург, 2003. С. 108–109.

Некрасова Л.С., Вигоров Ю.Л., Рощектаева О.М. и др. О морфологической изменчивости кровососущих комаров *Culex pipiens* L. из эфемерных сообществ // Популяции в пространстве и времени. Н. Новгород, 2005б. С. 265–267.

Некрасова Л.С., Игнатова И.В. О суточной активности кровососущих насекомых в северотаежной зоне Свердловской области // Динамика численности и роль насекомых в биогеоценозах Урала: Информ. мат-лы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 31.

Некрасова Л.С., Игнатова И.В. О суточной активности кровососущих ко-

маров в северной тайге Урала // Вид и его продуктивность в ареале: Мат-лы 4-го Всесоюз. совещ. Свердловск, 1984. Ч. 4. Беспозвоночные. С. 27.

Николаева Н.В. Автогенное развитие яичников у комаров рода *Aedes* (Diptera, Culicidae) на Южном Ямале // Зоол. журн., 1975. Т. 54, вып. 11. С. 1643–1647.

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

Николаева Н.В. Соотношение факторов динамики численности северных популяций кровососущих комаров // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск: УНЦ АН ССР, 1986. С. 26–54.

Николаева Н.В. Очерк экологии кровососущих комаров Субарктики (обзор литературы) // Фауна и экология насекомых Урала: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1993. С. 108–119.

Николаева Н.В., Гилев А.В., Сурнина Н.В. Оценка морфоэкологической дифференциации личиночных популяций комара *Culex pipiens* L. в зоне мегаполиса Екатеринбурга // Экология промышленного региона и экологическое образование: Сб. мат-лов Всерос. научно-практ. конф. Нижний Тагил, 2004. С. 158–162.

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

Оленев А.М. Урал и Новая Земля. М.: Мысль, 1965. 215 с.

Ольшванг В.Н. Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977. Вып. 106. С. 31–85.

Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. 104 с.

О санитарно-эпидемиологической обстановке в Российской Федерации в 2000 году. Государственный доклад. Раздел II. Инфекционные и паразитарные заболевания. 7. Паразитарные заболевания // Эколог. вестн. России, 2002. № 11. С. 3–6.

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

Павлов С.Д. Способы и средства контроля кровососущих двукрылых в животноводстве // Мат-лы I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 151–153.

Павловский Е.Н. Методы изучения кровососущих комаров (Culicidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 176 с.

Пархоменко С.И., Шуваликов В.Б. К изменчивости морфологической структуры популяции *Culex pipiens* в Украинском Полесье // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977. С. 142–143.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 192 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Пименова Т.А. Анофелогенная обстановка и возможность передачи малярии в зоне г. Екатеринбурга // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С. 193–194.

Пименова Т.А. К вопросу о распространении комаров *Culex pipiens* и *Anopheles messeae* в условиях промышленного города // Насекомые в биогеоценозах Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1989. С. 54–55.

Пименова Т.А. К вопросу о становлении городских популяций комаров *Culex pipiens* в г. Свердловске // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. Екатеринбург, 1992. С. 118–119.

Пименова Т.А., Горбунова Э.А., Башкова Н.М. Проведение истребительных мероприятий как элемента профилактики клещевого энцефалита в летних оздоровительных учреждениях г. Екатеринбурга // Актуальные проблемы профилактической медицины в Уральском регионе: Сб. науч. тр. и науч.-практ. работ, посвященный 80-летию Госсанэпидслужбы России. Екатеринбург, 2002. С. 208–209.

Плешанова Г.И. Экология синантропных насекомых Восточной Сибири: явление синантропизации, экологические закономерности формирования фауны, система мониторинга и защиты. Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 2005. 166 с.

Плотников В.В. Динамика лесных экосистем Субарктики (на примере бассейна р. Хадытаяхи). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 128 с.

Полякова П.Е., Патрушева В.Д. Фауна и экология комаров (Diptera, Culicidae) Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 90–100.

Пономарев Д.Н. Нозогеография краевой инфекционной и паразитарной патологии Среднего Урала. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1974. 110 с.

Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 209–299.

Потапова Н.К. Особенности распространения личинок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в таежно-аласных ландшафтах среднего Вилюя // XII съезд Русского энтомологического общества: Тез. докл. СПб., 2002. С. 292.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.

Разумовский С.М. Избранные труды. Сборник научных статей / Сост. К.В. Кисель, О.Г. Чертов, Е.М. Веселова. М.: КМК, Scientific Press., 1999. 560 с.

Расницын С.П. Методы сбора и количественного учета кровососущих двукрылых (гнуса) // Руководство по медицинской энтомологии. М.: Медицина, 1974. С. 163–175.

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

Растительность Западно-Сибирской равнины // Карта / Общее руководство акад. В.Б. Сочавы. М., 1976.

Редькина Н.В., Островерхова Г.П. К познанию фауны кулицид (Diptera, Culicidae) антропогенных территорий некоторых районов Томской области // Материалы I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 182–185.

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

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Элементы теоретических контрукций современной экологии: Учеб. пос. Самара, 1999. 396 с.

Рощектаева О.М. Об экологической характеристике кровососущих комаров города Нижнего Тагила // Проблемы глобальной и региональной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2003. С. 209–212.

Рощектаева О.М., Некрасова Л.С. К изучению фауны кровососущих комаров г. Нижнего Тагила // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной экологии. Нижний Тагил, 2002а. С. 141–142.

Рощектаева О.М., Некрасова Л.С. Особенности фауны и сезонной активности кровососущих комаров районов г. Нижнего Тагила // Биота горных территорий: История и современное состояние. Екатеринбург: Академкнига, 2002б. С. 176–177.

Руководство по медицинской энтомологии / Под ред. В.П. Дербенева-Ухова. М.: Медицина, 1974. 360 с.

Сазонова О.Н. Таблица для определения самок комаров рода *Aedes* Mg. (Diptera, Culicidae) лесной зоны СССР // Энтомол. обозрение, 1958. Т. 37, № 3. С. 741–752.

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

Сазонова О.Н. Фауна и экология комаров юга Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968. Т. 48 (2). С. 63–80.

Сазонова О.Н. Роль кровососущих комаров в экосистемах // Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах. Л., 1984. С. 108–115.

Сибатаев А.К. Филогения и таксономический статус близкородственных видов кровососущих комаров р. р. *Anopheles* Meigen и *Culex* Linnaeus фауны России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2007. 44 с.

Симакова А.В., Панкова Т.Ф. Места выплода кровососущих комаров в водоемах г. Томска // Биологическое разнообразие животных Сибири: Мат-лы науч. конф. Томск, 1998. С. 218–219.

Скрипченко Ф.А. Современное состояние фауны и экологии кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Центра средней полосы европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 21 с.

Современные глобальные изменения. В 2-х томах. М.: Научный мир, 2006. Т. 2. 776 с.

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

Степин А.Ю. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в Оренбургской области // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург, 2001. С. 230–231.

Степин А.Ю. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Оренбургской области (фауна, экология, медицинское значение): Автореф. дис ... канд. биол. наук. Уфа, 2002. 21 с.

Степкин Ю.И., Мамчик Н.П., Герик Е.П. Анализ возможности возобновления распространения заболеваемости малярией на территории г. Воронежа // Мат-лы I Всерос. совещения по кровососущим насекомым. СПб., 2006. С. 193–195.

Сюткина К.А. К фауне кровососущих комаров Среднего Урала // Итоги исследования по проблеме борьбы с гнусом. Новосибирск: Наука, 1967. С. 65–70.

Сюткина К.А., Котельникова Г.М. О фауне кровососущих двукрылых в районе строительства железной дороги Ивдель–Обь (Северное Зауралье) // Зоол. журн., 1965. Т. 44, вып. 1. С. 60–66.

Тамарина Н.А., Александрова К.В. Биология комара *Aedes impiger* (Culicidae) и его возможная роль как феноиндикатора // Паразитология, 1984. Т. 18, вып. 6. С. 473–478.

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

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

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Ульянов К.Н., Филиппова В.В., Данилов В.Н. и др. Фауна и биология комаров (Culicidae) Чарской котловины (Читинская область) // Паразитология, 1980. Т. 14, вып. 6. С. 500–503.

Федоров В.Г. Некоторые данные по фауне и фенологии комаров (Diptera, Culicidae) окрестностей г. Чкалова // Энтомол. обозрение, 1951. Т. 31, № 3/4. С. 587–594.

Фильрозе Е.М., Колесников Б.П. Основные итоги изучения лесов Ильменского заповедника // Биологические исследования в Ильменском заповеднике: Тр. Ильменского гос. заповедника. Свердловск, 1973. Вып. 10. С. 3–19.

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

Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 176 с.

Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М.: Мысль. 1980. 236 с.

Чернов Ю.И. Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи соврем. биол., 1996. Т. 116, вып. 3. С. 277–291.

Шарков А.А., Лутта А.С. Влияние ландшафта и климата на распространение кровососущих комаров Мурманской области // Паразитология, 1977. Т. 11, № 4. С. 333–339.

Шарков А.А., Лобкова М.П., Усова З.В. Кровососущие комары (сем. Culicidae) и мошки (сем. Simuliidae) Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Карелия, 1984. 152 с.

Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 112 с.

Штакельберг А.А. Насекомые двукрылые. Сем. Culicidae. Кровососущие комары (подсем. Culicinae). Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 258 с. (Фауна СССР; Т. 3, вып.4).

Ясюкевич В.В. Влияние климатических и экологических факторов на распределение и развитие переносчиков и возбудителей малярии человека на территории СНГ: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 27 с.

Darsie R.F., Ward R.A. Identificatoin and geographical distribution of the mosquitoes of North America, North of Mexico. Florida: Univ. of Florida Press, 2005. 383 p.

Gillett J.D. Mosquitos. London: Weidenfeld and Nicolson, 1971. 274 p.

Mateson R. Handbook the Mosquitoes of North Ametica. Ithaca; New York: Comstoc Publ. Company, 1944. 313 p.

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

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

Snow K.R., Ramsdale C.D. A revised checklist of European mosquitoes // Europ. Mosquito Bull., 2003. No. 15. P. 1–5.

Wegner E. Mosquitoes (Diptera, Culicidae) of Warsaw and Mazovia // Memorabilia Zoologica, 1982. Vol. 36. P. 201–216.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА 8

Глава 2. КРОВОСОСУЩИЕ КОМАРЫ ГОРОДСКИХ ЭКОСИСТЕМ (НА ПРИМЕРЕ ЕКАТЕРИНБУРГА) 12

Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ *CULEX PIPIENS* 35

Глава 4. ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ УРАЛА 49

Глава 5. СТРУКТУРА И СОСТАВ СООБЩЕСТВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В РАЗНЫХ БИОЦЕНОЗАХ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА 66

Глава 6. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ ЮЖНОГО УРАЛА 85

Глава 7. ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ 101

Глава 8. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ ЗОНАХ И ПОДЗОНАХ УРАЛА 116

8.1. Разнообразие кровососущих комаров тундры и лесотундры 120
8.2. Разнообразие кровососущих комаров северной тайги 141
8.3. Фауна комаров средней тайги 148
8.4. Фауна комаров южной тайги 152
8.5. Разнообразие кровососущих комаров в сосново-березовых лесах 164
8.6. Особенности фаунистического комплекса комаров степи и лесостепи 166
8.7. Фаунистические комплексы комаров полупустыни и пустыни Урала и Приуралья 168
8.8. Некоторые закономерности разнообразия кровососущих комаров в Уральском регионе 169

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 188

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 194

CONTENTS

INTRODUCTION 3

Chapter 1. MATERIALS AND METHODS 8

Chapter 2. BLOODSUCING MOSQUITOES OF THE URBAN ECOSYSTEM (FOR EXAMPLE EKATERINBURG) 12

Chapter 3. MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE BLOODSUCKING MOSQUITO *CULEX PIPIENS* 35

Chapter 4. CHARACTERISTIC OF THE MOSQUITO COMMUNITIES OF THE PINE FOREST IN THE URALS 49

Chapter 5. STRUCTURE AND COMPOSITION OF THE BLOODSUCKING MOSQUITO COMMUNITIES OF THE DIFFERENT ECOSYSTEMS IN THE ILMENY STATE NATURE RESERVE 66

Chapter 6. ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL PECULIARITY OF MOSQUITOES IN THE SOUTHERN URALS 85

Chapter 7. DYNAMIC OF TAXONOMICAL AND ECOLOGICAL STRUCTURES OF THE MOSQUITO COMMUNITIES 101

Chapter 8. REGULARITIES OF MOSQUITO DISTRIBUTION OF DIFFERENT VEGETATIVE SUB-ZONES IN THE URALS 116

8.1. Species diversity of the mosquitoes in the tundra 120
8.2. Species diversity of mosquitoes in the north taiga 141
8.3. Species diversity of the mosquitoes in the middle taiga 148
8.4. Species diversity of the mosquitoes in the southern taiga . 152
8.5. Species diversity of the mosquitoes in the pine-birch forest 164
8.6. Peculiarities of steppe mosquito complex in the steppe 166
8.7. Faunistical complex of mosquitoes in the semi-desert and desert 168
8.8. Regularities in diversity of bloodsucking mosquitoes in the Ural's region 169

SUMMARY 193

LITERATURE 194

Научное издание

Любовь Степановна Некрасова
Юрий Леонидович Вигоров
Алексей Юрьевич Вигоров

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ УРАЛА

Рекомендовано к изданию ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН

Редактор *К.И. Ушакова*
Технический редактор *Е.М. Бородулина*
Корректор *Н.В. Каткова*
Компьютерная верстка *О.С. Николаевой*
Дизайн *Т.О. Турыгиной*

НИСО УрО РАН № 33(08)–29. Сдано в набор 26.02.08.
Подписано в печать 26.03.08. Формат 60×84 1/16. Бумага
типографская. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 13. Уч.-изд. л. 14. Тираж 500. Заказ 113.

Оригинал-макет изготовлен в РИО УрО РАН.
620219, Екатеринбург, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.

Отпечатано в типографии
«Уральский центр академического обслуживания».
620219, Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, 18.

о.Колгуев
пролив Карские Ворота
о.Вайгач
Амдерма
Нарьян-Мар
Воркута
Печора
Котлас
Сыктывкар
Киров
Пермь
Казань
Кама
Уфа
Куйбышев
Самара
Свердловск
Исеть
Челябинск
Магнитогорск
Оренбург
Илек
Актюбинск
Тобол
Ишим
Омск
Ишим
Целиноград
оз.Тенгиз
Ханты-Мансийск
Конда
Обь