

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова Российской академии наук»
Государственное образовательное учреждение высшего образования Московской области
Московский государственный областной педагогический университет

На правах рукописи

БЕГА АННА ГЕННАДЬЕВНА

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
КОМАРОВ ПОДРОДА *STEGOMYIA* В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

Специальности:

1.5.7 – генетика

1.5.15 – экология (биологические науки)

Диссертация

на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Анрианов Борис Витальевич

д.б.н., в.н.с. лаборатории генетики насекомых ФГБУН «ИОГен РАН»,

Москаев Антон Вячеславович

к.б.н., зав. научно-исследовательской лаборатории

экспериментальной биологии и биотехнологии НОЦ МГОПУ

в г.Черноголовка медико-биологического института

Москва, 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	10
1.1. Комары рода <i>Aedes</i> подрода <i>Stegomyia</i>	10
1.2. Характеристики отдельных видов комаров.....	12
1.2.1. <i>Aedes aegypti</i> Linnaeus, 1762	12
1.2.2. <i>Aedes albopictus</i> Skuse, 1895	15
1.2.3. <i>Aedes cretinus</i> Edwards, 1921	23
1.2.4. <i>Aedes galloisi</i> Yamada, 1921	25
1.2.6. <i>Aedes flavopictus</i> Yamada, 1921	27
1.3. Митохондриальный геном комаров рода <i>Aedes</i> подрода <i>Stegomyia</i>	30
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	34
2.1. Сбор биологического материала	34
2.2. Морфологический анализ комаров	35
2.3. Методы изучения природных популяций <i>Ae. albopictus</i>	38
2.4. Эксперименты, направленные на изучение экологических и биологических особенностей <i>Ae. albopictus</i>	39
2.5. Молекулярно-генетические методы исследования	41
2.6. Биоинформационный анализ.....	47
2.7. Статистический анализ.....	48
2.8. Построение рисунков географического расположения точек отлова комаров	49
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ.....	50
3.1. Распространение комаров подрода <i>Stegomyia</i>	50
3.1.1. Распространение комаров подрода <i>Stegomyia</i> на юге европейской части России	55
3.1.2. Распространение комаров подрода <i>Stegomyia</i> на Дальнем Востоке России, в Восточной и Западной Сибири	59
3.2. Характеристика природных популяций <i>Ae. albopictus</i>	64
3.2.1. Суточная активность нападения самок <i>Ae. albopictus</i>	64
3.2.2. Характеристики личиночных биотопов <i>Ae. albopictus</i>	65
3.3. Результаты экспериментов, направленных на изучение экологических и биологических особенностей <i>Ae. albopictus</i>	76
3.3.1. Предпочтения самок <i>Ae. albopictus</i> при выборе мест для откладки яиц.....	76
3.2.4. Преимагинальное развитие <i>Ae. albopictus</i>	78
3.2.5. Пищевое поведение личинок <i>Ae. albopictus</i>	82

3.3. Молекулярно-генетические исследования комаров подрода <i>Stegomyia</i>	85
3.3. Молекулярно-генетические исследования комаров подрода <i>Stegomyia</i>	85
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	96
4.1. Распространение комаров подрода <i>Stegomyia</i>	96
4.2. Характеристика природных популяций <i>Ae. albopictus</i>	100
4.3. Экологические и биологические особенности <i>Ae. albopictus</i>	102
4.4. Молекулярно-генетические исследования комаров подрода <i>Stegomyia</i>	106
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	109
ВЫВОДЫ	110
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	112
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	113

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. В условиях изменения климата, глобализации, развития туризма и интенсификации транспортного сообщения по всему миру участились вспышки трансмиссивных вирусных заболеваний, переносчиками которых являются комары. Комары рода *Aedes* (Diptera, Culicidae) подрода *Stegomyia* способны быть векторами более 30 вирусов, в том числе вызывающих лихорадки Западного Нила, Денге, Чикунгунья, Зика и Жёлтой. Некоторые комары из подрода *Stegomyia* являются инвазивными видами и успешно расселяются по миру, вызывая риск новых эпидемиологических угроз для здоровья населения в местах своего появления.

В Российской Федерации обитает 6 видов комаров подрода *Stegomyia*. Из них хорошо изучены только 2 инвазивных вида – азиатский тигровый комар *Ae. albopictus* Skuse, 1895 и *Aedes aegypti* L. 1762. *Ae. albopictus* впервые обнаружен в России в 2011 году (Ганушкина и др., 2012) и в настоящее время активно расширяет свой ареал. *Ae. aegypti* sporadически выявляется на территории России, но не образует стабильных популяций. С 2019 года *Ae. aegypti* не обнаруживается на территории РФ ни автором работы, ни другими исследователями. Остальные 4 вида комаров подрода *Stegomyia* до недавнего времени считались малочисленными, зоофильными, обитающими исключительно в лесах, и оставались слабо изученными.

Нами обнаружено стремительное расширение ареалов и увеличение численности сразу двух видов комаров подрода *Stegomyia*: *Aedes flavopictus* Yamada, 1921 в Приморском и Хабаровском краях и *Aedes sibiricus* Danilov et Filippova, 1978 в Сибири и на Дальнем Востоке России. Оба вида перешли к синантропному образу жизни и стали нападать на человека.

Расширение ареалов видов предполагает формирование ими новых экологических ниш. Этот процесс сопровождается появлением и закреплением у комаров новых поведенческих, физиологических и молекулярно-генетических особенностей, что представляет фундаментальный интерес. Дальнейшее изучение природных популяций новых синантропных видов комаров подрода *Stegomyia* даёт возможность изучать генетические особенности новых и других инвазивных видов комаров.

Состояние научной разработанности. Виды комаров подрода *Stegomyia* изучены в различной степени. Наибольшее число работ посвящены видам *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti*. Появление этих видов на территории Российской Федерации и расширение ареала *Ae. albopictus* подробно описано (Рябова и др., 2005; Юничева и др., 2008; Ганушкина и др., 2012; Ганушкина и др., 2013; Ганушкина и др., 2014; Ганушкина и др., 2017; Фёдорова и др., 2018; Сычева и др.,

2020; Бега и др., 2021; Коваленко и др., 2021). Определена генетическая изменчивость *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti* на основе сравнения варибельной области внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS2) кластера генов рРНК и последовательностей гена первой субъединицы цитохромоксидазы (*COI*) (Шайкевич и др., 2018; Фёдорова и др., 2019). Показан низкий генетический полиморфизм инвазивных популяций этих видов на юге России.

Комары Северной Евразии изучены хуже. Данные о генетической структуре популяций этих видов фрагментарны. Проведена оценка генетического разнообразия *Ae. flavopictus* в нативном ареале Корейского полуострова по двум митохондриальным генам: *COI* и *ND5* (Shin, 2021). Выявлены экологические предпочтения вида в нативном ареале (Chaves, 2016; Chaves 2020). Определены последовательности митохондриальных геномов *Ae. flavopictus*, *Aedes galloisi* Yamada, 1921 из Южной Кореи (Jiyeong Shin, 2021), (NC_050044; MW465951). В Российской Федерации, до данного исследования, крупные синантропные популяции не обнаруживались, а приводились сообщения только о находках отдельных особей *Ae. flavopictus*, *Ae. galloisi*, *Ae. sibiricus* (Попов, 1950; Горностаева, 2000; Леляй 2012; Полторацкая, 2013). Молекулярно-генетические исследования *Ae. sibiricus* ранее не проводились.

Целью исследований было: изучить распространение, экологию и генетическую изменчивость комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia*, обитающих на территории Российской Федерации.

Задачи исследования:

1. Уточнить современные границы ареалов видов комаров подрода *Stegomyia*. Провести оценку направления распространения инвазивных популяций *Ae. albopictus* на юге европейской части России.
2. Выявить экологические предпочтения и факторы, лимитирующие преимагинальное развитие комаров *Ae. albopictus* на юге европейской части России.
3. Выявить видоспецифичные признаки и маркеры комаров подрода *Stegomyia*, обитающих на территории Российской Федерации, методами морфологического анализа и ДНК-баркодирования на основе сравнения BOLD фрагмента митохондриального гена *COI*.
4. Провести поиск специфических особенностей генетической структуры синантропных популяций потенциально инвазивных видов комаров *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus*.
5. Получить и проанализировать нуклеотидные последовательности митохондрий *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus*, полученных у комаров из природных популяций, и митохондрия *Ae. albopictus* из пересеваемой клеточной культуры С6/36.

Научная новизна. Впервые было проведено комплексное исследование распространения, биологии и экологии близкородственных видов комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia*.

Методом ДНК-баркодирования охарактеризована изменчивость комаров подрода на юге европейской части России и на Дальнем Востоке России. Выявлено 8 новых митохондриальных гаплотипов *Ae. sibiricus*, один *Ae. galloisi* и 10 новых гаплотипов у *Ae. flavopictus* по гену *COI*. Получены последовательности митохондриального генома *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus*, отловленных на Дальнем Востоке России, и клеточной культуры *Ae. albopictus* (С6/36). Митохондриальный геном *Ae. sibiricus* был получен впервые.

Обновлён и сопровожждён иллюстрациями ключ для определения комаров подрода *Stegomyia*, обитающих на территории России. Получены дополнительные данные для морфологической идентификации имаго *Ae. flavopictus*, *Ae. galloisi* и *Ae. sibiricus* по структуре гипопигия.

Уточнены ареалы инвазивных и потенциально инвазивных видов комаров. Плотные синантропные популяции комаров *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus* обнаружены впервые. Описано ежегодное расширение ареала *Ae. albopictus*, за период 2017-2021 гг. Определены экологические факторы, лимитирующие инвазию *Ae. albopictus* на юге Русской равнины. Проведено экспериментальное измерение скорости преимагинального развития *Ae. albopictus*, в том числе в условиях конкуренции. Изучено пищевое поведение *Ae. albopictus* на личиночных стадиях развития. Выявлены экологические предпочтения самок этого вида при выборе мест для откладки яиц.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Полученные данные могут быть использованы в качестве дополнения фундаментальных знаний о генетических и экологических механизмах инвазии насекомых. Изучение расширения экологической ниши насекомых с переходом их к синантропному существованию представляет фундаментальный интерес для эволюционной экологии и генетики. Изучение экологической специализации популяций близкородственных видов имеет важное теоретическое значение для раскрытия механизмов микроэволюционных процессов.

Данные о границах распространения видов комаров, их экологических предпочтениях и факторах, лимитирующих их распространение, могут быть использованы для планирования и проведения противоэпидемиологических мероприятий. Данные по морфологии комаров – переносчиков вирусных заболеваний человека и животных могут быть включены в методические указания для врачей-паразитологов и сотрудников санитарно-эпидемиологических служб.

Методы исследования.

Сбор комаров проводился в летние периоды с 2017 по 2021 годы. Нами были получены выборки комаров подрода *Stegomyia* из 76 населённых пунктов РФ. Оценку плотности популяции комаров и оценку суточной активности нападения самок проводили стандартным

методом. В личиночных биотопах измеряли водородный показатель, температуру воды, уровень общей минерализации, удельную электропроводность, общую и карбонатную жёсткости воды и содержание кислорода в воде. Всего было обследовано 52 местообитания личинок *Ae. albopictus*. Нами была разработана и проведена серия экспериментов для выявления экологических особенностей комаров *Ae. albopictus*. Мы изучали скорость преимагинального развития, в том числе в условиях конкуренции. Эксперимент был поставлен на 20000 личинках. Оценивали частоту поедания личинками IV возраста личинок I возраста. Наблюдения велись за 1350 личинками *Ae. albopictus* (IV) и 1350 личинками *Cx. pipiens* (IV). Выявляли предпочтения самок *Ae. albopictus* при откладке яиц. Видовой статус комаров подтверждали путём сравнения с ключами, из определителей (Гуцевич, 1970; Ree, 2003; Tanaka et al., 1979). Молекулярно-генетические методы исследования: выделение тотальной ДНК, анализ хроматограмм, построение медианной сети проводились по стандартным методикам. Статистическая обработка результатов и построение карты и диаграмм, проводились по общепринятым методикам.

Положения, выносимые на защиту:

1. Установлено расширение ареала *Aedes albopictus* от зоны субтропиков до степных районов Крыма и Черноморского побережья Кавказа. Выявлено расширение ареалов трёх видов комаров подрода *Stegomyia* на территории Сибири и Дальнего Востока: *Ae. galloisi* и *Ae. flavopictus* – в зоне умеренного муссонного климата, *Ae. sibiricus* – в зонах муссонного, умеренного и континентального климата.
2. Определены предпочтения при откладке яиц в солоноватые водоемы с твердыми стенками у *Ae. albopictus*. Выявлено, что лимитирующим фактором развития личинок является содержание растворённого в воде кислорода. Экспериментально установлено, что конкурентным преимуществом *Ae. albopictus* является способность поедать личинок младшего возраста своего и других видов.
3. На основании анализа гипопигия самцов определены видоспецифичные морфологические признаки для определения *Ae. albopictus*, *Ae. galloisi*, *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus*. Показано что ДНК-баркодирование является достоверным методом определения видов *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, *Ae. flavopictus*, *Ae. cretinus*.
4. COI митохондриальные гаплотипы комаров подрода *Stegomyia* образуют клады, соответствующие видам *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, *Ae. flavopictus* и *Ae. cretinus*. Митохондриальные гаплотипы *Ae. sibiricus* кластеризуются вместе с *Ae. galloisi*. Анализ медианных сетей показал низкое генетическое разнообразие COI митохондриальных

гаплотипов *Ae. sibiricus* и *Ae. flavopictus*, что свидетельствует о начальной стадии формирования синантропных популяций.

5. Получены и аннотированы нуклеотидные последовательности митохондрионов *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus* и *Ae. albopictus*. Показано, что наибольшей внутривидовой изменчивостью у митохондрионов *Ae. flavopictus* и *Ae. albopictus* обладают гены *ND5* и *ND6*. У видов *Ae. sibiricus* и *Ae. galloisi* нуклеотидная дивергенция не превышала уровень внутривидовых различий.

Вклад автора. Представленная диссертационная работа является результатом пятилетних научных исследований автора. Для сбора комаров рода *Aedes*, подрода *Stegomyia* была организована серия экспедиций. Экспедиция на юг европейской части России в августе 2018 г. и экспедиция на юг европейской части России и полуостров Крым в августе 2019 г. были проведены совместно с научным руководителем к.б.н. Москаевым Антоном Вячеславовичем и д.б.н. Гордеевым Михаилом Ивановичем, под руководством Гордеева М. И. Экспедиции на Черноморское побережье Кавказа в августе 2017 г., июне 2019 г., на юг Европейской части России и полуостров Крым в августе 2020 и июле 2021 г., на Дальний Восток России в августе 2020 г. и августе 2021 г., в Центральную и Восточную Сибирь в августе 2021 г. были организованы и проведены соискателем самостоятельно. Эксперименты по выявлению экологических особенностей комаров *Ae. albopictus* были разработаны, проведены и интерпретированы соискателем самостоятельно. Молекулярно-генетическое исследование было проведено в лаборатории генетики насекомых ИОГен РАН под руководством д.б.н. Андрианова Бориса Витальевича. Лабораторный этап работ был выполнен соискателем самостоятельно. Результаты молекулярно-генетических исследований были интерпретированы совместно с научным руководителем Андриановым Б.В. Статистическая обработка и представление результатов проводились соискателем самостоятельно.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на десяти научных конференциях: XXVI Международном энтомологическом конгрессе (Helsinki, Finland, 2022); XVI съезде Русского энтомологического общества (Москва, Россия, 2022); IV международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2022); научной конференции с международным участием «Генетические процессы в популяциях» (Москва, 2022); V международном симпозиуме «Чужеродные виды в Голарктике» Борок-6 (Углич, Россия, 2021); VII международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологической и химической экологии» (Москва, Россия, 2021); Научно-практической конференции «Международные Четвериковские чтения» (Пушино, Россия, 2020); VI международной научно-практической конференция «Актуальные проблемы биологической

и химической экологии» (Москва, Россия, 2019); международной научной онлайн-конференции молодых учёных «Наука на благо человечества» (Москва, Россия, 2020); международном конгрессе «VII съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы» (Санкт-Петербург, Россия, 2019).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 печатных работ, в том числе 4 работы в рецензируемых российских и зарубежных журналах, входящих в список ВАК.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Комары рода *Aedes* подрода *Stegomyia*

Подрод *Stegomyia* рода *Aedes* включает в себя свыше 90 видов, встречающихся в Эфиопской и Индо-малайской фаунистических областях с небольшим заходом в Палеарктику. В России обитают 6 видов подрода: *Aedes aegypti* L. 1762; *Aedes albopictus* Skuse, 1895; *Aedes cretinus* Edwards, 1921; *Aedes flavopictus* Yamada, 1921; *Aedes sibiricus* Danilov et Filippova, 1978; *Aedes galloisi* Yamada, 1921.

Комары подрода *Stegomyia* обычно малых или средних размеров, имеют яркий рисунок среднеспинки, головы и брюшка благодаря белым и чёрным или тёмнокоричневым чешуйкам, и лапки с белыми кольцами у основания члеников. Хоботок у представителей подрода относительно толстый и короткий. Щупики самца немного длиннее хоботка, с тонкими, загнутыми кверху вершинными члениками, без пучков волосков. Гипопигий без клапсетов и верхушечной бородавки. Базальная бородавка коксита хорошо развита. Эдеагаус разделён на две части. У самки хорошо развит VIII стернит, церки короткие. У личинок комаров подрода *Stegomyia* лобные волоски отстоят от переднего края головы, средний впереди внутреннего. Усик без шипиков. Зубцы щётки не многочисленны, расположены обычно, в один ряд. Дыхательная трубка не имеет ушков по бокам основания (Гуцевич и др., 1970). Таким образом, основными признаками для видового определения имаго являются окраска среднеспинки и лапок, строение гипопигия самцов. Для определения вида личинок важно положение и строение лобных волосков, волосков на усике, число, положение и строение зубцов щётки и гребня.

Представители подрода *Stegomyia*, как и другие кровососущие комары – голометаболические насекомые. Яйца комаров подрода *Stegomyia* имеют удлинённо-овальную формы, без поплавок. Яйца при откладке светлые и мягкие, но через несколько часов затвердевают и приобретают блестяще-чёрный цвет с мелким сетчатым узором (Schlaeger and Fuchs, 1974; Christopher, 1960).

Самки комаров подрода выбирают для откладки яиц ёмкости, заполненные водой, с твёрдыми стенками, и откладывают яйца на влажный субстрат выше уровня воды (Kettle, 1984; Rhodain and Rosen, 1997). Яйца могут оставаться сухими в течение нескольких месяцев, но сохраняют жизнеспособность. В этом случае развитие личинки приостанавливается и завершается только тогда, когда яйца заливают водой (Goma, 1966; Harwood and James, 1979; Service, 1996). Также было показано, что яйца комаров подрода хорошо переносят многократное затопление водой, чередующиеся с кратковременными пересыханиями (Gillett, 1951).

Личинки комаров подрода *Stegomyia* развиваются около 10 дней, в течении которых проходят четыре стадии (Hawley, 1988). Вариации продолжительности стадий зависят от температуры и рациона питания личинок (ВОЗ, 1972; Hawley, 1988). Личинки первого возраста выбираются из яиц, прорезав его оболочку специальным сильно склеротизированным заостренным выростом на дорсуме головы. Только что вылупившиеся особи первого возраста составляют около 1 мм в длину, но в течение роста увеличивают свой размер почти вдвое. Одним из первых признаков приближающегося экдиза является появление темных полос по всей груди личинок, из-за кругообразно закрученных боковых волосков следующего возраста, просвечивающих сквозь кутикулу. После экдиза личинки второго возраста по длине почти такие же, как и полностью выросшие личинки первого возраста. В течение второго возраста личинки вырастают в длину от 2 до 3 мм. Размер и продолжительность развития личинок третьего и четвёртого возрасте сильно варьируют. На всех стадиях развития, за исключением нескольких часов перед переходом на стадию куколки, личинки комаров активны и непрерывно питаются органическими частицами, находящимися в воде, такими как водоросли и другие микроскопические организмы. Личинки комаров передвигаются двумя способами: рывками тела и с помощью ротовых щеток (ВОЗ, 1972). Также они способны заныривать в толщу воды при признаках опасности (Goma, 1966; ВОЗ, 1972). По мере приближения экдиза личинки четвёртого возраста становятся пухлыми и пассивными, и за несколько часов до него перестают питаться.

Стадия куколки обычно длится от 1 до 2 дней (Lee, 2020). При первом появлении куколки светлые, но через короткое время становятся серыми, бурыми или зеленоватыми (Christopher, 1960). Они имеют форму запятой, пассивно висят у поверхности воды, но, также как личинки, способны заныривать в толщу воды.

В дневное время большинство видов комаров предпочитают отдыхать в темных местах и избегают света. Обычно комары встречаются в местах, где воздух относительно неподвижен и высокая влажность (Goma, 1966). Продолжительность жизни взрослых особей может составлять от двух недель до месяца, в зависимости от условий окружающей среды (Maricora, 2006), и у видов, которые зимуют во взрослом состоянии, может приближаться к одному году (Clements, 1992). В тропических регионах продолжительность жизни взрослых комаров короче, чем в регионах с умеренным климатом. В нативных популяциях самки откладывают яйца во временные водоёмы с твёрдыми стенками, образующиеся в периоды дождей: дупла деревьев, трещины скал, понижения рельефа и др. В синантропных популяциях самки используют для кладок ёмкости с водой антропогенного происхождения: вазоны, автомобильные покрышки, банки, бочки, сливные стоки.

Вероятно, все виды комаров подрода *Stegomyia* способны, в определённых условиях, осуществлять трансмиссивную передачу ряда арбовирусов (Remme et al., 2002; Doggett et al., 2019; Gubler, 2002), включая вирус Желтой лихорадки, Западного Нила (Ahmed, 2009; Покровский, 2016; Yeom et al., 2017), вирус Денге (Bhatt et al., 2013; Eshita et al., 1982; Press, 2004), вирус Чикунгунья (Angelini et al., 2007; Manica et al., 2014) и вирус Зика, однако роль отдельных видов комаров в трансмиссивной передаче вирусов в природе различна (Becker et al., 2010; Boyeret et al., 2020). Она определяется длительностью и успехом предшествующей коэволюции вирусов и их переносчиков (Pischedda et al., 2019; Rasic et al., 2015).

1.2. Характеристики отдельных видов комаров

1.2.1. *Aedes aegypti* Linnaeus, 1762

Aedes aegypti Linnaeus, 1762 – желто-лихорадочный комар. Первоначальный ареал – тропическая Африка. В настоящее время *Ae. aegypti* существует в трех политипических формах: городская, исходная и промежуточная форма. Исходная форма – *Ae. aegypti formosus*, обитает только в лесах Африки к югу от Сахары, вдали от поселений людей, и использует в качестве мест для откладки яиц дупла деревьев (Fontenille et al., 1997). Городская форма (домашняя форма) – *Ae. aegypti aegypti*, обитает в урбанизированной среде обитания, часто во дворах или внутри домов, откладывает яйца в широкий спектр искусственных емкостей, таких как вазы, емкости для воды и шины (Jansen, 2010). Эту форму рассматривают как синантропную (Robinson, 1996). Промежуточная форма обитает в агроландшафтах, таких как кокосовые рощи и фермы (Tabachnick et al., 1978). Городская форма бледнее исходной и имеет белые чешуйки на первом брюшном тергите. Городская и промежуточная формы *Aedes aegypti* предпочитают питаться на млекопитающих (Turell et al., 2005). Было показано, что они преимущественно нападают на людей, даже при наличии альтернативных прокормителей (Saifur et al., 2012). Самки питаются несколько раз в течение одного гонотрофического цикла (Jansen, 2010; Weaver, 2010; Scott, 2012), что увеличивает их роль в передаче заболеваний. Было показано, что комары городской и промежуточной формы могут использовать для откладки яиц не только открытые, но и крытые и даже подземные резервуары с водой, такие как септики (Barrera, 2008). Предполагается, что все три формы *Ae. aegypti* изначально образовались в нативном ареале в Западной Африке, а уже потом распространились по миру (Weaver, 2010). Изменение поведения комаров в сторону синантропизации обеспечило защиту от неблагоприятных условий окружающей среды (поскольку комары стали отдыхать на днёвках в помещениях) и увеличило количество мест, подходящих для яйцекладки (Jansen, 2010).

Ae. aegypti – самый легко морфологически идентифицируемый представитель подрода *Stegomyia*. Имаго этого вида имеют характерный рисунок на среднеспинке, напоминающий лиру. На тёмно-коричневом фоне белые чешуйки образуют две широкие изогнутые полосы и две узкие полосы между ними. Передние и средние лапки чёрные, с белыми кольцами при основании первых двух члеников. Ширина колец изменчива. Последний членик задних лапок полностью белый. Самцы *Ae. aegypti* существенно отличаются от представителей других видов подрода строением гипопигия. Коксит гипопигия короткий, утолщённый. Бородавка коксита густо усажена короткими щетинистыми волосками. Стили к вершине сильно сужены, имеют короткие придатки. Задний край IX тергита с глубокой вырезкой (Гуцевич и др., 1970). На личиночных стадиях *Ae. aegypti* можно отличить от других видов комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia* по форме гребневых чешуек щётки на восьмом сегменте брюшка и форме зубцов гребня на сифоне. У личинок *Ae. aegypti* гребневые зубцы с притупленными боковыми зубчиками или одним зубчиком, а чешуйки щётки имеют хорошо развитые зубчики с обеих сторон (Cheong, 1986; WHO, 1995).

В настоящее время *Ae. aegypti* широко распространен в тропических и субтропических зонах обоих полушарий. Помимо Африки, комары обнаружены на юге Европы, юге Адриатического побережья, в Азии, в южных приморских городах Китая, на юге Японии, в Южной и Центральной Америке, в США почти до 48⁰ с.ш. Впервые *Ae. aegypti* появился в Европе ещё в конце 18-го века. Считается, что причиной изначальной инвазии *Ae. aegypti*, в том числе в Европу и Америку, стал завоз комаров на парусных судах из Африки (Reiter, 2010; Weaver, 2010; Eritja et al., 2005). Стремительному распространению способствовала торговля автомобильными крышками и пассивный перенос с автомобильным транспортом (Eritja, 2005). *Ae. aegypti* имеет постоянные популяции в Грузии и северо-восточной Турции (Akiner et al., 2016). В настоящее время это один из самых распространенных видов комаров во всем мире.

Ae. aegypti имеет ограниченную способность к расселению во взрослом состоянии (Jansen, 2010), а дальность полета оценивается всего в 200 м (Turell et al., 2005). После приема полной порции крови самки *Ae. aegypti* откладывают в среднем от 100 до 200 яиц за партию, количество яиц зависит от размера порции крови. Самки могут проходить до пяти гонотрофических циклов в течение жизни (Nelson, 1986). Яйца откладывают поштучно, а не группами. Кладки могут быть разделены на несколько порций с интервалом в несколько часов, или даже дней, в зависимости от наличия подходящего субстрата (Clements, 1999). Чаще всего яйца располагаются на разном расстоянии над линией воды (Foster and Walker, 2002). В теплом климате яйца *Ae. aegypti* могут развиваться за два дня, в то время как в более холодном

умеренном климате развитие может занять до недели (Foster and Walker 2002). Яйца не выдерживают длительного воздействия низких температур и при промораживании погибают. Личинки *Ae. aegypti* предпочитают чистую воду, но переносят и умеренное загрязнение. Длительность прохождения преимагинальных стадий при температуре воды 27-30 °С – 10 суток. Если температура прохладная, ниже 20 °С, развитие может останавливаться на нескольких месяцах (Foster and Walker 2002). Самки в течение дня питаются кровью и остаются в помещениях на дневках в затененных местах. Характерным является то, что самки *Ae. aegypti* на дневках, в основном, концентрируются не на стенах (потолке), а на занавесках, висящей одежде и др. предметах (Ганушкина, 2012). *Ae. aegypti*, в отличие от *Ae. albopictus*, не способен переходить в зимнюю диапаузу в виде яиц, поэтому температура является главным фактором, ограничивающим его распространение (De Majo et al., 2013). Также было показано, что межвидовая конкуренция может влиять на распределение и численность *Ae. aegypti*. На юго-востоке США было показано уменьшение распространения *Ae. aegypti*, связанное с вторжением *Ae. albopictus* (Jansen, 2010; Shragai et al., 2019), но есть случаи где происходило обратное замещение (Chan, 1971), и где оба вида обитают совместно (Kamgang et al., 2013; Womack, 1993; Juliano et al., 2004). Считается, что исход конкуренции во многом зависит от температурного фактора. На территориях с высокими температурами большую выживаемость показывает *Ae. aegypti* (Farjana et al., 2012), а на территориях, где случаются перепады температур, – *Ae. albopictus* (Chang et al., 2007). В экваториальном климате *Ae. aegypti* доминирует в начале влажного сезона, а *Ae. albopictus* - в конце влажного сезона (Kamgang et al., 2013).

Ae. aegypti является основным переносчиком вируса Чикунгунья (De Lamballerie et al., 2008). Он был вовлечен практически во все эпидемии Чикунгуньи в Африке, Индии и других странах Юго-Восточной Азии (Mavale et al., 2010; Vega-Rua et al., 2015). В 2010-12 годах *Ae. aegypti* стал причиной вспышки вируса Чикунгуньи в Йемене (Zayed et al., 2012), был вовлечен в 2012-14 гг. в крупные вспышки Чикунгуньи в Тихом океане и Карибском бассейне (Van Bortel et al., 2014; Dupont-Rouzeyrol et al., 2012; Roth et al., 2014). *Ae. aegypti* является основным переносчиком Денге (Ramchurn et al., 2009; Thu et al., 1998). Все четыре серотипа Денге были выделены из собранных в полевых условиях у *Ae. aegypti* (Gratz, 2004; Failloux et al., 2002). Этот вид стал причиной крупных эпидемий лихорадки Денге в Америке и Юго-Восточной Азии и Европе (Schaffner, 2014; Sousa et al., 2012). *Ae. aegypti* способен передавать вирус Западного Нила, вирус Зика и Желтой лихорадки (Turell et al., 2005). Эпидемиологическая роль особей из разных популяций может существенно различаться (Whitfield et al., 2017; Weetman et al., 2018).

В 1911 г. *Ae. aegypti* был обнаружен Е. И. Марциновским в Батуми, а в последующем на Черноморском побережье Кавказа и распространился вплоть до Туапсе (430 с.ш.) (Дмитриев,

1929; Каландадзе, 1948; Линдроп, 1929; Линдроп, 1926). Вид регистрировали в ряде городов Грузии и Азербайджана (Марциновский, 1929; Рухадзе, 1929). В результате масштабных истребительных мероприятий, которые были проведены в 20-30ые годы XX столетия, комары *Ae. aegypti* на Черноморском побережье Кавказа были уничтожены. Повторное обнаружение *Ae. aegypti* на Черноморском побережье Кавказа (Большой Сочи) было зафиксировано в 2001 г. (Рябова и др., 2005). В последующие десять лет вид активно расселялся по побережью в зоне влажного субтропического климата вплоть до посёлка Агой (Ганушкина и др., 2013). В 2013 г. было отмечено резкое снижение численности *Ae. aegypti* и сокращение мест его обитания (Федорова и др., 2018). Согласно литературным данным, последний раз вид был зарегистрирован в России в 2016 г. в городе Сочи и на ЮБК (Попова и др., 2017; Ganushkina et al., 2016). Среди причин исчезновения в России *Ae. aegypti* указывают конкуренцию личинок этого вида с личинками *Ae. albopictus* за пищевые ресурсы, межвидовые спаривания с *Ae. albopictus*, которые приводят к стерильности самок *Ae. aegypti*, а также низкие температуры, наблюдаемые в регионе (Фёдорова и др., 2018).

Ae. aegypti стал первым комаром, для которого была построена полная генетическая карта. Размер генома составил приблизительно 1376 миллионов пар оснований, при этом почти 50% генома составили мобильные элементы (Nene et al., 2008). Геном был аннотирован на основе комплексного транскриптомного анализа экспрессии генов взрослых особей (Matthews et al., 2016). Была создана физическая карта, основанная на микродиссекции хромосом и гибридизации *in situ* на политенных хромосомах (Matthews et al., 2018). Проведён ряд популяционных исследований (Salgueiro et al., 2019; Mousson et al., 2005; Naim et al., 2020).

1.2.2. *Aedes albopictus* Skuse, 1895

Aedes albopictus Skuse, 1895 – азиатский тигровый комар. Первоначально *Ae. albopictus* обитал в странах Юго-Восточной Азии и на островах Океании в условиях муссонного климата с ярко выраженными сухими сезонами и жарким влажным летом (Mogi et al., 2015). При обнаружении этот вид был описан как лесной зоофильный, однако в настоящее время *Ae. albopictus* обитает на урбанизированных территориях и в их окрестностях и активно нападает на человека. В литературе для разных популяций *Ae. albopictus* указывается разная степень синантропизации. Длительное время считалось, что этот вид больше тяготеет к сельской местности, нежели к крупным городам (O'Meara et al., 1995), однако в настоящий момент *Ae. albopictus* широко освоил городские территории (Wilson-Bahun et al., 2020; Yang et al., 2018). В отличие от *Ae. aegypti*, формы или подвиды *Ae. albopictus* не выделяют.

Сохранились ли до настоящего времени популяции *Ae. albopictus*, не подвергшиеся синантропизации – не известно.

Имаго *Ae. albopictus* имеют тёмноокрашенную (от тёмно-коричневого до чёрного) среднеспинку с рисунком в виде белой продольной полосы, сужающейся к задней части, где намечены ещё две короткие белые полосочки. Между основанием крыла и началом среднеспинки у имаго имеется бело-серебристое пятно, образованное прямыми чешуйками. Именно это пятнышко дало основу видовому эпитету *albopictus*. Передняя и средняя пары лапок с узкими белыми колечками при основании первых двух члеников. На задних лапках первые четыре членика с более широкими белыми участками. Последний членик задних лапок целиком белый. Гипопигий самцов, в отличие от *Ae. aegypti*, типичен по габитусу для видов подрода *Stegomyia*. Коксит длинный, придаток стилия расположен немного отступя от его вершины. Задний край IX тергита гладкий, с выступом посередине (Гуцевич и др., 1970). Внешний вид самки *Ae. albopictus* представлен на рисунке 1.



Рисунок 1 – Самка *Ae. albopictus* в процессе нападения на человека (фото автора)

На личиночных стадиях *Ae. albopictus* можно отличить от других видов комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia* по форме гребневых чешуек щётки на восьмом сегменте брюшка и форме

зубцов гребня на сифоне. У личинок *Ae. albopictus* гребневые зубцы имеют хорошо развитые заострённые боковые зубчики, а чешуйки щётки зубчиков почти не имеют (Cheong, 1986; WHO, 1995; Rhee, 2003). Внешний вид личинок *Ae. albopictus* представлен на рисунке 2.



Рисунок 2 – Личинки *Ae. albopictus* IV возраста (фото автора)

Ae. albopictus является ярким примером инвазивного вида. В период 1940-2020 гг. *Ae. albopictus* был занесен различными путями в 86 новых стран, расселившись на все континенты, за исключением Антарктиды (Kraemer et al., 2019). Расселение происходило главным образом в течение последних трех десятилетий (Paupy et al., 2009; Kamgang et al., 2018; Petric et al., 2001; Usmani-Brown et al., 2009). Были выявлены два основных пути распространения: в глобальном и континентальном пространственном масштабе – за счёт морского транспорта, причем особое значение имели суда, перевозившие использованные шины в 1980-х и 1990-х годах, и в континентальном и национальном пространственном масштабе – за счёт пассивной транспортировки в наземных транспортных средствах (Swan et al., 2022; Маркович, 1997; Kutateladze et al., 2016). Так была доказана пассивная транспортировка яиц *Ae. albopictus* в использованных автомобильных покрышках и в бамбуке, экспортируемых в Бельгию, Нидерланды и Калифорнию (Madon et al., 2002; Scholte et al., 2008; Demeulemeester et al., 2014). Дальность полета (и, следовательно, рассеивания на крыльях)

Ae. albopictus ограничена ~200 м, поэтому расширение ареала, наблюдаемое во многих странах после инвазии данного вида, вызвано также пассивным транспортом (Turell et al., 2005; Knudsen, 1995). Успех расселения *Ae. albopictus* связан с рядом факторов, включая: экологическую пластичность вида и его высокие конкурентные способности, антропогенную глобализацию – рост торговли и путешествий (Reiter, 2001; Schaffner et al., 2015), отсутствие наблюдения и эффективного контроля (Paupy et al., 2009). Инвазии *Ae. albopictus* способствовал также высокий уровень генетической изменчивости вида, который обеспечил появление в процессе инвазии способности комаров впадать в фотопериодическую диапаузу на стадии яйца в условиях умеренного климата (Armbruster, 2016; Benedict et al., 2007), изменения климата (Forman et al., 2008; Li et al., 2014). Большинство исследователей предполагает дальнейшее расширение ареала *Ae. albopictus* на север (Rochlin et al., 2016; Roiz et al., 2011).

Ae. albopictus способен размножаться в естественных и искусственных местах обитания (Gatt et al., 2009). Естественные места обитания состоят из фитотельм (водоемов, удерживаемых наземными растениями, например, лунок деревьев) и скальных бассейнов (Delatte et al., 2008). Считается, что они не размножаются в солоноватой или соленой воде (Buhagiar, 2009). Указывается, что *Ae. albopictus* предпочитает откладывать яйца в ёмкости с водой с высоким содержанием органических веществ. Преимагинальное развитие занимает от трех до восьми недель, в зависимости от температур, при которых оно проходит (Bonizzoni et al., 2013). Имаго *Ae. albopictus* могут сильно отличаться по размеру, достигая от 2 до 10 мм. Размер зависит от объёма питания особи на личиночной стадии, а также от пола. Самцы, как правило, на 20 % меньше самок. В регионах с тёплым постоянным климатом *Ae. albopictus* активен весь год. Это мультивольтинный вид, способный давать 5-17 поколений в год (Gatt et al., 2009). В регионах с умеренным климатом популяции могут зимовать в диапаузе на стадии яйца. Производство диапаузирующих яиц происходит при продолжительности светового дня менее 13-14 часов, однако в некоторых местах этот порог наступает при 11-12 часах (Medlock et al., 2006). Ранее, на основе экспериментов в климатических камерах и данных географического распределения комаров, предполагалось, что основными лимитирующими параметрами зимовки для *Ae. albopictus* являются средняя зимняя температура ниже 0°C (с учётом диапаузы) и годовое количество осадков менее 450 мм (Knudsen et al., 1996; Ding et al., 2018; Pachauri et al., 2015). Однако имеются данные об адаптации комаров к более низким средним зимним температурам (Caminade et al., 2012). Так, было показано, что яйца европейского *Ae. albopictus*, находящиеся в диапаузе, способны пережить похолодание до -10°C, в то время как яйца тропического *Ae. albopictus* могут пережить только -2°C (Thomas et al., 2012; Lee et al., 2013). Эксперименты показали, что яйца всех штаммов были способны переносить постоянные температуры до -5 °C

в течение 30 дней, в то время как постоянные температуры до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ тропический штамм переносил в течение 2 дней, а субтропический и умеренный штаммы - в течение 10 и 20 дней, соответственно (Tippelt et al., 2019, Tippelt et al., 2020). Отдельные популяции *Aedes albopictus*, например, в Италии, демонстрируют признаки холодной акклиматизации во взрослом состоянии и остаются активными в течение всей зимы (Romì et al., 2006).

Ae. albopictus питается на разных прокормителях, таких как млекопитающие, птицы, амфибии и рептилии (Tuten et al., 2012; Farajì et al., 2014). Это обеспечивает большую популяционную устойчивость за счет широкой экологической ниши и создаёт потенциальную возможность распространения через *Ae. albopictus* новых зоонозных инфекций в популяциях человека (Ortega-Lopez et al., 2020). Тем не менее, лабораторные исследования показали, что комары этого вида предпочитают питаться кровью человека (Paury et al., 2009). Исследование, проведенное в Италии, выявило предпочтение млекопитающих по сравнению с птицами и показало, что человеческая кровь чаще встречается у комаров в городских районах, чем в сельской местности, что позволяет предположить, что наличие и численность хозяев оказывает непосредственное влияние на питательную активность *Ae. albopictus* (Valerio et al., 2010; Gossner et al., 2018). Взрослые самки кусают агрессивно, обычно днем, нападая вне помещений. Однако есть сообщения о том, что *Ae. albopictus* становится частично эндофильным (Genchi et al., 2009; Drago et al., 2003). Во время исследования в Риме самки нападали в основном в помещениях, где впоследствии оставались после приема крови (Valerio et al., 2010). В исследовании на острове Пенанг в Малайзии сообщалось о самках *Ae. albopictus*, нападающих в помещениях и откладывающих яйца там же в помещении в цветочные контейнеры и банки с водой. Наблюдения за комарами в этом исследовании велись несколько месяцев, в течении которых комары успешно проходили цикл своего развития, не покидая помещений (Dieng et al., 2010).

Комары *Ae. albopictus* способны передавать вирус Чикунгуньи (Moutailler et al., 2009). Некоторые эксперты полагают, что трансвариальной передачи достаточно для поддержания вируса в популяции комаров, но другие с этим не согласны (Scholte et al., 2007). Адаптация вируса к этому новому переносчику (в дополнение к его основному переносчику *Ae. aegypti*) привела к случаям местной трансмиссивной передаче вируса. Случаи автохтонной лихорадки Чикунгунья с её передачей через *Ae. albopictus* произошли на юго-востоке Франции в 2010 и 2014 годах (Grandadam et al., 2011; Delisle et al., 2015) и в Италии в 2006-2007 годах (Paury et al., 2009). Известно, что этот комар также способен передавать все четыре серотипа вируса Денге (Knudsen, 1986; Effler et al., 2005; Ramchurn et al., 2009; Gratz, 2004). Он был ответственным за вспышки Денге на Гавайях (Effler et al., 2005), острове Реюньон и Маврикии (Ramchurn et al.,

2009; Pierre et al., 2005), в Китае, Японии и на Сейшельских островах (Gratz, 2004). Вирус Денге передается при половом контакте между особями комаров и трансовариально, поэтому появление взрослых особей из зараженных яиц может привести к дальнейшему распространению заболевания (Buhagiar, 2009; Gratz, 2004). Автохтонные случаи Денге были зарегистрированы во Франции в 2010, 2013, 2014 и 2015 годах (La Ruche et al., 2010; Marchand et al., 2013; Succo et al., 2015); в Хорватии (Gjenero-Margan et al., 2011). *Ae. albopictus* играет существенную роль в передаче диروفиларий в Азии, Северной Америке и Европе (Paupy et al., 2009). Дирофилярии (нематоды *Dirofilaria immitis* Leidy, 1856 и *Dirofilaria repens* Railliet & Henry, 1911) – паразиты, передающиеся в основном между собаками (или другими представителями семейства псовых, которые выступают в качестве резервуарных хозяев) и комарами, но также могут поражать человека. Последние данные свидетельствуют о передаче паразитов итальянскими популяциями *Ae. albopictus* (Cancrini et al., 2003; Giangaspero et al., 2013). С этим связывают увеличение распространенности диروفилариоза у людей в Италии (Pampiglione et al., 2001). *Ae. albopictus* считается потенциальным переносчиком вируса Зика (Wong et al., 2013), однако он обладает более низкой векторной компетентностью по сравнению с *Ae. aegypti* (Chouin-Carneiro et al., 2016; Di Luca et al., 2016; Jupille et al., 2016). В природе была зафиксирована передача комарами *Ae. albopictus* целого ряда других арбовирусов, включая вирус Желтой лихорадки, вирус лихорадки долины Рифт, вирус Японского энцефалита (Paupy et al., 2009), вирус Западного Нила (Roiz et al., 2010; Holick et al., 2002; Sardelis et al., 2002) и вирус Синдбис. Вирус Усуту был выделен из *Ae. albopictus* в Италии, но неизвестно, может ли этот комар передавать данный патоген (Calzolari et al., 2010). Экспериментально было показано, что *Ae. albopictus* может передавать вирус Потоси, вирус долины Кэш, вирус Ла-Кросс (Gerhardt et al., 2001; Grimstad et al., 1989), вирус Восточного энцефалита лошадей (Mitchell et al., 1992; Turell et al., 1994), вирус Маяро, вирус реки Росс, вирус Западного энцефалита лошадей, вирус Венесуэльского энцефалита лошадей (Beaman, Turell, 1991; Turell et al., 1992), вирус Оропуш, вирус Каньона Джеймстаун, вирус Сан-Анджело и вирус Тривиттатус (Medlock et al., 2015; Schaffner et al., 2013).

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

Несмотря на проводимые в регионе мероприятия, направленные на профилактику появления вирусных лихорадок (Онищенко и др., 2010), плотность популяций *Ae. albopictus* остаётся высокой. На 2019 год граница ареала *Ae. albopictus* проходила через ст. Юровка – Славянск-на Кубани – Тимашевск – Кореновск – ст. Восточная (Сычёва и др., 2020). При плановом энтомологическом мониторинге в 2019 г. *Ae. albopictus* впервые был обнаружен в Республике Крым на территории города Ялта (Коваленко и др., 2020). По результатам мониторинга 2020 и 2021 годов наличие *Ae. albopictus* в Крыму подтвердилось, из чего можно заключить о существовании на полуострове устойчивой воспроизводящейся популяции (Коваленко и др., 2021).

В 2015 году исследователями из Китая была получена полная последовательность генома *Ae. albopictus* для штамма Foshan – лабораторной колонии, полученной от диких комаров из юго-восточного Китая, региона в пределах исторического ареала происхождения вида. Геном составил 1 967 Мб, став самым большим геномом комара среди известных. Его размер обусловлен главным образом обилием повторяющихся классов ДНК и увеличением числа членов семейств генов, вовлеченных в механизмы устойчивости к инсектицидам, диапаузу, определение пола, иммунитет и обоняние. В геноме *Ae. albopictus* были обнаружены части интегрированных флавивирусоподобных геномов, которые подтверждают общую эволюционную историю ассоциации этих вирусов с комарами-переносчиками (Marconcini et al., 2014; Мссоу, 2008). Большой геном может способствовать адаптивности и инвазивному успеху *Ae. albopictus* (Chen et al., 2015). В том же году исследователями из Италии была получена геномная последовательность итальянских образцов азиатского тигрового комара (Dritsou et al., 2015). В последующие годы появился ряд работ по выявлению транскриптов отдельных генов *Ae. albopictus*, в частности, транскриптов-кандидатов для подготовки к диапаузе (Poelchau et al., 2011; Woyle et al., 2021). В 2021 году была построена физическая карта для этого вида с 75% привязанного генома к хромосомам (Palatini et al., 2021).

В настоящий момент по всему миру накоплено много информации о популяционной структуре *Ae. albopictus*, из которой можно заключить, что портрет "типичной" популяции *Ae. albopictus* представляет собой сеть субпопуляций, каждая из которых имеет высокий уровень инбридинга. Наиболее поразительными результатами являются, во-первых, отсутствие генетической структуры в зависимости от географии и наличие доминирующих во всем мире гаплотипов, что свидетельствует о недавнем расширении ареала инвазивной популяции *Ae. albopictus*. Во-вторых, – высокая локальная изменчивость, наблюдающаяся независимо от того, являются ли популяции местными или инвазивными. Во многих исследованиях было показано, что величина дисперсии "между особями в популяции" у *Ae. albopictus* высока по

сравнению с межпопуляционной дисперсией и составляет более половины общей генетической вариации, независимо от используемого маркера (аллозимы, мтДНК, микросателлиты, RAPD, ITS2). Первые исследования, направленные на изучение генетической структуры природных популяций, объясняли это «эффектом основателя» и высоким генетическим дрейфом, сопровождающим создание местных популяций, что предполагает, что популяции были основаны небольшим количеством взрослых особей и имели низкую скорость расселения, ограничивающую поток генов (Kambhampati et al., 1991; Birungi, Munstermann, 2002). В поддержку этой гипотезы свидетельствуют данные для аллозимов, указывающие на значительное отклонение от равновесия Харди-Вайнберга для нескольких локусов и популяций в сторону дефицита гетерозигот (Kambhampati et al., 1991; Urbanelli et al., 2000; Paupy et al., 2001; Vazeille et al., 2001; de Oliveira, 2003). Была показана роль симбонтов (Park et al., 2016). При использовании микросателлитов было показано, что FIS является положительным и колеблется от 0,1 до 0,2, поддерживая высокий уровень инбридинга (Delatte et al., 2013; Manni et al., 2015; Minard et al., 2015; Minard et al., 2017). Влияние «эффекта основателя», и, как его следствие, снижение генетического разнообразия на структуру инвазивных популяций может быть скомпенсировано несколькими факторами, такими как численность плацдармной популяции и частота инвазий в данном регионе (Handley et al., 2011; Vock et al., 2015; Fu, 1997). В отношении *Ae. albopictus* нет доказательств того, что процесс инвазии сопровождался снижением генетической изменчивости, напротив, есть признаки повторных и, возможно, массовых инвазий. Кроме того, инвазия *Ae. albopictus* характеризуется отсутствием естественного прогрессивного волнового фронта (который мог бы сопровождаться "серфингом" аллелей на краю инвазионного ареала), но хорошо объясняется опосредованным человеком распространением через транспортную инфраструктуру (Medlock et al., 2012; Roche et al., 2015). При этом, исследования комаров нативного ареала *Ae. albopictus*, включая Японию, показали, что популяции предполагаемого нативный ареала демонстрирует высокое генетическое разнообразие с незначительной генетической дистанцией или ее отсутствием. Изоляции по расстоянию не наблюдается (Porretta et al., 2012; Zhong et al., 2013). Авторы предполагают, что в основе нынешней генетической структуры комаров из нативных территорий может лежать прогрессивное расширение ареала путём формирования генетически различных, но связанных между собой популяций. Отсутствие изоляции по расстоянию, по-видимому, объясняется сочетанием низких возможностей естественного расселения и высокого уровня антропогенного распространения (Medley et al., 2015; Maynard et al., 2017). Быстрому распространению на короткие и средние расстояния также способствует человек посредством автотранспорта (Fischer et al., 2014). Успеху глобального расселения послужили независимые

трансконтинентальные интродукции *Ae. albopictus* за счет смешения неродственных геномов (Manni et al., 2017; Wei et al., 2019; Lucati et al., 2022; Pichler et al., 2019; Lee et al., 2020; Sherpa et al., 2019; Zitko et al., 2011). Ещё одной интересной особенностью стало то, что большинство популяций из тропических и субтропических регионов более генетически связаны друг с другом, чем популяции из умеренных регионов. Аналогично, большинство популяций из регионов с умеренным климатом более генетически связаны друг с другом, чем популяции из тропических и субтропических регионов. Такое расслоение может говорить о наметившейся тенденции разделения *Ae. albopictus* с различными фотопериодическими адаптациями (Motoki et al., 2019; Goubert et al., 2016). В работе С. Шерпа с соавторами (Sherpa et al., 2019) в геномах *Ae. albopictus* были выявлены значительно дифференцированные SNP, среди которых несколько расположены в генах-кандидатах на холодовую адаптацию или на расстоянии 20 кб от них. Эти гены связаны с клеточными и метаболическими процессами, и было показано, что некоторые из них дифференциально экспрессируются в условиях диапаузы.

На территории России изменчивость *Ae. albopictus* изучалась, основываясь на анализе ДНК митохондриального гена цитохром с оксидазы I у 95 особей из 18 различных населённых пунктов Краснодарского края (Фёдорова и др., 2019). Исследователи выявили 6 гаплотипов, включая 4 ранее известных и два новых гаплотипа. Филогенетический анализ выявил два отдельных кластера, из чего был сделан вывод о существовании в регионе двух популяций различного происхождения (Фёдорова и др., 2019). В 2021 году популяционный анализ комаров из разных локаций показал, что поток генов между группами был сильно ограничен. Предполагается, что при формировании данных групп была высока роль генетического дрейфа. Также исследователи обнаружили геномные регионы с селективной зачисткой, которые недавно подверглись влиянию отбора. Гены, расположенные в этих регионах, участвуют в нейронной защите, сохранении липидов и формировании кутикулы во время диапаузы. В предыдущих транскриптомных и протеомных исследованиях было показано, что эти процессы важны для холодовой адаптации (Kononov et al., 2021).

1.2.3. *Aedes cretinus* Edwards, 1921

Aedes cretinus Edwards, 1921 – средиземноморский тигровый комар. Это вид с небольшим ареалом, ограниченным Средиземноморьем. Он имеет низкую численность и остаётся слабо изученным.

Имаго *Ae. cretinus* отличаются от других представителей подрода *Stegomyia* рисунком на тёмноокрашенной (от тёмно-коричневого до чёрного цвета) среднеспинке в виде белой

продольной полосы, сужающейся к задней части, и двумя небольшими округлыми пятнами по бокам. Лапки с белыми кольцами при основании первых трёх члеников. На передней и средней парах лапок кольца узкие, на последней паре – широкие. Два последних членика задних лапок белые, иногда у вершины затемнённые. Гипопигий самцов имеет удлинённый коксит. Бородавка коксита вытянута в продольном направлении и густо усажена волосками. Стили сужены в центральной части, с придатком, находящемся немного отступя от вершины стилия. Личинки описаны недостаточно. Личинки сходны с личинками *Ae. aegypti*. Отличаются от последнего более тонкими усиками с тонким простым волоском и гребнем из 11 зубцов, более узких, чем у *Ae. aegypti*, с более мелкими зубчиками у основания. Жабры не превышают 2/3 длины дыхательной трубки, с хорошо развитым плавником (плавник *Ae. cretinus* превышает таковой у *Ae. aegypti*) (Гуцевич и др., 1970).

Ae. cretinus был зарегистрирован на Кипре (Martinou et al., 2016), острове Крит и в нескольких местах на материковой Греции (Edwards, 1921; Samanidou, 1998; Giatropoulos et al., 2012), в Грузии и в Турции (Lane, 1982; Alten et al., 2000). Он также был обнаружен в Абхазии в 1931 и 1939 годах и в России в 1931 году, в г. Сочи (Гуцевич и др., 1970), однако в последние годы сведения о его нахождении в регионе отсутствуют.

О биологии *Ae. cretinus* известно мало. Имеющиеся данные часто неоднозначны. *Ae. cretinus* описывают и как лесной вид (Schaffner, 2003), и как вид, приуроченный к сельской местности (Samanidou, 1998; Napp et al., 2018), и как вид, обитающий в городе (Martinou et al., 2016). Предпочтения самок при откладке яиц также остаются неуточнёнными. Личинок *Ae. cretinus* находили в дуплах деревьев, в ёмкостях антропогенного происхождения (использованных автомобильных покрышках, контейнерах с водой), и, что нетипично для комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia*, в небольших наземных тенистых водоемах с густой растительностью (Samanidou, 1998). *Ae. cretinus* активно нападает на человека в течении светлого времени суток (Darsie, 1999, Samanidou, 1998; Alten et al., 2000). Есть сообщение о нападении самок *Ae. cretinus* внутри помещения на о. Кипр (Martinou et al., 2016). Исследования в Турции показали сезонную динамику *Ae. cretinus* (Alten et al., 2000). В данной работе на лесной территории *Ae. cretinus* обнаруживался весь период наблюдений: с мая по декабрь, а на урбанизированной территории – только с мая по июль. Максимум встречаемости имаго пришёлся на июнь (Alten et al., 2000). Установлено, что *Ae. cretinus* способен скрещиваться с *Ae. albopictus*, причём активное спаривание наблюдается только между самками *Ae. cretinus* и самцами *Ae. albopictus* (Giatropoulos et al., 2015).

Потенциал *Ae. cretinus* как переносчика арбовирусов неизвестен (Schaffner 2014; Napp et al., 2018). Однако предполагается, что *Ae. cretinus*, как и все входящие в подрод *Stegomyia* виды, может выступать потенциальным переносчиком арбовирусов (Srisawat, 2016).

1.2.4. *Aedes galloisi* Yamada, 1921

Aedes galloisi Yamada, 1921 до недавнего времени считался самым северным видом комаров подрода *Stegomyia*, позже этот статус был пересмотрен в пользу *Aedes sibiricus* Danilov et Filippova, 1978.

Имаго *Ae. galloisi*, также как *Ae. albopictus* и *Ae. cretinus*, имеют тёмноокрашенную среднеспинку с рисунком в виде белой продольной полосы, но, в отличие от вышеописанных видов, по бокам от центральной полосы у *Ae. galloisi* идут две слабо отчётливые, изогнутые в передней половине среднеспинки, полосы. Чешуи светлых полос в задней части имеют желтоватый оттенок. Все лапки с узкими белыми колечками у первого и второго члеников. Последующие членики передних и средних лапок тёмные. На задних лапках третьи членики белые в основной половине, четвёртые и пятые членики белые с затемнённой вершиной. Гипопигий самцов имеет типичное строение для представителей подрода. Коксит длинный, придаток стилия расположен немного отступя от его вершины. Бородавка коксита вытянута в поперечном направлении и густо усажена волосками по наружному краю. Задний край IX тергита в виде пологой дуги, обращённой выпуклостью назад. Иногда посередине заднего края IX тергита развит треугольный выступ. Личинки имеют хорошо развитые звёзчато ветвящиеся волоски на теле. Лобные волоски развиты слабо, средние впереди внутренних, сдвинуты к переднему краю. Усик короткий, около трети длины головы. Щётка из 8-12 чешуек, с хорошо развитым острым главным шипом и короткими тонкими щетинками по бокам его основания. Гребень состоит из маленьких тонких шиповидных зубцов с расширенным основанием, несущих 1-3 базальных зубчика (Гуцевич и др., 1970; Kim et al., 2017).

Распространен в пределах Китайско-Гималайской подобласти, в Японии, Китае (Kang et al., 2020), Кореи и России (Данилов, Филипова, 1978). Имеется сомнительное упоминание вида в Нигерии (Isa et al., 2021).

Выплаживается *Ae. galloisi* в дуплах различных деревьев, а также в пнях и ёмкостях с водой антропогенного происхождения. Самки – активные кровососы, нападающие как днем, так и вечером, обычно вблизи мест вы플ода. Было показано, что *Ae. galloisi*, в сравнении с другими видами подрода, наиболее чувствителен к низкой влажности, но, в отличие от *Ae. flavopictus*,

активно реагирует на изменение температуры окружающей среды. Известно замедление вылупления яиц *Ae. galloisi* в ответ на понижение температуры (Kamimura, 1968; Mogi, 2011).

Было показано, что *Ae. galloisi* способен быть переносчиком флавовирусов (Isa et al., 2021), в том числе вирусов Зикка (Uchida et al., 2021) и Денге (Hoshino et al., 2012; Lee et al., 2016).

На территории Российской Федерации *Ae. galloisi* известен для Южного Сахалина. Случаи обнаружения вида в Казахстане (Тупицын, Дубицкий, 1972), в окрестностях Красноярска (Шипицина и др., 1959), в Приморском и Хабаровском крае (Алекторов, 1931) и на территории Центральной Сибири (Беззубова, 1961; Киселева, 1936; Пестрякова и др., 1968; Пестрякова и др., 1975; Попов В.М. 1950; Табухин И.А. 1945) впоследствии были признаны ошибочным принятием *Ae. sibiricus* за *Ae. galloisi* (Данилов, Филипова, 1978).

1.2.5. *Aedes sibiricus* Danilov et Filippova, 1978

Aedes sibiricus Danilov et Filippova, 1978 на данный момент является самым северным и самым малоизученным представителем подрода *Stegomyia*.

По морфологическим признакам *Ae. sibiricus* очень похож на *Ae. galloisi*. Внешним отличительным признаком этих видов является окраска члеников задних лапок: у *Ae. galloisi* V членики полностью белые или чёрные с белой вершиной, у *Ae. sibiricus* – полностью чёрные. III членики задних и II членики средних лапок у *Ae. galloisi* сверху тёмные, у *Ae. sibiricus* – сверху светлые. Самцы этих видов отличаются строением гениталий: у *Ae. galloisi* толстые и тонкие волоски на дистальной поверхности бородавки коксита перемешаны между собой, а у *Ae. sibiricus* толстые волоски сгруппированы на её внутренней, а тонкие – на внешней половине. Причём последние могут создавать впечатление пучка волосков, отходящих от внутреннего края коксита. Личинки в паре видов *Ae. sibiricus* и *Ae. galloisi* отличаются длиной бокового волоска седла. У *Ae. galloisi* все ветви бокового волоска короче или равны по длине седлу. У *Ae. sibiricus* боковой волосок седла из 2 (реже 3) неравных ветвей; более длинная нижняя ветвь в 1.4—2.4 раза длиннее седла, верхняя ветвь изредка равна длине седла, но обычно превышает ее примерно в 2 раза (Данилов, Филипова, 1978).

В литературе, начиная с 50-х годов, возникали сообщения о нахождении *Ae. galloisi* в Западной Сибири, Казахстане, Алтае, и других северных регионах СССР, не характерных для обитания данного вида (Тупицын, Дубицкий, 1972; Шипицина и др., 1959; Беззубова, 1961; Киселева, 1936; Пестрякова и др., 1968; Пестрякова и др., 1975; Попов, 1950; Табухин, 1945). В этих описаниях упоминалось о нетипичной для *Ae. galloisi* окраске лапок. В 1978 году вышла публикация, в которой авторами были пересмотрены насекомые из вышеприведённых сборов,

сохранившиеся в коллекциях. Все они были определены как новый для науки вид *Ae. sibiricus* (Данилов, Филипова, 1978). Таким образом, находки *Ae. galloisi* в этих регионах следует пересмотреть в пользу *Ae. sibiricus* (Данилов и Филипова, 1978; Полторацкая 2013)

Ae. sibiricus распространен от Восточного Казахстана и Западной Сибири на западе до Тихого океана на востоке, будучи приуроченным к югу Восточно-таежного и Охотского округов Европейско-Сибирской таежной провинции Циркумбореальной подобласти Палеарктики, и, вероятно, встречается в таежных районах Монголии и Китая (Данилов, Филипова, 1978). Во всех сообщениях о нахождении *Ae. sibiricus* идёт речь о отлове отдельных особей, из чего можно заключить, что численность этого вида низкая на всём его ареале.

Комары *Ae. sibiricus* выплывают в основном в стволовых и прикорневых дуплах деревьев, скоплениях воды в пнях и поваленных стволах. Личинок обнаруживали в дуплах берёзы даурской (*Betula dahurica* Pall.), берёзы чёрной (*Betula nigra* L.) и каменной берёзы (*Betula ermanii* Cham.), в дуплах ольхи (*Alnus* sp. Mill), мелколистного клёна (*Acer mono* Maxim.), дуба (*Quercus* sp. L.), амурского бархата (*Phellodendron amurense* Rupr.). В г. Иркутске было показано, что *Ae. sibiricus* могут выплывать в развилках старых бальзамических тополей – *Populus balsamifera* L. (Богомазова и др, 2022). На юге Приморского края выплоды отмечались с конца июня по начало августа. Имаго в Приморском крае наблюдались с первой декады июля до начала сентября (Данилов, Филипова, 1978), В Восточной Сибири активность имаго может начинаться со 2-й декады июня и заканчиваться в начале сентября (Богомазова и др., 2022). Предполагается, что *Ae. sibiricus* дают две генерации за год. Зимуют *Ae. sibiricus* на стадии яйца. Самки – активные кровососы, нападающие в течении всего светового дня. На человека нападают редко, однако не известно, связано это с низкой антропофильностью или с общей низкой численностью этого вида.

Молекулярно-генетических исследований *Ae. sibiricus* ранее не проводилось.

1.2.6. *Aedes flavopictus* Yamada, 1921

Aedes flavopictus Yamada, 1921 – представитель подрода *Stegomyia* родом из Восточной Азии. Большинство исследователей разделяет вид *Ae. flavopictus* на три подвида: *Ae. flavopictus flavopictus* Yamada, обитающий в Палеарктическом регионе, *Ae. flavopictus downsi* Bohart & Ingram, обитающий на островах Амами и Окинава (Япония), и *Ae. flavopictus miyarai* Tanaka, Mizusawa & Ingram с островов Исигаки и Ириомоте архипелага Рюкю (Tanaka et al., 1979). Также есть исследователи, считающие *Aedes flavopictus* комплексом видов (Branch et al, 2002).

Многие авторы не проводят деления *Aedes flavopictus* на какие-либо таксономические категории.

Ae. flavopictus имеет высокое морфологическое сходство с *Ae. albopictus*. Рисунок среднеспинки у этих двух видов одинаковый. Имаго *Ae. flavopictus* можно отличить от *Ae. albopictus* по пятнышку между основанием крыла и началом среднеспинки. У *Ae. flavopictus* это пятнышко образовано серповидными чешуйками, а не прямыми, как у *Ae. albopictus*, из-за чего оно кажется не белым, а слегка желтоватым (Tanaka et al., 1979; Yamada, 1921). Отсюда видовой эпитет *flavopictus*. Ещё одним морфологическим отличием является строение бородавки коксита самцов. Бородавка коксита вытянута в продольном направлении, лишь немного не доходит до вершины коксита, имеет волоски двух родов: одни простые, несколько более короткие, чем у *Ae. albopictus*, другие уплощённые, ланцетовидные. Задний край IX тергита зазубренный, выпуклый, дугообразный (Гуцевич и др., 1970). Личинки *Ae. flavopictus* имеют на теле хорошо развитые волоски звёздчатого ветвления (Гуцевич и др., 1970; Levin, 2014), однако этот признак не является строгим. Среди *Ae. flavopictus* описаны экземпляры, имеющие слабоветвящиеся волоски, схожие с экземплярами личинок *Ae. albopictus* с наиболее разветвлёнными волосками. Как дополнительный диагностический признак можно использовать количество ветвей волосков: у *Ae. albopictus* чаще 2-4 ветви, а у *Ae. flavopictus* чаще всего 5-6 ветвей. Однако, даже используя оба признака, морфологическая диагностика не всегда возможна (Tanaka et al., 1979). Разделение *Ae. flavopictus* на подвиды основано на наблюдениях за сочетанием нескольких морфологических признаков, ни один из которых самостоятельно не является достаточным. Эти признаки включают параметры гипопигия: длину от апикальной части класпета от основания стилия, соотношение длины и ширины эдеагуса; наличие или отсутствие чешуек на субспиракулярной области; наличие или отсутствие белых чешуек на VII грудины самки, а также доля белых чешуек на заднем тарзомере самки. Для каждого из этих признаков существует определенная степень совпадения между подвидами; однако для диагностики необходимо рассмотрение всех признаков в совокупности. Сложность диагностики несколько раз приводила к пересмотру классификации. В 1946 году Бохарт и Ингрэм (Bohart and Ingram 1946) описали *Ae. downsi* как отдельный вид, основываясь на морфологических наблюдениях за образцами с острова Окинава. Однако в 1953 году Бохарт (Bohart 1953) рассматривал его как подвид, *Ae. f. downsi*. В 1972 году Хуанг вновь возвел его в ранг вида, но в 1979 году Танака и др. (Tanaka et al., 1979) вновь отнесли образцы с островов Токара, Амами и Окинава к подвиду *Ae. f. downsi*, а также описали новый подвид, *Ae. f. miyarai*, на основе образцов с островов Исигаки и Ириомоте.

Ae. flavopictus был обнаружен в Японии, Корее, Индии и Пакистане и в Российской Федерации на юге Приморья в заповеднике Кедровая Падь. Единичная особь была отловлена в Нидерландах (Ibanez-Justicia et al., 2019).

Ae. flavopictus до недавнего времени считался малочисленным видом, не образующим скопления особей даже в исходном ареале (Hong et al., 1971; Kamimura, 1968). Однако в последние годы в Японии было отмечено существенное повышение плотностей популяций (Chaves, 2016; Chaves, 2021; Shiraishi, 2011; Yamauchi, 2010; Yamauchi, 2013). Исконно, *Ae. flavopictus* – лесной вид, откладывающий яйца в стволы бамбука, листья, отверстия в пнях и дупла деревьев, заполненные водой. Наиболее типичным местообитанием этого вида комаров считаются бамбуковые рощи, где преимагинальные стадии развития проходят в узких, заполненных дождевой водой стволах сломанных бамбуков. *Ae. flavopictus* способен жить в более холодном климате, нежели *Ae. albopictus*, однако он часто встречается на общих с *Ae. albopictus* территориях (Alam, Tuno, 2020). Эти два вида комаров редко скрещиваются в природе, но способны производить потомство с ограниченной приспособленностью, когда их принуждают к спариванию в лаборатории (Miyagi and Toma, 1989). Исследования личиночной экологии *Ae. flavopictus* показали, что он может либо иметь антагонистические взаимодействия с *Ae. albopictus*, либо по-разному реагировать на изменение окружающей среды (Chaves, 2021). При учётах численности обоих видов наблюдалось пространственное распределение, указывающие на то, что численность *Ae. flavopictus* имеет отрицательную связь с преимагинальной численностью *Ae. albopictus*. В ряде исследований *Ae. albopictus* был более многочисленным вблизи городских земель, в отличие от *Ae. flavopictus*, чье обилие увеличивалось по мере удаления от городов. *Ae. albopictus* колонизирует места, подверженные более резким изменениям температуры; *Ae. flavopictus*, напротив, способен лучше переносить, продолжительные низкие температуры, но более чувствителен к резким изменениям температуры (Colinet et al., 2015; Service, 1965). Связь обоих видов с температурой также может быть связана с их стратегией зимовки через диапаузу яиц, которая у *Ae. flavopictus* короче, чем у *Ae. albopictus* (Mogi, 1996). Предположительно поэтому *Ae. flavopictus* может быть более чувствительным к температурным сигналам, которые могут остановить диапаузу яиц (Armbruster, 2016; Tsunoda et al., 2015). В Японии также было показано, что численность *Ae. flavopictus* увеличивалась с ростом растительности в связи с предпочтением данного вида при выборе мест для кладки естественных биотопов (Pettorelli et al., 2005).

Предполагается, что *Ae. flavopictus*, как и другие комары подрода, способен являться переносчиком арбовирусов (Bang et al., 2021; Chung et al., 2019). Было показано, что *Ae. flavopictus* может являться источником автохтонных вспышек вируса Дэнге. При этом

восприимчивость к вирусу Денге у *Ae. flavopictus* была выше, чем у *Ae. albopictus* (Srisawat et al., 2016). Это усугубляется тем, что *Ae. flavopictus* может иметь относительно высокую продолжительность жизни, что делает более вероятным контакт с человеком и распространение вируса.

Молекулярно-генетические исследования *Ae. flavopictus* были направлены главным образом на разработку методов идентификации вида и подвидов. *Ae. flavopictus* можно идентифицировать на основе длины рестрикционных фрагментов митохондриальной ДНК (Kambhampati and Rai, 1991), изоферментов (Gaunt et al., 2004) и штрихового кодирования митохондриальной ДНК *COI* (Maekawa et al., 2016; Taira et al., 2012). Данные исследования показали, что *Ae. flavopictus* является видом, отличным от *Ae. albopictus*, однако филогенетически наиболее близким из известных (Sota and Mogi, 2006; Taira et al., 2012; Ogawa et al., 2016). Имеется ряд работ по изучению их репродуктивной изоляции (Sultana et al., 2020). Для внутривидовой классификации принято использовать сравнение последовательности внутренних транскрибируемых спейсерных областей (ITS1 и ITS2) гена рибосомной ДНК (Toma et al., 2002). В 2021 году была опубликована работа, в которой была проанализирована популяционная изменчивость *Aedes albopictus* и *Aedes flavopictus* на Корейском полуострове (Shin and Jung, 2021). Анализ проводился по митохондриальному гену *COI* длиной 658 п.н. и последовательности *ND5* длиной 423 п.н. от обоих видов комаров. В работе показано низкое гаплотипическое разнообразие *Ae. albopictus* и высокое разнообразие у *Ae. flavopictus*. Было выявлено 25 гаплотипов у *Ae. albopictus* и 107 гаплотипов у *Ae. flavopictus*. *Aedes flavopictus* продемонстрировал сложную сеть гаплотипов. Большая часть сети состояла из одиночных гаплотипов. Авторами выдвигается две гипотезы относительно их высокого разнообразия у *Aedes flavopictus*. Первая основана на том, что исходная популяция *Ae. flavopictus* – корейская (Motoki et al., 2019; Porretta et al., 2012). Вторая гипотеза рассматривает причиной такого разнообразия адаптацию к холодному климату (Mogi et al., 2017). Унимодальная форма распределения несоответствий гаплотипов *Ae. flavopictus*, возможно, указывает на то, что корейская популяция *Ae. flavopictus* недавно пережила большую популяционную экспансию. Сложная форма сети гаплотипов свидетельствует о высоком уровне мутаций, что может давать повышенную скорость развития резистентности у насекомых (Vandewoestijne et al., 2004; Overgaard, 2006). В 2021 году был опубликован полный митохондриальный геном *Aedes flavopictus* для особи из Южной Кореи (Shin and Jung, 2021).

1.3. Митохондриальный геном комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia*

Митохондриальные геномы насекомых (митогеномы) являются хорошими генетическими маркерами для эволюционных и популяционных генетических исследований насекомых.

Использование митохондриальных генов в эволюционных и популяционных генетических исследованиях насекомых даёт ряд преимуществ: материнское наследование мтДНК и, следовательно, отсутствие рекомбинации приводят к наследованию всех митохондриальных генов как единого гаплотипа (Rokas et al., 2003), а высокое число копий митохондрий позволяет легко проводить амплификацию (Avisé et al., 1987; Alberts, 2002). Кроме того, относительно высокая частота мутаций в гене мтДНК приводит к соответствующим высоким уровням полиморфизма и дивергенции (Avisé et al., 1987). По сравнению с ядерным митохондриальный геном имеет вчетверо меньший эффективный размер популяции, что ускоряет дивергенцию линий из-за стохастических процессов (“lineage sorting”) (Moore, 1997). Это делает мтДНК особенно информативной для определения генетической структуры популяции и реконструкции истории популяции внутри вида, а также для определения филогенетических отношений между близкородственными видами (Swire et al., 2005). Однако мтДНК также имеет свои недостатки: митохондриальная ДНК подвержена отбору сильнее, чем ядерная ДНК (Bazin et al., 2006); в отдельных случаях она может переходить от одного вида к другому (Ballard et al., 2004); смена гаплотипов в популяции может быть обусловлена внутриклеточными симбионтами (Hurst and Jiggins, 2005; Armbruster et al., 2003; Atyame et al., 2011). Ещё одна из проблем, которую трудно решить, – наличие ядерных митохондриальных псевдогенов (Numts) (Hlaing et al., 2009; Lopez et al., 1994). Numts возникают в результате транслокации митохондриальных последовательностей из митохондриального генома в ядерный геном, и после интеграции эти нефункциональные последовательности свободно накапливают мутации. Возможность амплификации Numt в дополнение или даже вместо аутентичной целевой последовательности мтДНК может серьезно осложнить популяционно-генетический и филогенетический анализ (Sorenson and Quinn, 1998; Bensasson et al., 2021). Несмотря на широкое распространение в разных таксономических группах, число копий Numt значительно варьирует у насекомых (Richly and Leister, 2004). У малого булавоусого хрущака *Tribolium castaneum* Herbst, 1797 и медоносной пчелы *Apis mellifera* L., 1758 – большое число копий Numt, у фруктовой дрозифилы *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 они короткие и малочисленные, а у малярийного комара *Anopheles gambiae* Giles, 1902 не обнаружены вовсе (Pamilo et al., 2007). Хотя положительная корреляция между числом копий Numt и размером генома не является однозначной (Pereira and Baker, 2004; Richly and Leister, 2004), размер генома может частично объяснить таксономические различия в числе копий Numt (Bensasson, 2001). Комары подрода *Stegomyia*, такие как *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus*, имеют очень большие размеры генома: 1,3 Гб

(Nene et al., 2007) и 1,9 Гб (Chen et al., 2015) соответственно. Анализ *Ae. aegypti* выявил большое количество Numts в его ядерном геноме, как коротких (80% < 300 п.н.), так и крупных. Некоторые Numts представляют собой почти полноразмерные копии мтДНК. Имеются ли и в каком количестве Numts у других представителей подрода *Stegomyia* – до настоящего момента остаётся не изучено.

В последнее десятилетие в различных исследованиях всё чаще стали секвенировать не отдельные митохондриальные гены, а митогеномы (Cameron, 2014; Simon et al., 2006; Avise, 2009; Wang, 2010). Митогеномы представляют собой кольцевые двухцепочечные молекулы размером 15-18 т.н., которые обычно кодируют 37 генов: 13 генов, кодирующих белки (PCGs), два гена рибосомальной РНК (рРНК) и 22 гена транспортных РНК (тРНК) (Gilkerson et al., 2013). Характерно, что эти гены не имеют интронов.

Митогеномы содержат большую некодирующую область, известную как «А + Т-богатый район» из-за чрезвычайно высокого содержания А и Т нуклеотидов (85%). Она содержит регуляторные элементы для транскрипции и репликации, играя, таким образом, функционально важную роль в митохондриальном геноме (Boore, 1999; Wolstenholme, 1992). «А + Т-богатый район» испытывает высокую скорость эволюции как в нуклеотидных заменах, так и в событиях инсерций/делеций, и обычно является наиболее изменчивой областью в мтДНК (Zhang, Hewitt, 1997). Размер контрольной области значительно варьирует даже среди близкородственных таксонов из-за наличия тандемных повторов. Например, из-за переменного числа копий повторяющейся единицы длиной 181 п.н. (от трех до шести копий, около гена 12S) и повторяющейся единицы длиной 43 п.н. (от трех до четырех копий, около гена тРНК-Пле), контрольный регион *Ae. aegypti* варьирует в длину от 1480 до 2070 п.н. (Duen et al., 2006). В то же время у *Ae. albopictus* в этом регионе существует пять копий повтора длиной 190 п.н. (около гена 12S) и четыре копии повтора длиной 42 п.н. (около гена тРНК-Пле), общая длина которых составляет 1772 п.н. (GenBank AY072044). Число копий повторов может варьировать, что приводит к гетероплазмии длины мтДНК. Высокое содержание А-Т и тандемных повторов затрудняет амплификацию и секвенирование этого региона, что ограничивает его применение в популяционно-генетических исследованиях (Xu and Fonseca, 2011).

Для комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia* на данный момент имеется ряд опубликованных митохондриальных геномов (Ze-Ze et al., 2020; Shin and Jung, 2021; Schmidt et al., 2018). Лучше всего изучен *Ae. albopictus*. Для этого вида в базе данных GenBank имеется 64 последовательности. Для *Ae. aegypti* в базе данных GenBank имеется 12 митохондриальных последовательностей. Для *Ae. flavopictus* был отсеквенирован митогеном особи из Бонгвагуна, Южная Корея, отловленной в июне 2017 года (GenBank ID: MT501510) (Shin and Jung, 2021). В

данной публикации было построено филогенетическое дерево, показывающее сходство полных митохондриальных последовательностей девяти видов комаров, в том числе двух представителей подрода *Stegomyia*: *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti*. На данной дендрограмме *Ae. flavopictus* находится ближе к *Ae. aegypti*, а не к *Ae. albopictus*, как это ожидается исходя из морфологических характеристик видов. В генбанке также имеется ещё одна полная митохондриальная последовательность *Ae. flavopictus* и полная митохондриальная последовательность последователь *Ae. galloisi* под номером MW465951 от тех же авторов из Южной Кореи. Публикаций с анализом данных последовательностей к настоящему моменту не выходило. Митохондриальные геномы *Ae. sibiricus* и *Ae. cretinus* на момент написания данной работы в базе данных GenBank отсутствовали.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Сбор биологического материала

Сбор комаров проводился в летние периоды 2017 – 2021 гг. Всего нами были получены выборки комаров подрода *Stegomyia* из 76 населённых пунктов. Были обследованы Краснодарский, Ставропольский, Приморский, Хабаровский и Красноярский края, Ростовская, Амурская, Еврейская автономная, Новосибирская, Томская, Омская области, а также республик Адыгея, Крым и Карачаево-Черкесская. Количественные данные о сборах комаров подрода *Stegomyia* представлены в таблице 4.

На Дальнем Востоке России мы собирали комаров в 2020 и 2021 гг. В Западной и Восточной Сибири провели сбор комаров в 2021 году. Чтобы охватить большие территории, проложили трансекты вдоль главных автомобильных дорог Дальнего Востока и Сибири и провели сбор комаров по этим трансектам с шагом 100 км. В каждом месте сбора отлавливали имаго минимум в трёх локациях и собирали личинок комаров, при этом выбирая как антропогенные, так и природные территории.

На юге Европейской части России собирали комаров ежегодно с 2017 по 2021гг. с целью мониторинга распространения *Ae. albopictus*. Для этого во всех населённых пунктах по соседству с предполагаемой границей ареала отлавливали имаго комаров и проверяли сборы на наличие в них *Ae. albopictus*. Если обнаруживали *Ae. albopictus* в населённом пункте, где он ранее отсутствовал, обследовали дополнительные населённые пункты в окрестностях недавно заселённого. Также ежегодно мы проверяли территории, удалённые от современного ареала *Ae. albopictus*, но, на наш взгляд, потенциально пригодные для существования этого вида: г. Ставрополь, г. Ростов-на-Дону и др.

Имаго отлавливали «на себе» эксгаустером, а также с помощью энтомологического сачка в местах днёвок и роя комаров. Для сбора выбирали места, защищённые от ветра и прямых солнечных лучей, с обильной растительностью, недалеко от потенциальных мест выплода. Личинок комаров собирали в водоёмах естественного и искусственного происхождения. При сборе личинок из резервуаров малого объёма: автомобильных покрышек, банок, дупел, стволов бамбука, мы изымали всех имеющихся личинок, отфильтровывая их из жидкости. Из крупных резервуаров и водоёмов мы собирали личинок, зачерпывая их с поверхности лотком, а затем отбирали из лотка с помощью шприцовки. Отловленных насекомых помещали в 96% спирт и доставляли в переносном холодильнике при температуре -2 °С в лабораторию, где хранили в морозильной камере при температуре -20 °С.

Оценка плотности популяции комаров. Оценку плотности популяции комаров проводили на основании активности нападения самок в вечерние часы (с 18:00 до 20:00). Во всех населённых пунктах учёты производили три исследователя одновременно, находившихся на некотором расстоянии друг от друга. Каждый исследователь садился на стул и обнажал ноги ниже колен. В течении 30 минут эксгаустером отлавливали всех нападающих самок комаров. Видовую принадлежность комаров определяли в лаборатории.

2.2. Морфологический анализ комаров

Всех собранных нами имаго и личинок кровососущих комаров подвергали морфологическому анализу с помощью сравнения с ключами из определителей (Гуцевич, 1970; Ree, 2003; Tanaka et al., 1979; Rhee, 2003). Первичное определение имаго комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia* проводили по окраске среднеспинки. Половой диморфизм по этому признаку отсутствует. На рисунке 3 мы обобщили и уточнили данный признак для видов рода *Aedes* подрода *Stegomyia*, обитающих в Российской Федерации. Среднеспинка *Ae. cretinus* отрисована впервые.

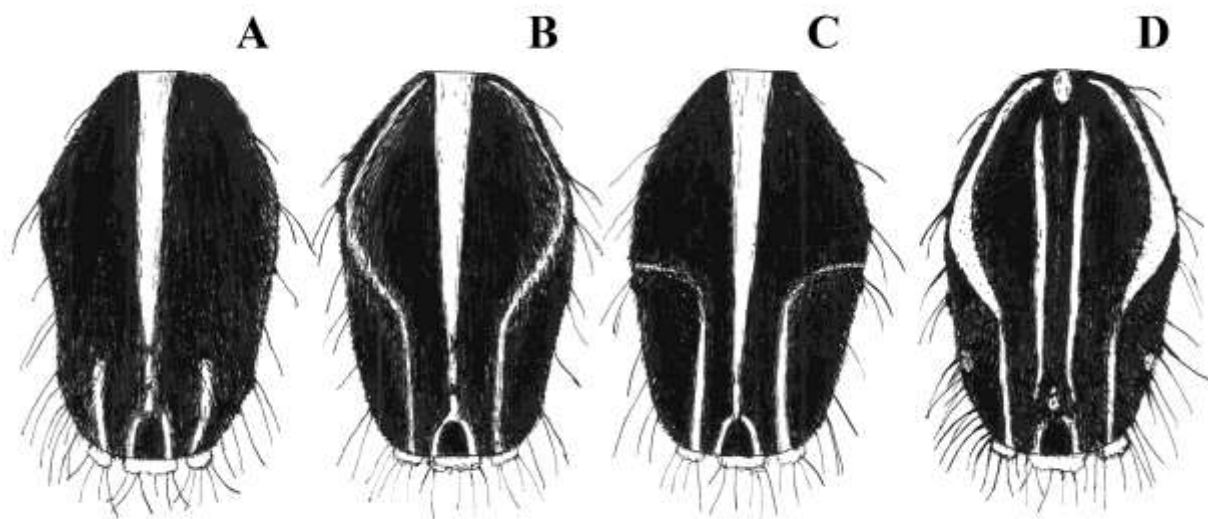


Рисунок 3 – Различия в окраске среднеспинки комаров подрода *Stegomyia* Российской Федерации

На рисунке 3 приведены следующие обозначения: **A.** *Ae. albopictus* и *Ae. flavopictus*; **B.** *Ae. galloisi* и *Ae. sibiricus*; **C.** *Ae. cretinus*; **D.** *Ae. aegypti*.

Окраска среднеспинки – признак, достаточный для определения видов *Ae. cretinus* и *Ae. aegypti*. Для разделения пар видов *Ae. flavopictus* и *Ae. albopictus*, а также *Ae. galloisi* и *Ae. sibiricus* необходимо более детальное рассмотрение морфологии особей.

Морфологическую дифференциацию самок *Ae. flavopictus* и *Ae. albopictus* проводили по форме чешуек, образующих светлое пятно над основанием крыла, самцов – по строению половых органов. На рисунке 4 мы обобщили морфологические признаки для разделения этих видов. Впервые детально показаны различия габитуса и строения бородавки коксита.

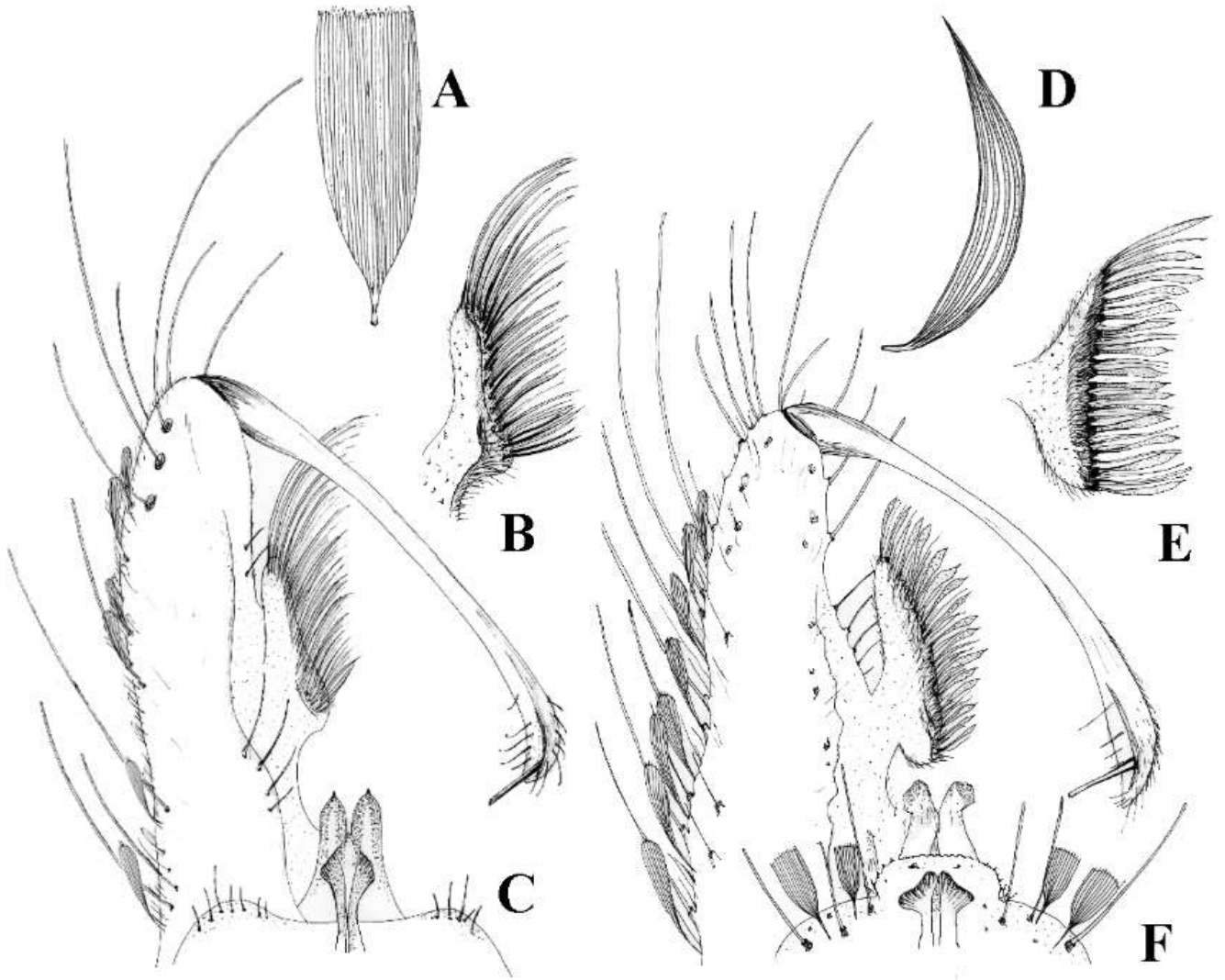


Рисунок 4 – Морфологические различия между видами *Ae. albopictus* и *Ae. flavopictus*

На рисунке 4 имеются следующие обозначения: **А.** Чешуйка над основанием крыла *Ae. albopictus*, **В.** Бородавка коксита *Ae. albopictus*, **С.** Общее строение гипопигия *Ae. albopictus*, **Д.** Чешуйка над основанием крыла *Ae. flavopictus*, **Е.** Бородавка коксита *Ae. flavopictus*, **Ф.** Общее строение гипопигия *Ae. flavopictus*.

Вышеуказанные определители не включают данные о выделении вида *Ae. sibiricus* из ранее описанного *Ae. galloisi* (Данилов, Филипова 1978). В литературе приводятся ключи для идентификации данных видов по окраске лапок и по строению гипопигия самцов (Данилов, Филипова 1978; Полторацкая, 2013), однако в наших сборах окраска лапок у *Ae. sibiricus* сильно варьировала. Хотя большая часть особей подходили под описание вида, попадались особи с лапками, схожими по окраске с *Ae. galloisi*, поэтому мы проводили нашу идентификацию только для самцов по расположению волосков на бородавке коксита. На рисунке 5 нами уточнены различия бородавок коксита *Ae. galloisi* и *Ae. sibiricus*, ранее они приводилось в схематичном варианте (Данилов, 1978). Мы показали различия между видами в пространственной ориентации бородавки коксита. На наш взгляд, эта особенность морфологии может являться одной из причин репродуктивной изоляции между видами.

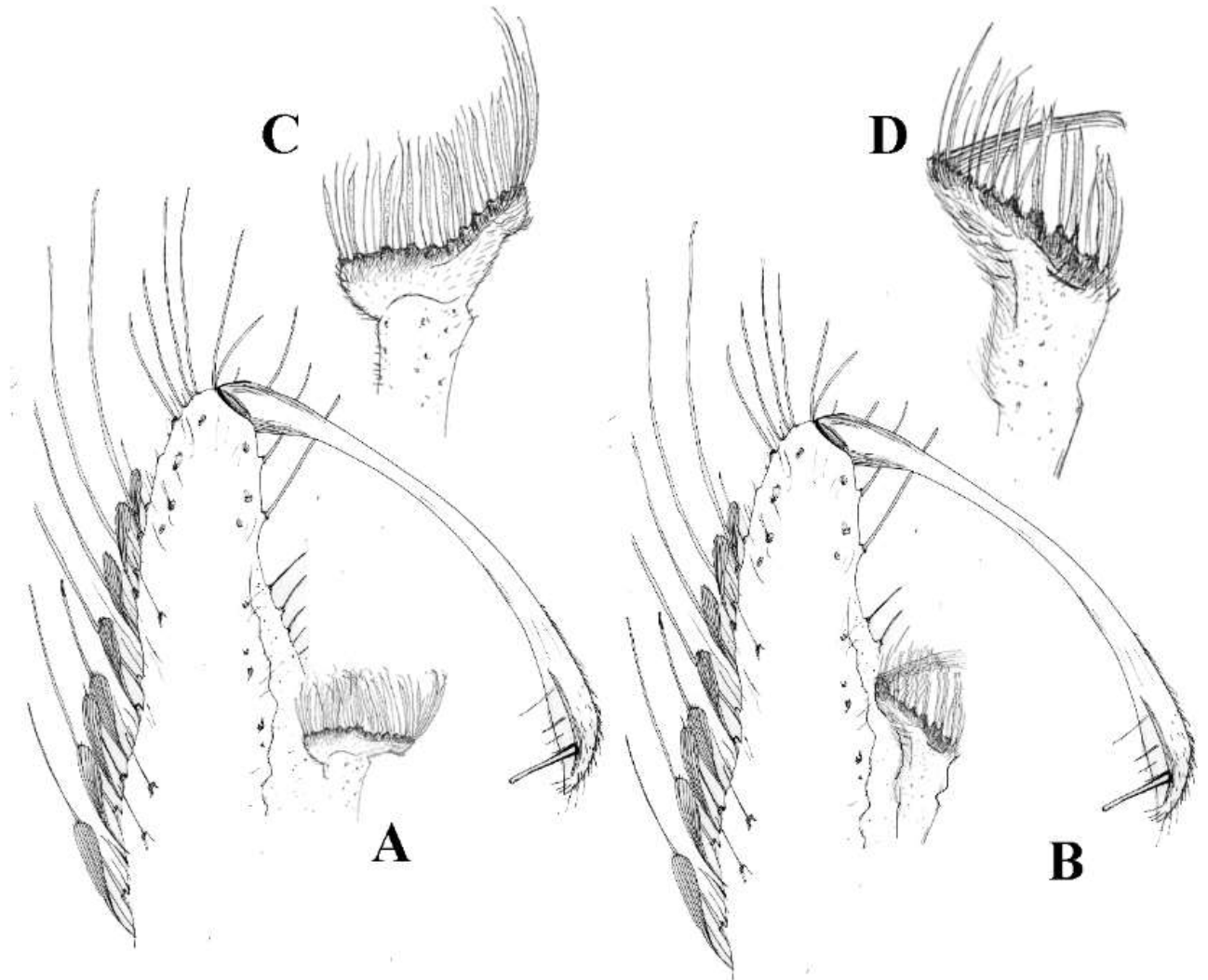


Рисунок 5 – Морфологические различия между видами *Ae. galloisi* и *Ae. sibiricus*

На ричунке 5 приведены следующие обозначения: **A.** Общее строение гипопигия *Ae. galloisi*, **B.** Общее строение гипопигия *Ae. sibiricus*, **C.** Бородавка коксита *Ae. galloisi*, **D.** Бородавка коксита *Ae. sibiricus*.

Морфологическую идентификацию личинок проводили по типу чешуек щётки VIII членика брюшка и чешуек сифона (La Casse, 1948; Lee, 1987; Lee, 1998).

2.3. Методы изучения природных популяций *Ae. albopictus*

Оценка активности нападения самок комаров. Оценку суточной активности нападения самок проводили методом, схожим с методом определения плотности популяций комаров. Три исследователя одновременно, находясь на некотором расстоянии друг от друга, осуществляли отлов «на себе» в течении суток 01.07.2019 и 28.09.2019 в отдалённых друг от друга точках ареала: мкр. Лазаревское и Центрального Большого Сочи. Первую половину каждого часа вёлся учёт, вторую половину часа – перерыв. Так, периодами учёта являлись: 00:00 – 00:30, 01:00 – 01:30, 02:00 – 02:30 ... 23:00 – 23:30. Каждую особь, начавшую акт кровососания, отлавливали эксгаустером и сохраняли в пробирке с 96% спиртом для дальнейшего определения в лабораторных условиях. Места для учёта активности нападения самок комаров были выбраны удаленные от других людей и животных таким образом, чтобы численность комаров *Ae. albopictus* была высокой.

Измерение характеристик личиночных биотопов. В личиночных биотопах с помощью комбинированного кондуктометра «Hanna Combo HI 98129» измеряли водородный показатель (pH), температуру воды (T), уровень общей минерализации (TDS), удельную электропроводность воды (EC). Содержание в воде растворённого кислорода (O₂) измеряли с помощью оксиметра «ExStik DO600». В каждой точке измерение параметров проводили с двойной повторностью. В случае различий в показаниях прибора брали среднюю величину. После каждого измерения приборы промывали в чистой воде. Перед началом каждой экспедиции кондуктометр и оксиметр поверяли и юстировали в лаборатории.

Для оценки общей жёсткости воды (Gh), карбонатной жёсткости (Kh) применяли аквариумные экспресс тесты Tetra. Мы изучали личиночные биотопы с личинками *Ae. albopictus* и с личинками комаров других видов, обитающих в том же регионе, для дальнейшего сравнения. Всего было обследовано 52 местообитания личинок *Ae. albopictus*.

2.4. Эксперименты, направленные на изучение экологических и биологических особенностей *Ae. albopictus*

Выявление предпочтений самок *Ae. albopictus* при выборе мест для откладки яиц. Эксперимент по изучению предпочтений самок *Ae. albopictus* при выборе мест выплода проводили в районах естественного обитания комаров. Под сеточным тентом без дна размером 3 на 5 метра устанавливали емкости, заполненные водой. В наблюдениях поочередно варьировали: объём воды – U (0,1 л., 0,25 л., 1 л., 5 л., 10 л., 100 л.), кислотность – pH (4, 5, 6, 7, 8), солёность воды – S (0,5 ‰, 0,2‰, 5 ‰, 10 ‰, 20 ‰, 30 ‰), содержание в воде природных органических веществ – Org (чистая вода / вода с листовым опадом / вода с примесью почвы и листовым опадом). Параметр «содержание в воде природных органических веществ», хоть и не является точным, отражает естественные варианты личиночных биотопов в природе. В каждом наблюдении мы меняли только один параметр, остальные параметры оставляли стандартными: U = 1 л., pH = 7, S = 0,5 ‰, Org = чистая вода. Тент окапывали таким образом, чтобы из него не могли вылететь комары, но при этом под тентом находилась растительность. Место для установки тента выбиралось так, чтобы тент большую часть дня находился в затенении, и температура под ним не отклонялась от температуры окружающей среды больше чем на 1-2 °С. Для каждого отдельного эксперимента запускали внутрь тента по 200 накормленных кровью самок *Ae. albopictus* и, по прошествии 4 суток, оценивали, в каких ёмкостях с водой сколько находилось яиц.

Оценка скорости развития комаров *Ae. albopictus* на преимагинальных стадиях. Мы провели серию экспериментов для оценки скорости преимагинального развития *Ae. albopictus* в стандартных условиях в лаборатории, в природных условиях, а также в стандартных условиях при совместном содержании с комарами – конкурентами. В качестве стандартных выбрали следующие параметры: температура воздуха 24°C, относительная влажность воздуха 50-60%. В природных условиях проводили эксперимент в июне и в августе в двух удалённых друг от друга точках ареала *Ae. albopictus*: в Краснодарском крае (в окрестностях пгт. Лазаревское) и Республике Адыгея (в окрестностях г. Майкоп). Во время наблюдений в природных условиях контейнеры с личинками размещали на открытом воздухе в местах, защищённых от попадания прямых солнечных лучей. Перед началом эксперимента отлавливали самок *Ae. albopictus* для получения кладок. Пойманных самок комаров докармливали на себе и размещали в отдельные промаркированные пробирки. В каждую пробирку доливали 1,5 мл воды для поддержания влажности и предоставления самкам возможности откладки яиц. В течение 3-5 дней самки откладывали яйца, из которых ещё через день вылуплялись личинки I возраста. Развитие личинок наблюдали в отдельных резервуарах объёмом 120 мл, заполненных водой на 60 мл.

Для этого с помощью пипетки рассаживали личинок в первый день после вылупления. Личинок кормили кормом для рыб Tetra Min Baby. Объём кормления подбирался пробным путём до начала эксперимента. Раз в 4 дня, чтобы скомпенсировать испарение и симитировать обновление воды за счет осадков, мы доливали в контейнеры свежую воду. Емкости с находящимися в них комарами осматривали каждые 8 часов. Переход на следующую стадию развития контролировали по наличию экзувия.

Мы оценили продолжительность развития личинок в условиях конкуренции. В одном эксперименте размещали личинок *Ae. albopictus* совместно группами. Во втором эксперименте к каждой личинке *Ae. albopictus* подсаживали личинок наиболее частого природного конкурента *Culex pipiens* L., 1758. При наблюдении за развитием *Ae. albopictus* в условиях межвидовой конкуренции линьки личинок *Cx. pipiens* нами игнорировались. При наблюдении за развитием *Ae. albopictus* в условиях внутривидовой конкуренции в качестве перехода на следующую стадию принимали первую линьку в паре конкурентов.

Помимо линек учитывали смертность комаров. Процент смертности личинок оценивали от изначального числа личинок I возраста, участвующих в эксперименте. В случае смерти одного из конкурентов данный опят выбывал из эксперимента, однако результаты успешно пройденных этапов развития данного опыта учитывали.

В эксперименте по влиянию конкуренции на продолжительность развития использовали 20000 личинок (кладки от 300 самок *Ae. albopictus*). 7500 личинок развивались без конкурентов, 6250 – в условиях внутривидовой конкуренции, и 6250 – в условиях межвидовой конкуренции. В природных условиях наблюдения велись за 6500 личинками в июне и за 6500 личинками в августе. Для сравнения смертности личинок мы проследили за развитием 650 личинок *Cx. pipiens* и оценили смертность в каждом из четырёх возрастов.

Изучение пищевого поведения. Мы оценили частоту поедания личинками четвёртого возраста *Ae. albopictus* и *Cx. pipiens* особей первого возраста своего и чужого вида. Для этого поместили личинок четвёртого возраста *Ae. albopictus* и *Cx. pipiens* по одной на сутки в биохимические планшеты совместно с пятью личинками первого возраста.

Схема содержания личинок в эксперименте:

I возраст *Ae. albopictus* (5 шт.) + IV возраст *Ae. albopictus* (1 шт.);

I возраст *Ae. albopictus* (5 шт.) + IV возраст *Cx. pipiens* (1 шт.);

I возраст *Cx. pipiens* (5 шт.) + IV возраст *Ae. albopictus* (1 шт.);

I возраст *Cx. pipiens* (5 шт.) + IV возраст *Cx. pipiens* (1 шт.).

Емкости для рассадки личинок представляли собой биохимические планшеты с индивидуальными лунками с площадью поверхности 2,5 см². Лунки заполняли водой из

природных личиночных биотопов на 1,5 мл. Емкость для рассадки личинок представлена на рисунке 6.



Рисунок 6 – Планшет с рассажеными в нём личинками комаров в эксперименте по оценки пищевого поведения

Через 24 часа подсчитывали, сколько личинок первого возраста в каждой индивидуальной лунке съедено. Личинки для эксперимента были получены от самок комаров в лаборатории и дорощены до необходимого возраста. Личинки первого возраста использовались нами в эксперименте через сутки после их выхода из яиц. По завершению наблюдения мы разделили личинок 4-го возраста на 6 групп в соответствии с количеством съеденных ими особей младшего возраста: от 0, если личинка не съела никого, до 5 в случае поедания всех личинок 1-го возраста. Часть личинок 4-го возраста к моменту завершения эксперимента перешла в следующую стадию развития, и потому была исключена нами из учёта, вне зависимости от количества съеденных младших особей. В эксперименте наблюдения велись за 1440 личинками 4-го возраста *Ae. albopictus* и 1440 личинками 4-го возраста *Cx. pipiens*.

В качестве контроля в 360 лунках в условиях, аналогичных опыту, размещали по 5 личинок первого возраста на лунку без личинок четвёртого возраста, чтобы оценить их смертность.

2.5. Молекулярно-генетические методы исследования

Выделение ДНК и проведение ПЦР. Все собранные экземпляры комаров анализировали индивидуально. Для выделения тотальной ДНК из имаго и личинок каждую особь извлекали из

спирта, просушивали и гомогенизировали в лизирующем растворе с протеиназой К. Тотальную ДНК выделяли фенол-хлороформным методом (Маниатис и др., 1984). После очистки ДНК растворяли в деионизованной воде. Концентрацию ДНК определяли спектрофотометрическим методом с использованием Implen NanoPhotometer NP80. Чистоту препарата ДНК тестировали по величине отношения 260/280 нм. Концентрацию ДНК в препаратах выравнивали до 4 нг/мкл. ПЦР проводили в конечном объеме 25 мкл с использованием наборов для амплификации EncycloPlus PCR kit (Евроген, Россия) в соответствии с инструкцией фирмы-производителя. ПЦР проводили в конечном объеме 25 мкл с использованием наборов для амплификации EncycloPlus PCR kit (Евроген, Россия) в соответствии с инструкцией фирмы-производителя.

BOLD фрагменты митохондриального гена *COI* получали с помощью стандартных праймеров LCO1490 и HCO2198 (Folmer et al., 1994). Для получения нуклеотидных последовательностей полных митохондриальных геномов *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus* и клеточной культуры С6\36 *Ae. albopictus* за основу был взят комплект праймеров, разработанный ранее для амплификации полного митохондриального генома *Ae. albopictus* (Battaglia et al., 2016). С использованием данного комплекта праймеров невозможно было получить полные митохондриальные геномы близкородственных видов комаров *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus* и клеточной культуры С6\36 *Ae. albopictus*, поэтому нами были подобраны дополнительные праймеры, позволяющие амплифицировать недостающие фрагменты. Подбор праймеров был осуществлён с помощью программного обеспечения Primer3 (v. 0.4.0), размещённого в общем доступе (<https://bioinfo.ut.ee/primer3-0.4.0/primer3/>). Список использованных нами праймеров представлен в таблицах 1, 2 и 3.

Таблица 1 – Перечень праймеров, использованных для получения последовательности нуклеотидов полного митохондриального генома клеточной культуры С6\36 *Ae. albopictus*

№	Имя праймера	Последовательность 5'→3'	Локализация на последовательности митохондрия (GenBank ID: OQ145430)	Длина ПЦР фрагмента (п.н.)
1	G1_18L	aatgaattgcctgataaaaagga	1-23	711
2	G1_18R	tgatttaatcctccaaatgc	711-692	
3	G4_5L	ttctataattattggggcatttgg	676-699	941
4	G4_5R	aaaagcatgagcagtaacaattaca	1617-1596	
5	G1_16L	ctggaatagtcggaacttcaactaag	1505-1529	986

6	G1_16R	cggttaatcccccaactgta	2491-2472	
7	G1_15L	gccctgcacttttatgatcttt	2432-2453	919
8	G1_15R	tcattgatggccaataactttt	3351-3330	
9	G1_14L	tggccatcaatgatattgaagtta	3339-3362	812
10	G1_14R	gaatcgattaggtattaatcaaaatgt	4160-4134	
11	G1_13L	ttggcttttaattatcccatcaac	4111-4135	854
12	G1_13R	ttcccatcgtaatcctaag	4965-4945	
13	G1_12L	tcgagaaggaacattcaagg	4904-4924	895
14	G1_12R	ttggtaaaattaaagcaatttctacat	5799-5773	
15	G1_12-11L	tgtgactccaatcacaagga	5528-5548	653
16	G1_12-11R	tgttgatcaagaaaaagctgcta	6181-6159	
17	G1_11L	tcatgaatgaaatcaaggagca	5885-5906	619
18	G1_11R	caagggtgaagagaatattttgg	6504-6482	
19	G1_10L	tttgaaactcttgcacataatgaa	6423-6448	1027
20	G1_10R	tgctcctactcctgtttctgc	7450-7430	
21	G1_9L	gaatgaactaaagcagaaacagga	7418-7441	560
22	G1_9R	ttttattgaatgagaagttgtttcttt	7978-7952	
23	G1_9-8L	tcaccaatcgattagaagagc	7631-7653	622
24	G1_9-8R	tcttcaggaagaagtcgagaattt	8253-8230	
25	G3_1L	aaaaattctcgacttctctga	8228-8250	715
26	G3_1R	ttgtgatggtggtgctttt	8943-8922	
27	G1_7L	agttgcctcaacatgagctt	8860-8879	858
28	G1_7R	gacgaaaacatcttctgtacatt	9718-9694	
29	G1_6L	cagagaagatgttttcgctagaata	9700-9726	840
30	G1_6R	ccaataatgatccaaaattca	10540-10562	
31	G1_5L	ttcagcctgatgaaattttgg	10530-10550	944
32	G1_5R	ggtcgagctccaattcatgt	11474-11455	
33	G1_4L	tgaattggagctcgacctgt	11458-11477	810
34	G1_4R	ggggtttatactgtaatagttgctgga	12268-12242	
35	G1_4-3L	ccttcagcaaaatcaaaagga	11994-12014	515
36	G1_4-3R	tcaaattcgtaaggggccta	12509-12490	
37	G3_2L	taggcccttacgaatttga	12490-12509	788
38	G3_2R	taaagggccgcagtattttg	13287-13268	

39	G1_2L	ctcattcaaccattcatacaagc	13204-13226	853
40	G1_2R	gaaaagaaatttgcaaatcaa	14057-14035	
41	G1_1L	tgatttgacaaaatttctttca	14036-14058	679
42	G1_1R	ccagctaccgcggttataca	14715-14696	
43	G5_1L	ttgataaccgcggtagctg	14695-14714	520
44	G5_1R	tgatgcttaggaagaaatgaa	15215-15193	

Таблица 2 – Перечень праймеров, использованных для получения последовательности нуклеотидов полного митохондриального генома *Ae. flavopictus*

№	Имя праймера	Последовательность 5'→3'	Локация на GenBank: OQ145431	Длина ПЦР фрагмента (п.н.)
1	G1_18fL	aatgaaggccccgataaaaagga	1-23	710
2	G1_18fR	tggttaatcctccaatgc	710-691	
3	G1_17fL	ttactttctataattattggagcattt	670-696	898
4	G1_17fR	aaatatccctgaatgtctaagttcagt	1568-1542	
5	G1_16fL	ctggaatagtaggaacttctttaag	1504-1528	986
6	G1_16fR	cagttaatcctccaacgta	2490-2471	
7	G1_15fL	gcctgctttattgtgatcttt	2431-2452	919
8	G1_15fR	tcattgatgcccaataaccttt	3350-3329	
9	G1_14fL	tgggatcaatgatactgaagtta	3338-3361	812
10	G1_14fR	aaatcgattaggtattaatcagaatgt	4159-4133	
11	G3_14fL	ttggtcttttaattattccttcaaca	4110-4135	831
12	G3_3R	ggtcttcatacaatccccgt	4941-4922	
13	G3_3L	tcgagaaggaacatttcaagg	4903-4923	895
14	G1_12fR	taggtaaaattaagcaatttctacat	5798-5772	
15	G1_12-11L	tgtgacttcaatcacaagga	5527-5547	656
16	G1_12-11R	tgttgatcaagaaaagctgcta	6183-6161	
17	G1_11fL	ccatgaatgaaatcaaggagca	5884-5905	622
18	G1_11fR	caaggatgaagcgaatattttgg	6506-6484	
19	G1_10fL	tttgaactcttgacatataatgaa	6425-6450	1027
20	G1_10fR	agcaccaacacctgtttctgc	7452-7432	
21	G1_9fL	gaatgaactaaagcagaaacaggt	7420-7443	513

22	G1_9fR	ttttattgaatgggaaattgtttcttt	7980-7954	
23	G1_9-8fL	tctacaattcgattagaaagagc	7633-7655	622
24	G1_9-8fR	tcttcaggaagagttcgggaattt	8255-8232	
25	G3_4fR	tcatatcattgacaccacaaatca	8106-8129	560
26	G3_4L	tctgttgctcatatgggtattgtt	8666-8643	
27	G4_6L	ttcgtcttctattcgtca	8513-8532	794
28	G4_6R	gtttttgatttggtttaatttt	9307-9283	
29	G4_7L	aaaattaaaccacaaatccaaaa	9283-9306	612
30	G4_7R	tttgggagttaatgaaaaggaa	9895-9874	
31	G4_8L	ttcctttcattaactcccaaag	9874-9896	817
32	G4_8R	tcgtaaaaatcaaccattattacatc	10691-10665	
33	G1_5fL	ttcagcctgatgaaattcgg	10532-10552	944
34	G1_5fR	ggtcgggctccaattcatgt	11476-11457	
35	G1_4fL	tgaattggagcccgcctgt	11460-11479	789
36	G1_4fR	ggggtttatactgtaatagttgctggg	12265-12239	
37	G1_4-3L	ccttcagcaaaatcaaagga	11991-12011	515
38	G1_4-3fR	tcaaattcgtaaagggccaa	12506-12487	
39	G1_3fL	tgttccttagtaaataacttcacagca	12420-12446	809
40	G1_3R	tgaaggcttgatgaatggttg	13229-13208	
41	G1_2L	ctcattcaaccattcatacaagc	13202-13224	829
42	G1_2R	gaaaagaaatttgcaaatcaa	14058-14036	
43	G1_1L	tgatttgcaaaatttctttca	14037-14059	675
44	G1_1R	ccagctaccgcggttataca	14712-14693	
45	G5_2L	gctggcacaaaatttaccata	14708-14729	1000
46	G5_2R	cctatgggtcctaataatgaagaaaa	15684-15707	

Таблица 3 – Перечень праймеров, использованных для получения последовательности нуклеотидов полного митохондриального генома *Ae. sibiricus*

№	Имя праймера	Последовательность 5'→3'	Локация на GenBank: OQ145432	Длина ПЦР фрагмента (п.н.)
1	G1_18sL	aatgaattgcccgataaaaagga	1-23	706
2	G1_18R	tgatttaatcctccaatgc	706-687	

3	G4_4L	tggagcatttggaggattaaa	683-703	599
4	G4_4R	caaatatttcagcttgaaggctat	1282-1257	
5	G3_5L	aactaatagccttcaaagctgaaa	1252-1275	417
6	G3_5R	tcaattccaatcctcaa	1669-1650	
7	G3_6L	ttcgaacagaacttagtcatccag	1536-1559	919
8	G3_6R	tcctaaagatcataaaagagcagga	2455-2431	
9	G1_15sL	gtcctgctcttttatgatcttt	2430-2451	919
10	G1_15sR	tcattgatgaccaataactttt	3349-3328	
11	G3_7L	tttgaacaattttaccagcaatta	3228-3251	881
12	G3_7R	agttgaaggaataattaaagaccaa	4109-4134	
13	G3_8L	tgtatttgaccctcaactactatttt	4050-4077	700
14	G3_8R	ctactaagtgaagggtgatttg	4750-4727	
15	G3_9L	gtcaacacacgcaatcacc	4716-4735	810
16	G3_9R	tccttgattggaagtcacataac	5546-5521	
17	G1_12-11L	tgtgactccaatcacaagga	5526-5546	657
18	G1_12-11sR	tggtgatcaagaaaaagctgcta	6183-6161	
19	G1_11L	tcatgaatgaaatcaaggagca	5883-5904	614
20	G1_11sR	caaggatgaagagaatattttgg	6497-6475	
21	G3_10L	ctcttcactcttgatcaaatcc	6485-6507	959
22	G3_10R	cagccctactcctgtttca	7444-7425	
23	G1_9sL	gaatgaactaaagctgaaacagga	7411-7434	560
24	G1_9sR	ttttattgaatgagaaattgtatcttt	7971-7945	
25	G1_9-8sL	tctccaatacagtagataaagc	7624-7646	622
26	G1_9-8sR	tcttcagggagaacceggagaattt	8246-8223	
27	G3_11L	aattctcgggttctcctga	8224-8243	897
28	G3_11R	ttttgaaagaagcttaattcctacatt	9121-9147	
29	G4_2L	ctgcttgtaaactgagcagct	9074-9094	816
30	G4_2R	aactttgggaggttaaagaaaaggaa	9890-9866	
31	G4_3L	cttcctttctttaaactcccaaag	9865-9888	818
32	G4_3R	tcgtaaaaatcaaccattatttacatc	10683-10657	
33	G1_5sL	ttcagcttgatgaaattttgg	10524-10544	944
34	G1_5sR	ggtcgagctccaattcaggt	11468-11449	
35	G1_4sL	tgaattggagctcgaccagt	11452-11471	808

36	G1_4R	ggggtttatactgtaatagttgctgga	12260-12234	
37	G1_4-3sL	ccttcagcaaaatcaaaaggt	11986-12006	515
38	G1_4-3sR	tcaaatcggaaagggccta	12501-12482	
39	G1_3sL	tggtcttagtaaataacttcacagca	12415-12441	807
40	G1_3R	tgaaggcttgatgaatggtg	13222-13201	
41	G3_12L	caaccattcatacaagccttca	13201-13222	849
42	G3_12R	gaaaagaaattgtgcaaatcaa	14050-14028	
43	G1_1L	tgattgcacaaatttctttca	14029-14051	676
44	G1_1R	ccagctaccgcggttataca	14705-14686	
45	G5_3L	ttgtataaccgcggtagctg	14685-14704	358
46	G5_3R	ggggttattttaataaggcaatt	15043-15019	

Элюция продуктов амплификации. Фрагменты, полученные в результате амплификации, очищали в 1.5%-ном агарозном геле. Элюция фрагментов из геля проводилась с использованием набора для элюции Zymoclean™ Gel DNA Recovery Kit (Zymo Research, США) в соответствии с инструкцией фирмы-производителя.

Секвенирование. Нуклеотидную последовательность ПЦР-фрагментов определяли с прямого и обратного праймеров на приборе 3500 Genetic Analyzer с использованием реагентов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США) согласно рекомендациям фирмы-производителя.

2.6. Биоинформационный анализ

Анализ хроматограмм проводили с помощью программы ChromasPro 13.3 (Technelysium, Australia). Выравнивание последовательностей, полученных в результате секвенирования, с последовательностями, размещенными в базах данных GenBank, было выполнено нами с использованием ресурсов NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Для построения кладограмм применяли программу MEGA7 (Kumar et al., 2016) с использованием метода ближайших соседей (NJ). Статистическую достоверность полученного дерева оценивали при помощи величины бутстрэп-поддержки с числом репликаций 1000. Количественные данные о величине нуклеотидной изменчивости выборки, величину средней нуклеотидной дивергенции (d) и сравнение межгрупповой и внутригрупповой изменчивости проводили в программе MEGA7 (Kumar et al., 2016).

Медианная сеть митохондриальных гаплотипов была построена в программе PopART (Leigh et al., 2015) с применением алгоритма TCS (Clement et al., 2000).

2.7. Статистический анализ

В экспериментах по изучению предпочтений самок при выборе мест для откладки яиц, пищевого поведения личинок и продолжительности преимагинального развития *Ae. albopictus* для каждой экспериментальной группы были рассчитаны частоты признаков и вычислены средние квадратические отклонения частот. Расчёт производили по стандартной методике (Плохинский, 1982). Расчёт предпочтений самок при откладке яиц, производился по формуле (1):

$$fx = \frac{n_x}{N_x^1} \times 100\% \quad (1)$$

где:

f_x – предпочтения самок при откладке яиц (%);

n_x – число яиц в данной ёмкости (шт);

N_x^1 – суммарное число яиц, отложенное самками комаров (шт).

Стандартная ошибка доли предпочтений самок, рассчитывалась по формуле (2):

$$S_f = \sqrt{\frac{fx \times (100 - fx)}{N_x^2}} \times 100\% \quad (2)$$

где:

N_x^1 – суммарное число самок комаров, участвующих в опыте. $N_x^1 = 200$ (шт).

В эксперименте по оценке продолжительности преимагинального развития комаров стандартная ошибка доли среднего значения f_s рассчитывалась по той же формуле. Суммарное число наблюдений (N_x) соответствовало числу особей в эксперименте, успешно прошедших данную стадию развития.

В эксперименте по оценке пищевого поведения личинок комаров для подтверждения достоверности различий между группами выборки сравнивали между собой с использованием критерия соответствия Пирсона по формуле (3):

$$\chi^2 = \frac{\sum |\mathcal{E}_i - T_i|^2}{T_i}, \text{ для числа степеней свободы } df \geq 2 \quad (3)$$

где:

\mathcal{E}_i – фактическая частота наблюдения;

T_i – теоретически ожидаемая частота наблюдения;

Вывод делали исходя из полученных значений χ^2 по стандартной методике.

Особи комаров участвующие в экспериментах имели индивидуальные различия в поведении, биологии, физиологии и т.д., влияющие на результаты опытов. Эти различия могут быть приравнены к случайным ошибкам. Ошибки такого рода невозможно устранить, однако мы постарались снизить их роль за счёт увеличения выборок.

2.8. Построение рисунков географического расположения точек отлова комаров

Приведённые рисунки и карты являются оригинальными. Первичное построение карт проводилось в геоинформационной системе «Панорама 14.0.1». Данные наблюдаемых температур были взяты из научно-прикладного справочника «Климат России» с шагом 2,5 минуты. Данные о флористическом районировании юга европейской части России получены из Атласа Черноморского побережья Кавказа (Мокиевский и др., 2019). Данные о флористическом районировании Дальнего Востока России скомпилированы автором из атласов, карт и печатных изданий, посвящённых флоре региона. Изотермы построены методом интерполирования. Итоговый вариант рисунка оформлен в программе Adobe Illustrator 2020.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Распространение комаров подрода *Stegomyia*

В ходе исследований нами было обнаружено 6 видов комаров подрода *Stegomyia*: *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, *Ae. cretinus* Edwards, 1921, *Ae. flavopictus*, *Ae. galloisi*, *Ae. sibiricus*. Данные о сборах комаров представлены в таблице 4.

Таблица 4 – Количественные данные о сборах комаров

Населённый пункт, месяц, год учёта	Вид	Количество особей, определённых морфологически	Плотность (количество нападающих самок, шт/30 мин)
Хабаровский край			
г. Хабаровск, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	150	122
	<i>Ae. sibiricus</i>	7	7
г. Хабаровск, 08.2021	<i>Ae. flavopictus</i>	201	201
	<i>Ae. sibiricus</i>	27	27
г. Вяземский, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
	<i>Ae. sibiricus</i>	1	-
г. Бикин, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	14
с. Маяк, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
с. Лидога, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
г. Комсомольск-на-Амуре, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	150	89
Приморский край			
пгт. Лучегорск, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
с. Пожарское, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
г. Дальнереченск, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
п. Горные ключи, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
с. Дмитриевка, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i> ,	15	-
	<i>Ae. galloisi</i>	1	-

г. Уссурийск, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	100	82
г. Владивосток, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	150	106
г. Владивосток, 08.2021	<i>Ae. flavopictus</i>	400	207
	<i>Ae. sibiricus</i>	62	38
п. Русский, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	11
п. Русский, 08.2021	<i>Ae. flavopictus</i>	15	9
	<i>Ae. sibiricus</i>	7	5
г. Фокино, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
г. Находка, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	150	98
г. Партизанск, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
с. Барабаш, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
Еврейская автономная область			
пгт. Теплозёрск, 07.2020	<i>Ae. flavopictus</i>	15	-
Амурская область			
г. Благовещенск, 07.2020	<i>Ae. sibiricus</i>	35	68
г. Свободный, 07.2020	<i>Ae. sibiricus</i>	26	-
Красноярский край			
г. Красноярск, 08.2021	<i>Ae. sibiricus</i>	31	30
Томская область			
г. Томск, 08.2021	<i>Ae. sibiricus</i>	36	36
Новосибирская область			
г. Новосибирск, 08.2021	<i>Ae. sibiricus</i>	32	15
г. Бердск, 08.2021	<i>Ae. sibiricus</i>	35	31
Республика Крым			
г. Севастополь, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	50	28
г. Севастополь, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	56
г. Ялта, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	15	14
г. Ялта, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	119
г. Алушта, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	100	38
г. Керчь, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	53

Краснодарский край и Республика Адыгея			
пгт. Джубга, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	21	-
пгт. Джубга, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	50	47
пгт. Джубга, 07.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	129
пгт. Агой, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Туапсе, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	50	-
г. Туапсе, 08.20.2020	<i>Ae. albopictus</i>	50	59
г. Туапсе, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	87
с. Шепси, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	50	-
мкр. Совет Квадже, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	12	-
аул Хаджико, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	21	-
с. Зубова Щель, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	17	-
с. Зубова Щель, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	300	41
мкр. Лазаревское, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	20	-
мкр. Лазаревское, 06.2019	<i>Ae. albopictus</i>	640	59
с. Детляжка, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
мкр. Уч-Дере, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	19	-
с. Пластунка, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
мкр. Нижняя Хобза, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	26	-
пгт. Сириус, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	9	-
пгт. Красная поляна, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	48	-
пгт. Красная поляна, 07.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	47
г. Adler, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	32	-
г. Adler, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	50	-
	<i>Ae. cretinus</i>	12	-
с. Эстосадок, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	16	-
с. Хоста, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	11	-
г. Сочи, 08.2017	<i>Ae. albopictus</i>	59	-
г. Сочи, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	1865	190
	<i>Ae. aegypti</i>	5	-
г. Сочи, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	300	237

ст. Ханская, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Белореченск, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Майкоп, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	44	-
г. Майкоп, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	300	110
г. Апшеронск, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Хадыженск, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
с. Гайдук, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Анапа, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	4	2
г. Анапа, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	50	18
г. Анапа, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	70
г. Геленджик, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Абинск, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	21	-
г. Абинск, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	50	21
пгт. Ильский, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
пгт. Яблоневский, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Краснодар, 08.2018	<i>Ae. albopictus</i>	50	48
г. Краснодар, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	300	134
г. Краснодар, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	129
г. Лабинск, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Армавир, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	67	67
г. Кропоткин, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Кореновск, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	15	11
г. Тимашевск, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	15	10
г. Усть-Лабинск, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
с. Цибанобалка, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
ст. Ладожская, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	15	-
г. Тихорецк, 08.2020	<i>Ae. albopictus</i>	100	51
г. Тихорецк, 08.2021	<i>Ae. albopictus</i>	115	70
Абхазия			
г. Гагра, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	75	75
с. Гудаута, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	79	79
г. Сухум, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	67	67

с. Адзюбжа, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	51	51
г. Очамчыра, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	126	126
г. Гали, 08.2019	<i>Ae. albopictus</i>	46	46
г. Новый Афон, 07.2021	<i>Ae. albopictus</i>	150	46
с. Хиацха, 07.2021	<i>Ae. albopictus</i>	98	26

Примечание: 1. Сборы комаров проводились без разделения на виды. Собирались все комары, относящиеся к роду *Aedes*, и затем проводилась их видовая идентификация. Отсутствие определённого вида комаров в точке сбора означает, что его не было в сборах, а не избирательность при сборах. 2. В населённых пунктах Биробиджан, Смидович (Еврейская автономная область), Чегдомын, Берёзовый, Де-Кастри (Хабаровский край), Омск, Куйбышев, Чулым (Омская область), Изобильный, Ставрополь, Невинномысск, Красногвардейское, Барсуковская (Ставропольский край), Журавская, Березанская, Гостагаевская, Новомалороссийская (Краснодарский край) комаров подрода *Stegomyia* не обнаружено.

3.1.1. Распространение комаров подрода *Stegomyia* на юге европейской части России

В ходе исследований на юге европейской части России нами было обнаружено 3 вида комаров подрода *Stegomyia*: *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, *Ae. cretinus*.

Ae. cretinus был обнаружен нами в двух личиночных биотопах (автомобильных покрышках) на окраине г. Адлер и выращен до имаго. В одном из них были личинки только этого вида, в другом личинки находились совместно с личинками *Ae. albopictus*.

Ae. aegypti был встречен нами в городе Сочи в единственном местообитании (ул. Дагомысская, учёт 27.08.2019). Самки комаров нападали совместно с *Ae. albopictus*. В результате суточного учёта активности комаров было зарегистрировано 5 нападающих самок *Ae. aegypti* на 1865 самок *Ae. albopictus*.

Мы отследили, как изменялся ареал *Ae. albopictus* с 2017 по 2021 год (табл. 1). По нашим данным, в 2021 году северная граница распространения *Ae. albopictus* проходила через города Тимашевск, Тихорецк, Кропоткин, Армавир и Лабинск, а также на полуострове Крым в городе Керчь и Севастополь, и на ЮБК от Ялты до г. Алушты. Таким образом, за период наших наблюдений на юге европейской части России ареал *Ae. albopictus* ежегодно расширялся на север с шагом до 65 км. Нами исследовано распространение *Ae. albopictus* на территории Абхазии. Вид был обнаружен вдоль всей прибрежной зоны Абхазии.

Точки сбора комаров на юге европейской части России представлены на рисунке 7.

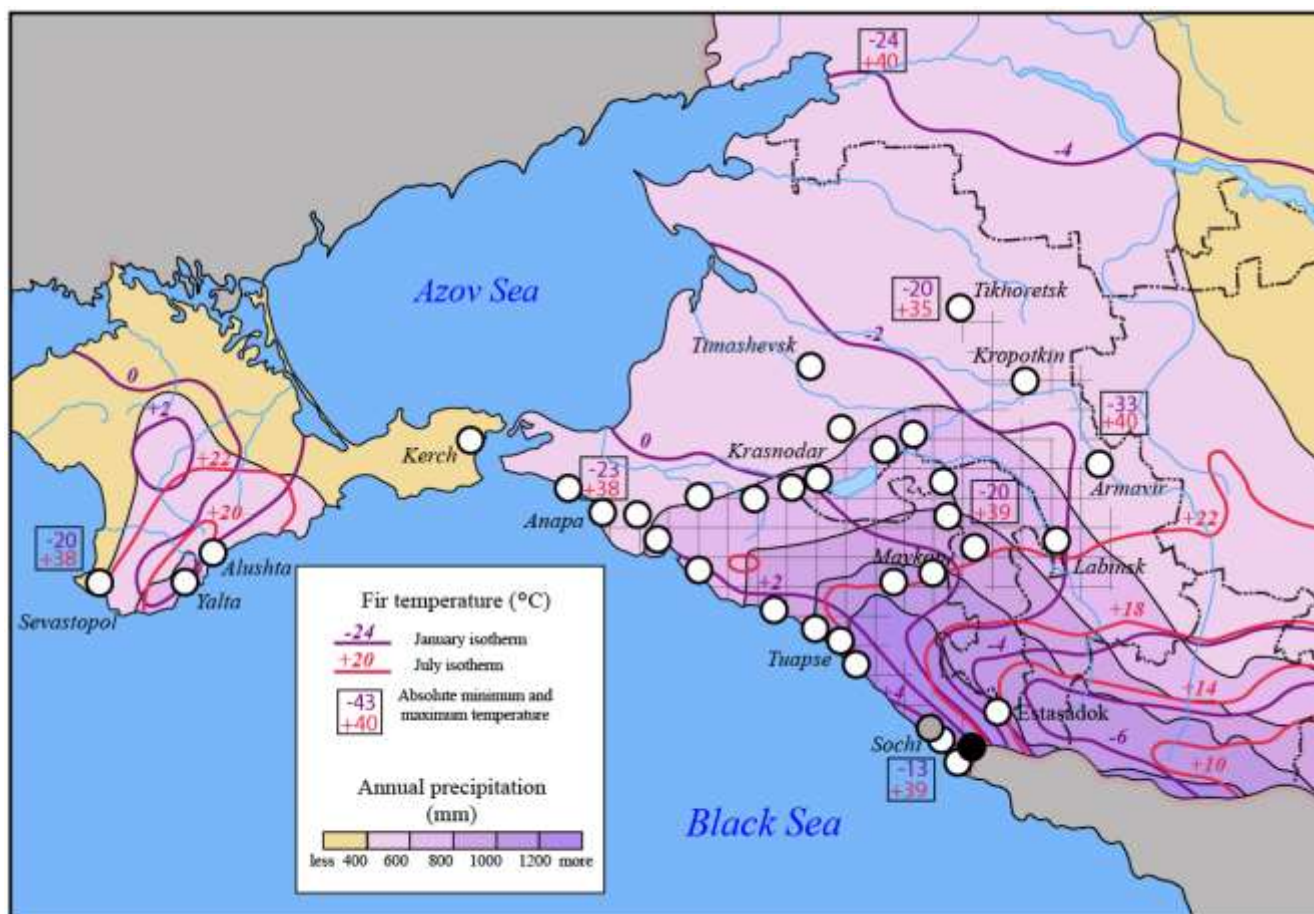


Рисунок 7 – Климатическая карта юга европейской части России

На рисунке 7 пунсонами отмечены места сбора комаров: белыми – *Ae. albopictus*, серым – *Ae. aegypti*, чёрным – *Ae. cretinus*. Штриховкой показан ареал сплошного распространения *Ae. albopictus*.

Мы отслеживали изменение ареала *Ae. albopictus* с 2017 по 2021 гг. В 2016 году *Ae. albopictus* был распространён на территории России исключительно вдоль Черноморского побережья. В 2017 г. *Ae. albopictus* преодолел Большой Кавказский хребет и достиг г. Майкопа. Нами установлено, что в 2018 г. вид продолжил продвижение на север и к августу этого года заселил города Краснодар, Белореченск, станицу Ханская. В городе Краснодаре интенсивность нападения самок в августе 2018 г. составила 48 особей за 30 мин (наблюдение 15.08.2018). Поблизости от нападающих самок нами были найдены многочисленные биотопы с личинками. Регулярная встречаемость и высокая численность *Ae. albopictus* косвенно указывают на наличие укоренившихся и активно размножающихся популяций в этих населённых пунктах. В 2018 г. в станицах Донская, Пластуновская, Платнировская, городах Кореновск, Армавир, Лабинск *Ae. albopictus* нами не был обнаружен. В 2019 г. *Ae. albopictus* продвинулся дальше на север до городов Тимашевск, Кореновск, Кропоткин. В городах Тимашевск и Кореновск *Ae. albopictus*

был отмечен нами только в отдельных локациях. Интенсивность нападения самок в местах учёта не превышала 10 особей за 30 мин. Это подтверждает гипотезу о недавнем заселении *Ae. albopictus* двух вышеупомянутых населённых пунктов. В станицах Березанской, Журавской, Новомалороссийской, Ильинской, городе Тихорецке, селе Красногвардейском *Ae. albopictus* нами не обнаружен. Наиболее восточной точкой нахождения *Ae. albopictus* в 2017 и 2018 гг. был город Майкоп. В 2018 г. мы обследовали территории городов Лабинск, Армавир, Кропоткин и их окрестностей, где вид обнаружен не был. Однако к августу 2019 г. *Ae. albopictus* успешно заселил данные города. В городе Армавире отмечена высокая численность *Ae. albopictus*: при учёте «на себе» зарегистрировано 67 нападающих самок за 30 минут. В 2020 г. *Ae. albopictus* был найден нами в двух населённых пунктах полуострова Крым: в г. Севастополе и в г. Ялте. В 2021 г. ареал *Ae. albopictus* расширился вдоль ЮБК до г. Алушта, а также мы обнаружили комаров этого вида в г. Керчь. В городах Ставрополь, Невинномыск, Изобильный, станице Барсуковская *Ae. albopictus* в 2021 году нами не выявлен. Таким образом, максимальное наблюдаемое ежегодное продвижение *Ae. albopictus* составляло 60 км на север и на 90 км на восток вглубь Русской равнины.

Современная северная и восточная границы ареала *Ae. albopictus* соответствуют изогисте 550 мм в год и влажности воздуха 60% в летний период. В настоящий момент *Ae. albopictus* успешно освоил зоны влажного субтропического, мягкого умеренного, умеренно континентального, субтропического сухого и средиземноморского климата. Мы можем предположить, что основными лимитирующими климатическими факторами, ограничивающими распространение *Ae. albopictus*, являются не средние и минимальные зимние температуры, а влажность воздуха и сумма эффективных температур летом. В качестве примера можно отметить, что в г. Майкопе в январе 2019 г. температура воздуха больше недели опускалась до -5°C , а в отдельные дни до -12°C .

Нами было показано, что этапы расширения ареала *Ae. albopictus* совпадают с границами отдельных флористических районов (Мокиевский и др., 2019). Флористические районы в зоне инвазии *Ae. albopictus* представлены на рисунке 8.

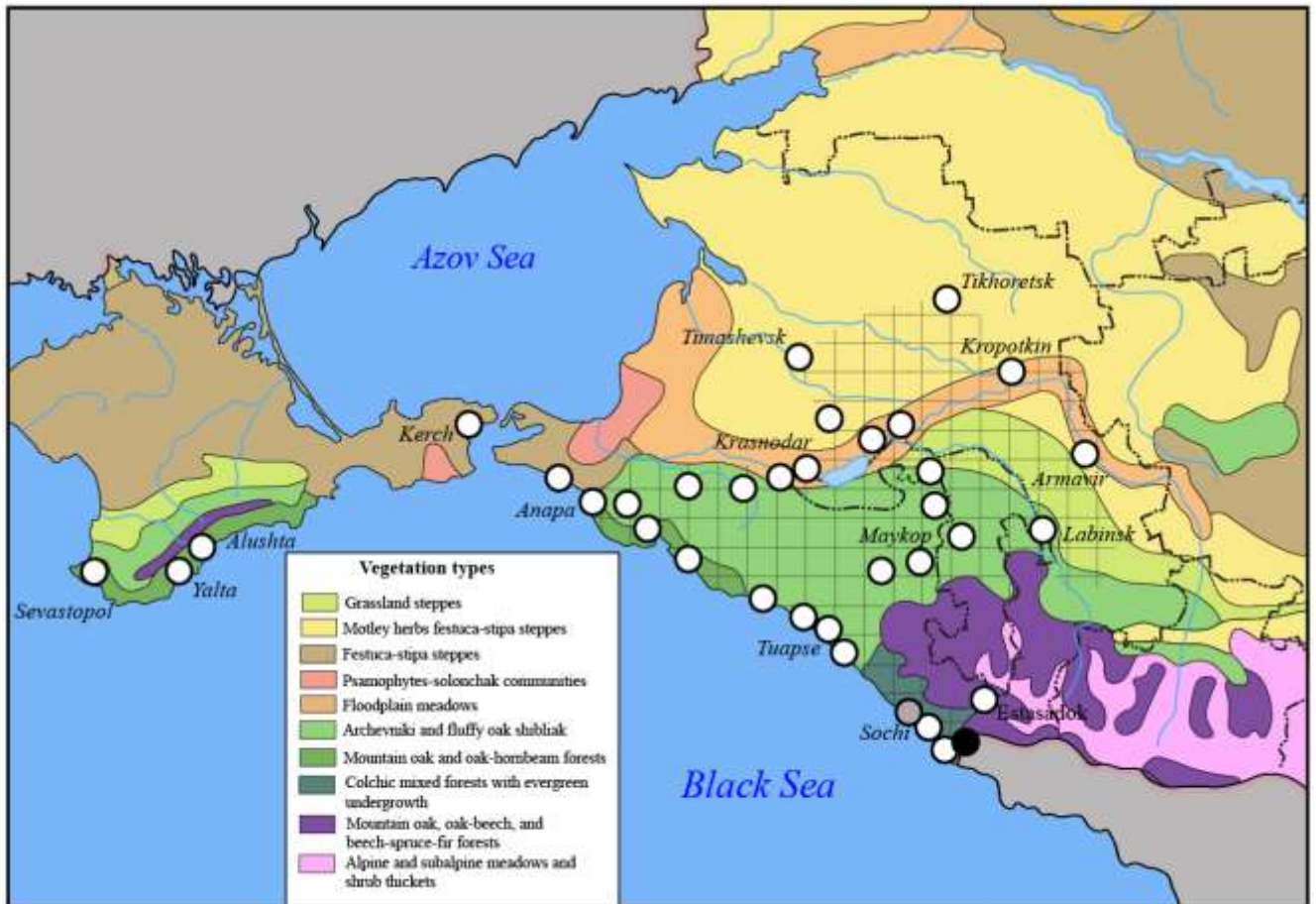


Рисунок 8 – Флористическое районирование юга европейской части России

На рисунке 8 пунсонами отмечены места сбора комаров: белыми – *Ae. albopictus*, серым – *Ae. aegypti*, чёрным – *Ae. cretinus*. Штриховкой показан ареал сплошного распространения *Ae. albopictus*.

Ae. albopictus начал свою инвазию с захвата колхидских смешанных лесов с вечнозелёным подлеском в районе Большого Сочи, куда предположительно попал через морской порт с грузами. Колхижские смешанные леса, из всех имеющихся на европейском юге флористических районов, наиболее приближены к влажным субтропикам юго-восточной Азии, откуда исторически *Ae. albopictus* начал своё распространение по континентам. Следующим этапом расселения было освоение видом горных дубовых и дубово-грабовых лесов, занимающих территорию вдоль Черноморского побережья от Мамедовой Щели до п. Джубги, и вглубь европейской части России до г. Белореченска. В 2018 г. *Ae. albopictus* захватил район плавней и пойменных лугов на севере до города Краснодара, а также район арчевников и пушисто-дубовый шибляк на западе до г. Анапы. В 2019 г. *Ae. albopictus* распространился по всей территории луговых степей от г. Белореченска до г. Армавира. Современная северная и восточная границы ареала совпадают с границами вышеописанных флористических районов.

Дальнейшее продвижение на север или запад требует освоения разнотравно-типчаково-ковыльных степей, которые мало пригодны для существования *Ae. albopictus*. Современная западная граница распространения *Ae. albopictus* также совпадает с началом флористического района типчаково-ковыльных степей, малопригодных для существования популяций азиатского тигрового комара. Данный район характеризуется малым количеством древесной растительности и преобладанием злаков, не способных создать микроклимат для днёвок комаров.

3.1.2. Распространение комаров подрода *Stegomyia* на Дальнем Востоке России, в Восточной и Западной Сибири

На Дальнем Востоке Российской Федерации нами было обнаружено 3 вида комаров подрода *Stegomyia*: *Ae. flavopictus*, *Ae. galloisi*, *Ae. sibiricus*. В Восточной и Западной Сибири был обнаружен один вид – *Ae. sibiricus*. Точки сбора комаров на Дальнем Востоке России представлены на рисунке 9.

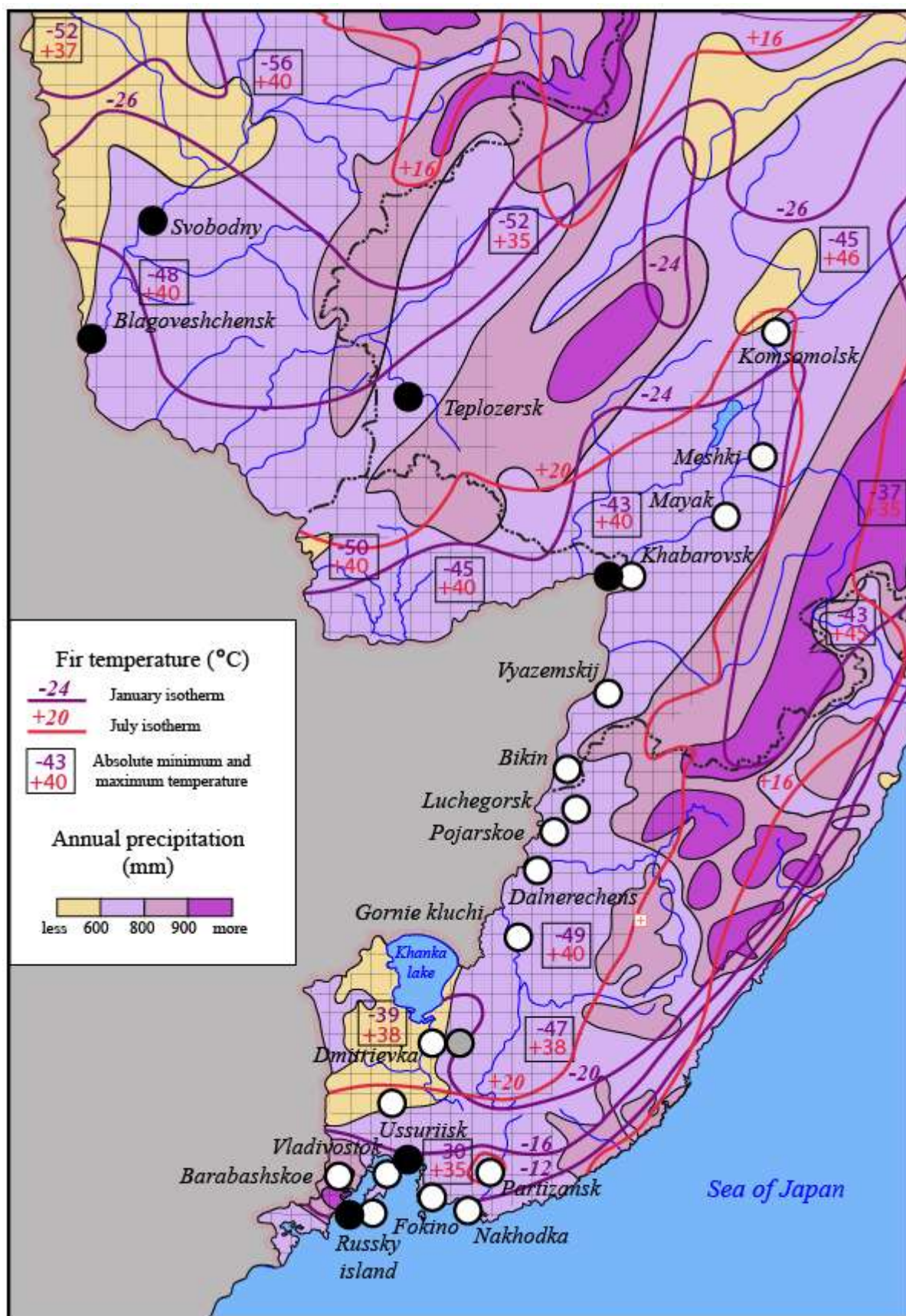


Рисунок 9 – Климатическая карта Дальнего Востока России

Примечание: на рисунке пунсонами отмечены места сбора комаров: белыми – *Ae. flavopictus*, серым – *Ae. galloisi*, чёрным – *Ae. sibiricus*. Мелкой штриховкой показан ареал сплошного распространения *Ae. flavopictus*. Крупной штриховкой показан ареал сплошного распространения *Ae. sibiricus*.

Ae. flavopictus в 2021 г. занимал территорию от южных дальневосточных границ РФ до г. Комсомольска-на-Амуре и Еврейского автономного округа. Восточная граница ареала *Ae. flavopictus* совпадала с изотермой июля $+20^{\circ}\text{C}$, северная граница ареала *Ae. flavopictus* совпадала с изотермой января -24°C . Плотность популяции комаров данного вида была высокой по всему ареалу. За несколько последних лет *Ae. flavopictus* продвинулся более чем на 700 км на север региона: из умеренного муссонного климата до территорий с континентальным климатом. Самки активно нападали на человека в течение всего светового дня. Наибольшая активность нападения наблюдалась в крупных городах: Хабаровск (86 нападающих самок за 30 минут), Владивосток (63 нападающих самок за 30 минут), Комсомольск-на-Амуре (41 нападающая самка за 30 минут), Находка (31 нападающая самка за 30 минут). Ареал *Ae. flavopictus* попадает в зону муссонного климата и ограничивается природной зоной подтайги.

На территории Приморского края в зоне умеренного муссонного климата нами было отловлено два самца *Ae. galloisi*. Исключая случаи неверного его определения, это самое северное место обнаружения вида.

Ae. sibiricus присутствовал во всех исследованных нами районах Дальнего Востока, а также был встречен нами Сибири (Красноярском крае, Томской и Новосибирской областях). Северная, восточная и западная границы распространения *Ae. sibiricus* выявлены не были. По всему изученному ареалу *Ae. sibiricus* плотность популяции данного вида уступала плотности *Ae. flavopictus*. Самки нападали на человека в течение всего светового дня, но их число не превышало 15 нападающих самок за 30 минут. Максимальное число нападающих самок наблюдалось в городе Благовещенске. *Ae. sibiricus* встречается в зонах муссонного, умеренного и континентального климата, превалируя в таёжной природной зоне.

Мы сопоставили ареалы *Ae. sibiricus* и *Ae. flavopictus* с растительными сообществами Дальнего Востока России. Данные распространения комаров подрода *Stegomyia* по флористическим районам Дальнего Востока России представлены на рисунке 10.

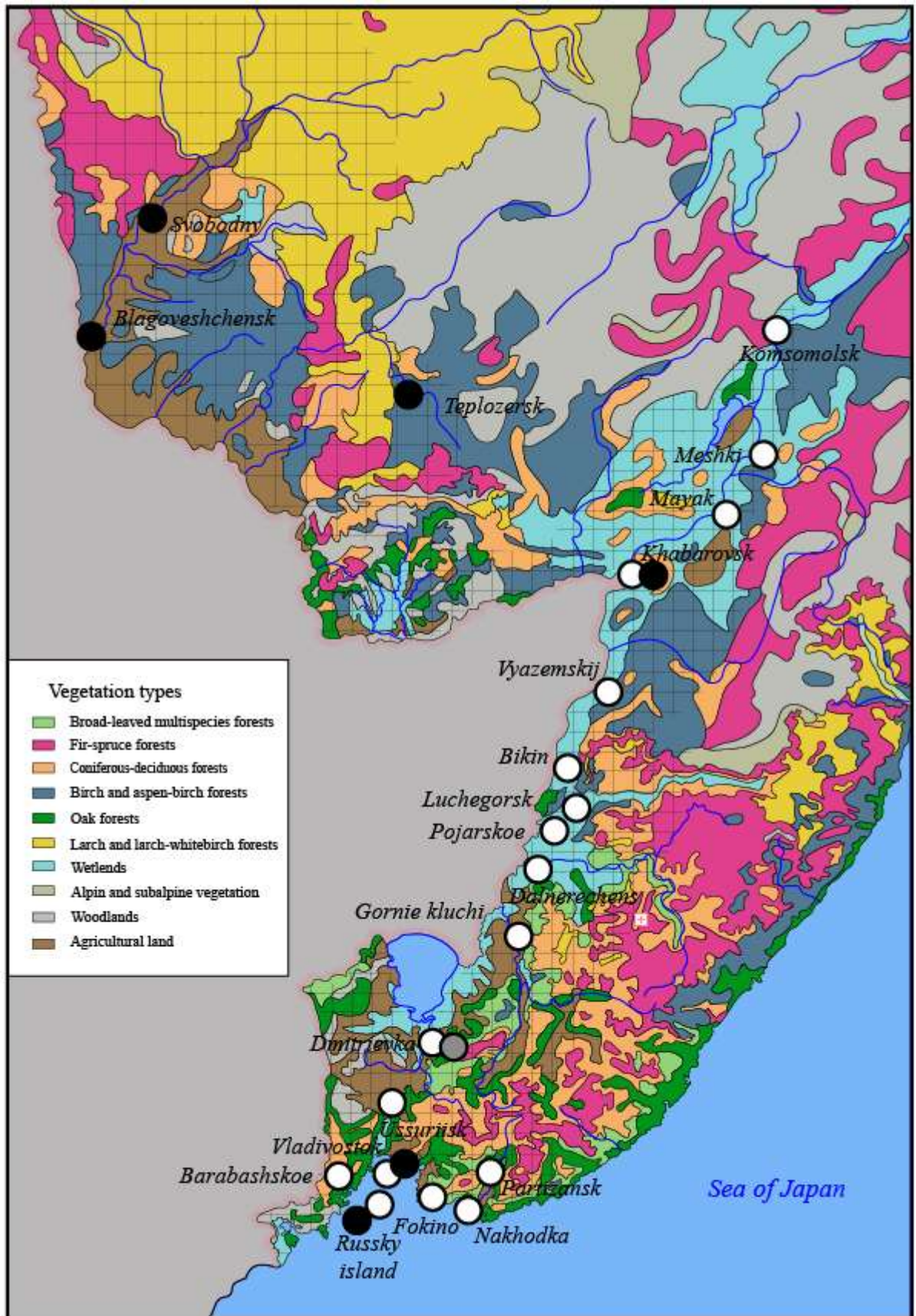


Рисунок 10 – Карта флористического районирования Дальнего Востока России

Примечание: на рисунке пунсонами отмечены места сбора комаров белыми – *Ae. flavopictus*, серым – *Ae. galloisi*, чёрным – *Ae. sibiricus*. Мелкой штриховкой показан ареал сплошного распространения *Ae. flavopictus*. Крупной штриховкой показан ареал сплошного распространения *Ae. sibiricus*.

На Дальнем Востоке приуроченность комаров подрода *Stegomyia* к флористическим районам выражена слабо. Местообитания обоих видов включают сельскохозяйственные угодья и смешанные леса. *Ae. flavopictus* тяготеет к хвойно-широколиственным лесам, болотам, лугам и плавням. *Ae. galloisi* предпочитает лиственничные и лиственнично-белоберёзовые леса, пихтово-еловые леса, берёзовые и осиново-белоберёзовые леса.

Ae. sibiricus чаще всего встречался в населённых пунктах сельского типа и на окраинах городов, где произрастало много деревьев. Плотность популяции возрастала с продвижением на север Дальневосточного региона. Мы находили личинок данного вида как в ёмкостях с водой естественного происхождения (дуплах, развилках деревьев), так и антропогенного происхождения (автомобильных покрышках). *Ae. flavopictus* превалировал в антропогенно-трансформированных территориях, зачастую лишенных растительности: на свалках, во дворах многоэтажных зданий, в промышленных зонах. Популяция *Ae. flavopictus* имела максимальную плотность в городах Владивосток и Хабаровск. Личинки *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus* были обнаружены нами в ёмкостях антропогенного происхождения: в банках, вазонах, автомобильных покрышках, заполненных дождевой водой. В дуплах деревьев, считающихся основными личиночными биотопами для комаров подрода *Stegomyia*, нами были найдены личинки только одного вида *Ae. sibiricus*.

3.2. Характеристика природных популяций *Ae. albopictus*

3.2.1. Суточная активность нападения самок *Ae. albopictus*

Мы оценили суточную активность имаго *Ae. albopictus*. Учёты, выполненные в различные месяцы и на разных территориях, существенно различаются по абсолютной численности особей, однако совпадают по времени активности. На рисунке 11 представлены учёты, проведённые в мкр. Лазаревское 01.06.2019 и в мкр. Сочи 27.08.2019.



Рис 11 – Суточная активность нападения самок *Ae. albopictus*

Примечание: на рисунке вертикальными линиями отмечено время рассвета и заката, пунктиром – для наблюдений в Центральном мкр., сплошной линией – в Лазаревском мкр.

Самки *Ae. albopictus* атаковали в течение всего светлого периода суток, с бимодальными пиками в течение 3-4 часов от рассвета и перед закатом и небольшим пессимумом в течение двух часов в районе полудня. Самки *Ae. albopictus* садились на прокормителя почти в произвольном месте, незамедлительно начиная акт кровососания. В утренние часы мы также наблюдали повышение активности роящихся самцов. После заката (на рисунке 11 время заката соответствует интервалу с 19 до 20 часов) наблюдали резкое снижение активности имаго. Максимальная интенсивность нападения была зарегистрирована в городе Сочи в конце августа и составляла 190 нападающих самок за 30 минут. Самки начинали нападать вскоре после восхода солнца, достигая утреннего пика активности к 7 часам. Полученные данные согласуются с наблюдениями, выполненными на юге Китая (Yin et al., 2019).

3.2.2. Характеристики личиночных биотопов *Ae. albopictus*

Нами было изучено 52 личиночных биотопа *Ae. albopictus* на территории Краснодарского края и Республики Адыгея. Численность личинок варьировала от единичных особей до 200 штук. Чаще всего (в 20 изученных биотопах) личинки *Ae. albopictus* обитали совместно с личинками рода *Culex* (*Culex pipiens* Linnaeus, 1758; *Culex torrentium* Martini, 1925); реже – с другими видами *Aedes* (в 13 изученных биотопах) (*Aedes koreicus* Edwards, 1917; *Aedes geniculatus* Olivier, 1791); очень редко (не чаще 5 %) – с личинками *Anopheles* (*Anopheles maculipennis* s. s. Meigen, 1818; *Anopheles plumbeus* Stephens, 1828). Личинки *Ae. albopictus* преимущественно развивались в автомобильных покрышках, бочках, срезанных канистрах для воды, вазонах на кладбищах, в различных ёмкостях на мусорных свалках. Количество личиночных биотопов *Ae. albopictus* было максимально внутри населённых пунктов. В ёмкостях, заполненных водой, расположенных на отдалении от населённых пунктов, частота обнаружения *Ae. albopictus* падала, а личинок комарами рода *Culex* – возрастала.

В личиночных биотопах нами были измерены показатели общей (Gh) и карбонатной (Kh) жёсткости воды, уровень растворённого в воде кислорода (O₂), водородный показатель воды (pH), температура (T), уровень общей минерализации (TDS), электропроводность воды (ES). Данные о характеристиках личиночных биотопов *Ae. albopictus* представлены в таблице 5.

Таблица 5 – Местообитания личинок *Ae. albopictus*

Населённый пункт, координаты (N, E)	Кол-во лич. (шт)	Место выплода	NO ₃ (мг/л)	TDS (ppt)	ЕС (µs)	O ₂ (mg/l)	T (°C)	pH	Kh (°d)	Gh (°d)
Джубга, 44.316428 38.695406	50	бочка	0	0,01	0,02	3,8	26,6	7,9	3	2
Туапсе, 44.1080510 39.0867182	1	покрышка	0	0,13	0,26	4,5	23,3	6,8	3	9
Шепси, 44.0411577 39.1553096	8	бочка для дождевой воды	10	0,03	0,07	4,2	30,6	6,9	5	0,5

Совет Квадже, 43.995833 39.214427	5	лодка с дождевой водой	0	0,6	1,21	4,0	27,7	6,7	13	15
Хаджико, 44.007527 39.335880	40	покрышка	10	0,04	0,1	4,0	25,0	7,6	3	3
Зубова щель, 48.837521 39.438109	42	старый чайник	0	0,04	0,1	4,0	24,5	7,6	3	3
Зубова щель, 48.837521 39.438109	138	покрышка	25	0,06	0,12	4,0	24,2	7	6	3
Лазаревское, 43.9169184 39.3383490	104	колесо на стройке	0	0,53	1,06	4,0	25,2	7,6	18	13
Лазаревское, 43.9168046 39.3451071	25	скол трубы	0	0,34	0,68	4,0	30,2	7,6	17	15
Совхоз, 43.7543012 39.5307230	30	покрышка	15	0,1	0,2	4,0	21,1	6,9	5	6
Ун-Дэре, 43.6635346 39.6260182	26	покрышка	15	0,08	0,17	4,0	18,8	7,6	6	1
Пластунка, 43.672831 39.757234	8	покрышка	5	1,03	2,02	4,0	19,4	7,8	18	14
Сириус, 43.412777 39.937724	155	ёмкость для мытья обуви	0	0,22	0,44	4,5	26,6	7,4	8	13
Адлер, 43.435405 39.923936	206	низкая бочка	3	0,31	0,62	4,0	23,3	7,6	20	14

Хоста, 43.511964 39.872095	145	банка из под краски	2	0,14	0,28	4,0	21,6	7,4	13	14
Сочи, 43.619225 39.727069	37	покрышка	0	0,1	0,2	4,0	20,6	7,1	3	4
Сочи, 43.618398 39.725053	65	коробка из под молока	25	0,27	0,54	4,0	19,8	7,1	6	13
Ханская, 44.682933 39.972675	7	покрышка	1	0,59	1,19	4,0	21,8	7,7	19	16
Белореченск, 44.755661 39.874615	2	клумба из покрышек	25	0,53	1,07	4,0	23,6	7,4	20	16
Белореченск, 44.766681 39.911113	14	ваза	-	0,41	0,83	4,0	22,6	7,3	15	10
Майкоп, 44.633831 40.088562	105	ваза	5	0,50	1,01	4,0	21,7	7,6	20	6
Апшеронск, 44.457439 39.754043	48	срезанная пластиковая бутылка	-	0,22	0,45	4,0	23,2	7,8	14	10
Хадыженск, 44.436630 39.514880	70	банка	-	0,14	0,29	4,0	22,7	7,7	14	10
Гайдук, 44.782850 39.682669	105	бутылка 5л.	-	0,70	1,44	4,0	23,6	7,7	18	14
Абинск, 44.862534 38.175716	27	ваза	-	0,48	0,95	4,0	23,2	7,4	18	14
Яблоневский,	45	Банка 3л.	-	0,21	0,42	4,0	23,0	7,5	14	8

45.000986 38.934640										
Краснодар, 45.121661 38.981115	18	срезанная бутылка	-	0,56	1,13	4,0	22,8	7,1	19	16
Кореновск, 45.466365 39.481626	61	шина	-	0,42	0,91	4,0	23,6	7,0	18	14
Кореновск, 45.456278 39.433937	31	ваза	-	0,05	0,18	4,1	23,2	7,1	6	8
Кореновск, 45.455108 39.430796	25	ваза	-	0,61	1,32	4,0	23,2	7,0	8	10
Тимашевск, 45.647521 38.931412	18	ваза	-	0,23	0,48	4,0	23,2	7,5	13	10
Тихорецк, 45.875572 40.088766	48	ваза	-	0,12	0,27	4,0	22,7	7,2	14	10
Усть- Лабинск, 45.237578 39.734390	29	шина	-	0,60	1,22	4,0	21,8	7,3	16	16
Кропоткин, 45.457561 40.580925	35	ваза	-	1,00	2,10	4,0	21,4	7,4	18	14
Кропоткин, 45.424887 40.539762	7	пакет	-	0,6	1,13	4,0	24,7	6,9	13	14
Армавир, 40.164687 44.053973	26	ваза	-	1,01	1,91	4,0	21,4	7,5	16	12
Армавир,	67	ваза	-	0,75	1,42	4,2	21,2	7,0	8	10

40.164687 44.053973										
Красная Поляна, 43.671224 40.195644	41	ваза	-	0,38	0,78	4,0	20,2	7,0	7	8
Эсто-садок, 43.681766 40.275151	44	железный контейнер	-	0,14	0,28	4,0	21,0	7,3	13	14
Адлер, 43.436265 39.917691	52	шина	-	0,19	0,51	4,2	26,6	7,4	8	13
Анапа, 44.884529 37.368347	16	ваза	-	0,20	0,48	4,0	23,1	7,3	14	9
Лабинск, 44.634704 40.712672	7	шина	-	0,47	0,93	4,0	23,3	7,1	14	10
Ладожская, 45.301587 39.939702	9	банка 3л.	-	0,04	0,14	4,0	24,5	7,4	5	3
Геленджик, 44.582051 38.063849	7	труба	-	0,14	0,26	4,0	25,2	7,2	6	5
Зубова щель, 43.843427 39.450790	32	шина	-	0,16	0,25	4,0	26,1	7,0	6	6
Краснодар, 45.106758 38.993316	67	шина	-	0,50	1,11	4,0	23,7	7,4	20	6
Краснодар, 45.106758 38.993316	50	ваза	-	0,71	1,49	4,0	22,7	7,1	14	8
Гагра,	16	шина	-	0,03	0,07	4,2	29,0	6,9	5	5

43.294679 40.264358											
Сухум, 43.000406 41.041924	54	шина	-	0,37	0,69	4,0	28,2	7,4	17	15	
Севастополь, 44.541394 33.519807	16	ваза	-	0,45	0,78	4,1	26,6	7,2	13	16	
Севастополь, 44.539497 33.521788	24	ваза	-	0,24	0,38	4,1	26,6	7,2	13	14	
Ялта, 44.489883 34.133809	32	ваза	-	0,58	1,11	4,0	27,2	7,2	16	13	

Примечание: в таблицах 5-7 максимальные и минимальные значения параметров выделены жирным шрифтом.

Для наглядности представим на рисунке 12 параметры личиночных местообитаний *Ae. albopictus* в логарифмической шкале.

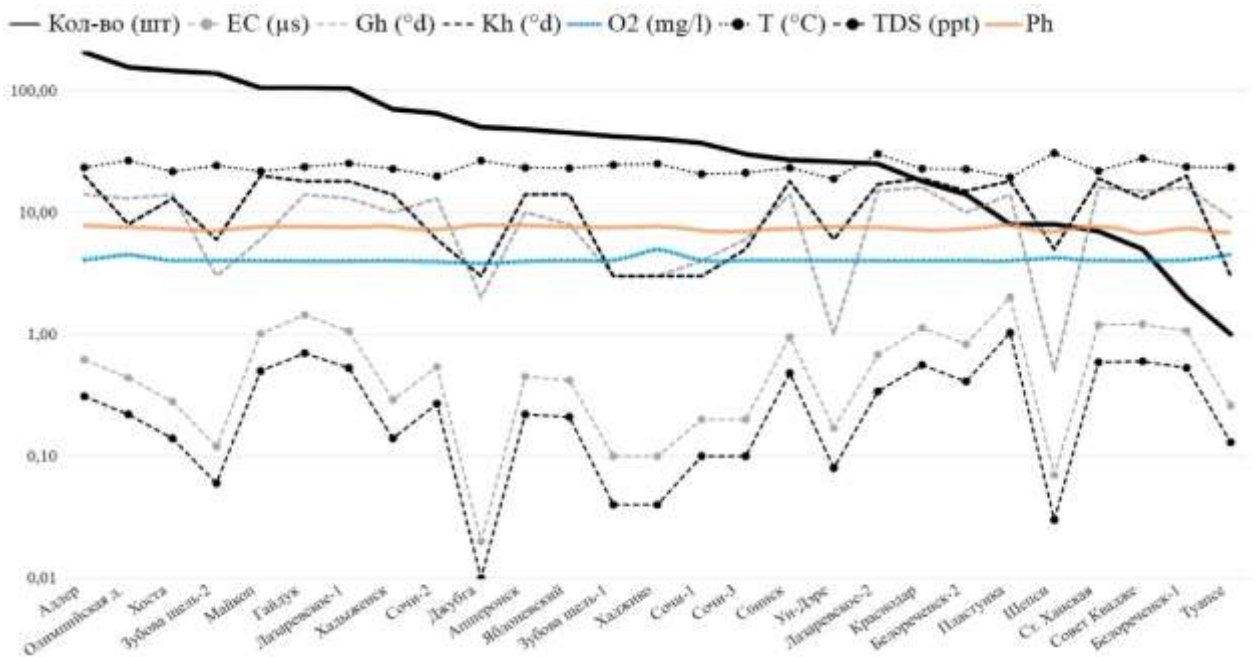


Рисунок 12 – Параметры личиночных местообитаний *Ae. albopictus* в логарифмической шкале

Примечание: на рисунке по горизонтальной шкале отмечены места сбора личинок, по вертикальной шкале – значения характеристик личиночных биотопов. Значения одинаковых характеристик для разных биотопов соединены линиями. Тип линии указывает на тип характеристики.

Показателем оптимальных значений экологических параметров для личинок комаров может служить высокая численность личинок в биотопах с данным интервалом характеристики. Для того чтобы выявить подобные соответствия, мы ранжировали личиночные биотопы по численности личинок: от биотопов с минимальным количеством личинок *Ae. albopictus*, до биотопов с максимальным количеством личинок *Ae. albopictus*. Однако корреляций численности личинок с какими-либо характеристиками нам выявить не удалось. В данном случае можно говорить только об интервалах характеристик биотопов, которые достоверно пригодны для жизни личинок *Ae. albopictus*. Сильнее всего в изученных местообитаниях менялись: уровень общей минерализации (TDS), электропроводность воды (ES), общая жёсткость (Gh) и карбонатная жёсткость воды (Kh). Наиболее консервативными были показатели кислотности воды (pH) и содержания в воде растворённого кислорода (O₂). Чтобы понять, насколько такие значения экологических параметров характерны для личинок комаров, мы сравнили личиночные биотопы *Ae. albopictus* с биотопами личинок рода *Culex* (*Cx. pipiens* и *Cx. torrentium*) и биотопами *An. plumbeus*. Эти виды выбраны нами, так как их преимагинальное развитие происходит в биотопах того же типа, что и у *Ae. albopictus*. Часто они развиваются в общих биотопах. Характеристики личиночных биотопов *Culex* sp. и *An. plumbeus* представлены в таблице 6 и таблице 7.

Таблица 6 – Местообитания личинок комаров родов *Culex* sp

Населённый пункт, координаты (N, E)	Кол-во лич. (шт)	Место вышлода	NO ₃ (мг/л)	TDS (ppt)	ЕС (µs)	O ₂ (mg/l)	T (°C)	pH	Kh (°d)	Gh (°d)
Зерноград, 46.837133 40.242666	168	пруд	12	0,26	1,52	1,5	28,7	7,1	6	10
Красногвардейское,	127	затопленная лодка	-	4,10	8,20	2,0	28,8	8,7	19	16

45.850238 41.482839										
Красногвардейское, 45.834080 41.520135	2	ручей	-	1,72	3,45	4,5	35,2	8,7	3	16
Ставрополь, 45.055089 41.966933	144	пруд	9	0,39	0,78	6,0	26,2	8,1	6	14
Ставрополь, 45.069028 41.936789	150	старый телевизор	-	0,72	1,41	4,7	25,1	8,2	20	16
Барсуковская, 44.7653 41.8036	1	река	-	0,24	0,48	5,0	28,5	8,5	3	6
Барсуковская, 44.765358 41.803605	6	пруд	-	1,25	2,50	4,0	27,3	7,8	15	16
Армаваир, 45.018811 41.131648	26	водохранилище	-	0,16	0,32	4,5	31,4	8,6	10	10
Армаваир, 44.961575 41.132482	21	ваза	-	0,73	1,47	4,9	30,3	7,9	20	16
Лабинск, 44.633886 40.712592	63	озеро	-	0,28	0,55	4,5	28,2	7,6	15	10
Ханская, 44.682933 39.972675	47	шины	7	0,77	1,56	4,0	28,5	7,8	16	16
Ханская, 44.682933 39.972675	163	шины	1	0,59	1,19	4,4	28,5	7,7	19	16
Ханская,	26	родник	5	0,26	0,52	4,5	17,4	7,6	15	16

44.682933 39.972675										
Белореченск, 44.775932 39.848239	129	ведро из под краски	-	1,08	2,17	3,5	27,3	7,8	20	10
Белореченск, 44.791932 39.842752	11	бочка	-	0,45	0,91	4,5	27,7	7,7	10	10
Белореченск, 44.755661 39.874615	41	шина	25	0,53	1,07	3,9	25,7	7,4	20	16
Белореченск, 44.766681 39.911113	55	ваза	-	0,41	0,83	5,0	26,1	7,3	10	8
Хадыженск, 44.436630 39.514880	20	ваза	-	0,14	0,29	4,5	22,7	7,7	10	16
Сириус, 43.412644 39.937932	7	Пожарный пруд	-	0,35	0,70	2,6	30,4	7,6	20	18
Весёлый, 43.409664 40.008418	14	шина	-	0,25	0,49	4,0	27,3	7,4	20	6
Гайдук, 44.780801 37.680039	4	водохранили ще	-	0,27	0,53	4,0	26,2	7,2	16	16
Гайдук, 44.782850 39.682669	31	ваза	-	0,70	1,44	5,0	26,0	7,7	8	8
Анапа, 44.953874 37.319716	60	ваза	-	0,64	1,27	2,8	27,4	7,1	18	16
Абинск, 44.863718	24	пруд	-	0,27	0,54	5,6	30,0	7,6	3	5

38.183067										
Ильинский, 44.838006 38.551500	9	ваза		1,15	2,30	4,0	28,6	7,4	19	16
Яблоневский, 45.000986 38.934640	1	банка		0,21	0,42	5,0	27,0	7,5	14	8
Краснодар, 45.121661 38.981115	58	ваза		0,56	1,13	4,8	29,0	7,1		
Платнировская, 45.383990 39.387960	111	ваза		0,97	1,96	4,6	24,8	7,3	14	16
Кореновск, 45.456580 39.432322	69	ваза		0,61	1,22	5,2	24,0	7,3	8	8

Таблица 7 – Местообитания личинок *An. plumbeus*

Населённый пункт, координаты (N, E)	Характеристики личиночных биотопов					
	Место выплода	Высота над уровнем моря (м)	pH	t°C	Концентрация O ₂ (мг/л)	Электропроводность См
Адлеровский р-он, 43.645525 40.138089	Шины	275	5	24,2	1,5	2,50
Красная Поляна 43.653053 40.153550	Дупло	338	5,5	20,5	2,5	1,90
Адлеровский р-он, 43.711944 40.209167	Дупло	1694	5,5	22,6	2,30	3,50

Адлеровский район, 43.695465 40.221208	Дупло	827	5,2	23,0	2,50	2,00
Адлеровский район, 43.638978 40.307983	Дупло	1608	6	19,5	3	1,25
Туапсинский район, 44.082703 39.131602	Шины	171	6,7	21,4	2,0	3,10
Туапсинский район, 44.082703 39.131602	Дупло	171	7,2	22,3	3,0	1,85
Лазаревский район, 43.843119 39.447792	Шины	55	6,4	24,5	4	0,56
Лазаревское, 43.922250 39.344547	вазоны	47	7,2	26,0	3,5	1,71
Сириус, 43.417317 39.935831	бамбук	21	7,0	21,7	4,1	0,16
Сочи, 43.611078 39.732786	Банка	17	7,5	24,5	3,0	1,46
Адлеровский район, 43.409722 40.008333	Шины	143	7,4	27,3	1,4	0,25

Показатель растворённого в воде кислорода в личиночных биотопах *Ae. albopictus* менялся от 3,8 до 4,5 мг/дм³, и кислотности воды – от 7.1 до 7.9. В местообитаниях *Cx. pipiens* содержание растворённого в воде кислорода менялось от 1,5 до 6,0 мг/дм³, а кислотность воды – от 7.1 до 8.7. В местообитаниях *An. plumbeus* содержание растворённого в воде кислорода менялось от 1,5 до 4,1 мг/дм³, а кислотность воды – от 5.0 до 7.5. Мы предполагаем, что

содержание в воде растворённого кислорода и водородный показатель воды могут служить лимитирующими факторами для развития личинок *Ae. albopictus*.

3.3. Результаты экспериментов, направленных на изучение экологических и биологических особенностей *Ae. albopictus*

3.3.1. Предпочтения самок *Ae. albopictus* при выборе мест для откладки яиц

Мы провели серию экспериментов по выявлению предпочтений самок *Ae. albopictus* при откладке яиц. В каждом эксперименте мы выпускали 200 напившихся крови самок комаров в замкнутое пространство, в котором были установлены ёмкости с водой с одним варьируемым параметром. По прошествии 4 суток мы оценивали, в каких ёмкостях с водой сколько находится яиц. Подробно ход эксперимента описан в главе «Материалы и методы». Данные эксперимента представлены в таблицах 8-11.

Таблица 8 – Предпочтения самок *Ae. albopictus* при откладке яиц при вариации объёма воды

объём воды U (л.)	0,1	0,25	1	5	10	100
Количество яиц (шт)	0	21	4211	4826	3924	0
Предпочтения самок при откладки яиц (%)	0	0,2±0,3	32,4±3,3	37,2±3,4	30,2±3,2	0

Примечание: в таблицах 8-11 погрешность представляет собой стандартную ошибку для доли.

Из данных таблицы 8 видно, что самки предпочитали откладывать яйца в ёмкости объёмом от одного до 10 литров. Более мелкие и более крупные ёмкости, при наличии выбора, самки *Ae. albopictus* игнорировали.

Таблица 9 – Предпочтения самок *Ae. albopictus* при откладке яиц при вариации кислотности воды

кислотность воды рН	4	5	6	7	8
Количество яиц (шт)	46	2109	2465	2169	1991
Предпочтения самок при откладки яиц (%)	0,5±0,5	24,0±3,0	28,1±3,2	24,7±3,1	22,7±3,0

Из данных таблицы 9 мы видим, что самки комаров избегали при откладке яиц ёмкости с водой $pH = 4$. При этом каких-либо предпочтений самок при выборе между ёмкостями с pH в интервале от 5 до 8 не наблюдалось.

Таблица 10 – Предпочтения самок *Ae. albopictus* при откладке яиц при вариации солёности воды

солёность воды S (‰)	0,5	0,2	5	10	20	30
Количество яиц (шт)	0	0	0	0	1144	10106
Предпочтения самок при откладки яиц (%)	0	0	0	0	10,2±2,1	89,8±2,1

Из таблицы 10 мы видим, что при наличии вариации воды по солёности от 0,5 ‰ до 30 ‰ самки *Ae. albopictus* предпочитают откладывать яйца в ёмкости с наиболее солёной водой.

Таблица 11 – Предпочтения самок *Ae. albopictus* при откладке яиц при вариации содержания органики

Наличие органики Org	отсутствует	вода с листовым опадом	вода с примесью почвы и листовым опадом
Количество яиц (шт)	6891	2634	2344
Предпочтения самок при откладки яиц (%)	58,1±3,5	22,2±2,9	19,7±2,8

Из данных таблицы 11 следует, что большая часть самок *Ae. albopictus* (58,1%) при наличии выбора предпочитала откладывать яйца в ёмкости с водой без листового опада и примесей почвы.

Обобщив результаты экспериментов можно сделать вывод о том, что самки *Ae. albopictus* предпочитали откладывать яйца в ёмкости с определённым уровнем солёности воды. А также можно заключить, что при наличии выбора из ёмкостей различного размера самки *Ae. albopictus* предпочитали для откладки яиц резервуары объёмом 1-10 литров. При наблюдении за откладкой яиц самками *Ae. albopictus* в водные резервуары с различной кислотностью мы пришли к выводу, что значения pH ниже 4 являются непригодными для откладки яиц в представлении самок *Ae. albopictus*, однако вариация водородного показателя от слабокислых до слабощелочных значений не влияет на выбор самок. Наличие листового опада

или примеси почвы в воде так же не являются ключевым параметром при выборе самками *Ae. albopictus* мест для откладки яиц.

3.2.4. Преимагинальное развитие *Ae. albopictus*

Мы оценили продолжительность преимагинального развития *Ae. albopictus*. Для этого мы провели серию экспериментов в лабораторных условиях при заданных климатических параметрах, а затем повторили эксперименты в природных условиях в июне и августе в двух различных частях ареала вида. После вылупления из яиц личинок комаров рассаживали для дальнейшего индивидуального наблюдения. Подробное описание экспериментов представлено в главе «Материалы и методы». Результаты экспериментов представлены в таблице 12.

Таблица 12 – Продолжительность преимагинального развития *Ae. albopictus*

		Стадия развития					Суммарное развитие, сутки
		яйца	личинки I возраста	личинки II возраста	личинки III возраста	личинки IV возраста	
Развитие в стандартных условиях	R, сутки	5±1	5±2	5±2	6,5±2,5	14±6	35,5±13,5
	f _s (%)	0,59	0,66	0,52	0,39	0,73	-
	S, шт	6987	5510	4685	4212	4055	-
Развитие в июне, Большой Сочи	R, сутки	5±1	5±2	5,5±1,5	8,5±3,5	16±5	39,5±12,5
	f _s (%)	0,62	0,57	0,74	0,77	0,72	-
	S, шт	6488	5089	4387	3957	3763	-
Развитие в августе, г. Майкоп	R, сутки	5±1	5±2	5,5±1,5	6,5±2,5	12,5±3,5	34,5±10,5
	f _s (%)	0,62	0,62	0,68	0,56	0,67	-
	S, шт	6481	5071	4455	3896	3761	-

Примечание: в таблицах 12 и 13 R – среднее значение продолжительности развития комаров, f_s – стандартная ошибка доли среднего значения в эксперименте, S – общее количество личинок, достигших данной стадии.

В таблицу мы не вносили продолжительность развития *Ae. albopictus* на стадии куколки. Эта стадия занимала от одних до двух суток и не зависела от условий эксперимента. Распределение числа личинок по количеству дней, за которые они прошли данный этап развития, всегда было близко к нормальному. Средняя суммарная продолжительность личиночных стадий при избытке пищевых ресурсов и при стандартных климатических условиях составила 34 суток (в диапазоне 22-49 суток). При этом самым продолжительным являлся IV возраст, а самым кратковременным – II возраст. Из таблицы видно, что комары *Ae. albopictus* в августе прошли преимагинальные стадии развития на 3-8 дней быстрее, чем в июне. Чтобы лучше продемонстрировать, за счёт каких именно стадий наблюдалось ускорение или замедление развития, представим продолжительность личиночного развития *Ae. albopictus* графически на рисунке 13. Продолжительность развития яиц была сходной во всех условиях, поэтому мы не демонстрируем её на рисунке.

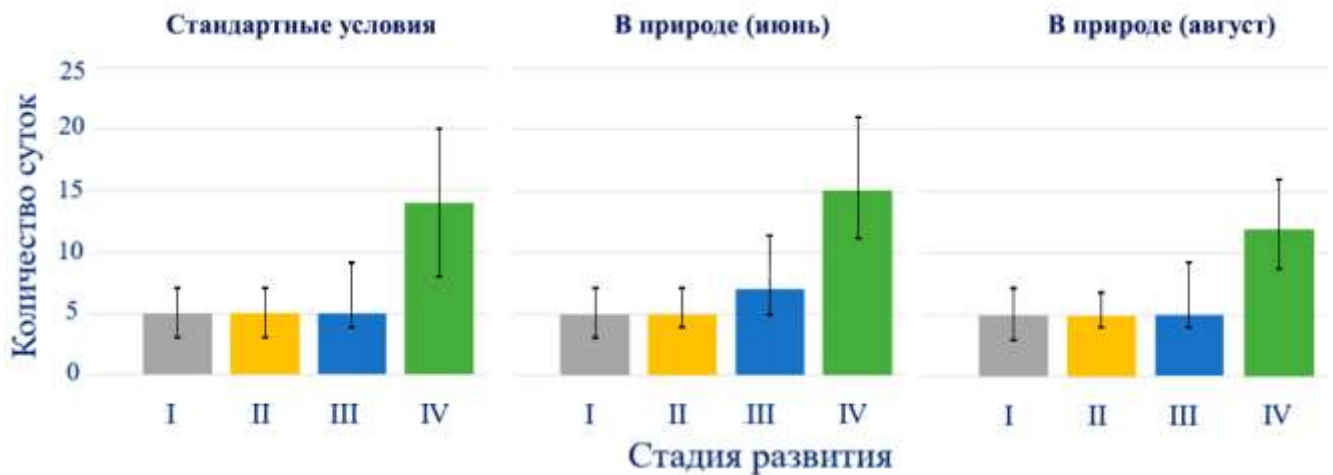


Рисунок 13 – Продолжительность личиночного развития *Ae. albopictus* в различных условиях

Примечание: на рисунках 13 и 14 по вертикальной шкале отложено количество суток, за которое большинство особей проходило стадию развития, по горизонтали подписаны стадии развития: I – личинки первого возраста; II – личинки второго возраста, III – личинки третьего возраста; IV – личинки четвёртого возраста. Планки погрешности показывают интервал между минимальной и максимальной продолжительностью развития личинок на данной стадии, наблюдаемые в ходе экспериментов.

Из рисунка видно, что первые три возраста личинки *Ae. albopictus* проходят примерно за равный промежуток времени (около 5 суток), четвёртый возраст самый продолжительный. Продолжительность четвёртого возраста существенно зависит от внешних климатических

условий. На продолжительность первых трёх возрастов условия эксперимента оказывали слабый эффект.

Мы провели эксперимент для оценки влияния присутствия конкурентов (личинки других видов комаров) на продолжительность прохождения *Ae. albopictus* преимагинального развития за счёт конкуренции за пищевые ресурсы. Результаты экспериментов представлены в таблице 13.

Таблица 13 – Продолжительность преимагинального развития *Ae. albopictus* в условиях конкуренции

		Продолжительность стадий развития, сутки (количество личинок, показавших результат в эксперименте, шт)					Суммарное развитие, сутки
		яйца	личинки I возраста	личинки II возраста	личинки III возраста	личинки IV возраста	
Развитие без конкурентов	R, сутки	5±1	5±2	5±2	6,5±2,5	14±6	35,5±13,5
	f _s (%)	0,59	0,66	0,52	0,39	0,73	-
	S, шт	6987	5510	4685	4212	4055	-
Развитие при внутривидовой конкуренции	R, сутки	5±1	5±2	5,5±1,5	9,5±5,5	23±6	48±16
	f _s (%)	0,60	0,68	0,54	0,42	0,35	-
	S, шт	6879	5147	4427	3985	3783	-
Развитие при конкуренции с <i>Cx. pipiens</i>	R, сутки	5±1	5±2	4,5±1,5	7,5±3,5	17,5±5,5	39,5±13,5
	f _s (%)	0,60	0,67	0,49	0,39	0,38	-
	S, шт	6953	5431	4651	4111	3916	-

При развитии без конкурентов средняя суммарная продолжительность развития личинок *Ae. albopictus* составляла 35,5 суток. Она возрастала, как при внутривидовой конкуренции на 13 суток, так и при межвидовой конкуренции с *Cx. pipiens* на 4 суток. В случае отсутствия конкуренции в том числе из-за смерти конкурентов, или при избытке питания, сроки прохождения личинками третьего и четвертого возрастов соответствовали развитию без конкурентов. Чтобы лучше продемонстрировать, за счёт каких именно стадий наблюдается

ускорение или замедление развития, представим продолжительность личиночного развития *Ae. albopictus* в условиях конкуренции на рисунке 14.

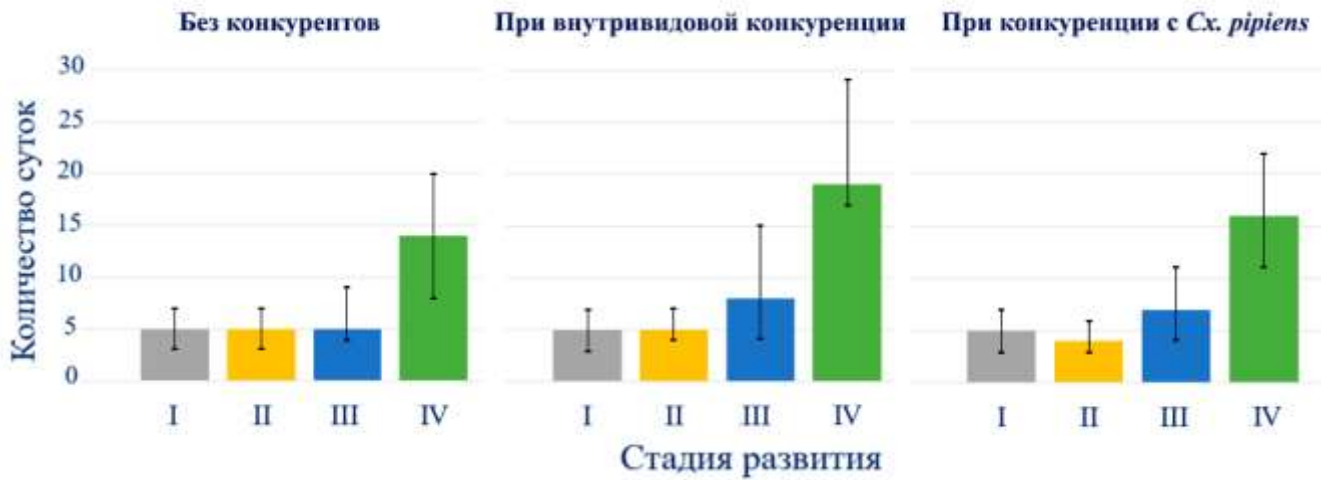


Рисунок 14 – Продолжительность личиночного развития *Ae. albopictus* в условиях конкуренции

Нами было выявлено, что наличие конкурентов не влияет на прохождение *Ae. albopictus* первого личиночного возраста. При совместном нахождении с личинками *Cx. pipiens* личинки *Ae. albopictus* быстрее переходят со второго на третий возраст, нежели при отсутствии личинок *Cx. pipiens*. Ускорение развития наблюдалось как в случае недостатка пищевых ресурсов, так и в случае их избытка. При внутривидовой конкуренции продолжительность второго личиночного возраста у *Ae. albopictus* не изменялась. Наибольшее влияние наличие конкуренции за пищевые ресурсы сказывалось на продолжительности прохождения личинками 4 возраста. В случае наличия конкурентов своего вида прохождение 4 стадии задерживалось на 9 суток, при межвидовой конкуренции с *Cx. pipiens* – на 3,5 суток.

Также учитывали смертность личинок, участвовавших в эксперименте. Данные представлены в таблице 14.

Таблица 14 – Смертность личинок в условиях эксперимента

	Доля особей, выбывших на данном этапе эксперимента, от изначального количества личинок (%)				
	личинки I возраста	личинки II возраста	личинки III возраста	личинки IV возраста	Суммарная смертность, %
<i>Ae. albopictus</i> : развитие без	19,7±0,5	11,0±0,4	6,3±0,3	2,1±0,2	39,1±0,6

конкуренции					
<i>Ae. albopictus</i> : развитие при внутривидовой конкуренции	23,1±0,5	9,6±0,4	5,9±0,3	2,7±0,2	41,3±0,6
<i>Ae. albopictus</i> : развитие при межвидовой конкуренции	20,2±0,5	10,4±0,4	7,2±0,3	2,6±0,2	40,4±0,6
<i>Cx. pipiens</i> : развитие без конкуренции	15,4±1,4	8,6±1,1	5,9±0,9	2,2±0,6	32,1±1,8
<i>Cx. pipiens</i> : развитие при межвидовой конкуренции	22,1±0,5	17,8±0,5	7,3±0,3	9,6±0,4	56,8±0,6

Примечание: в таблицах 13,14 погрешность представляет собой стандартную ошибку для доли.

По результатам нашего эксперимента при развитии без конкуренции средняя смертность личинок *Ae. albopictus* составила 39,1%, а личинок *Cx. pipiens* – 32,1% от изначального количества. Таким образом, смертность личинок *Ae. albopictus* превышала таковую у *Cx. pipiens* на 7%. Смертность личинок *Ae. albopictus* в условиях межвидовой конкуренции при сравнении с личинками, развивающимися без конкурентов, значимо не менялась. Смертность *Cx. pipiens* в условиях конкуренции возросла на 25%, составив 56,8% от изначального количества. Таким образом, в условиях межвидовой конкуренции жизнеспособность личинок *Ae. albopictus* в культурах превышала таковую у *Cx. pipiens*. Выживаемость личинок разных возрастов была неравномерной. Наибольшая смертность у обоих видов наблюдалась при переходе из I во II возраст, вне зависимости от присутствия личинок конкурентов. Наибольшее повышение смертности наблюдалось у личинок *Cx. pipiens* второго и четвёртого возрастов.

3.2.5. Пищевое поведение личинок *Ae. albopictus*

Считается, что по способу питания личинки кровососущих комаров относятся к безвыборным фильтраторам. Мы провели серию экспериментов для уточнения особенностей пищевого поведения личинок *Ae. albopictus* при совместном нахождении особей 4 возраста с личинками первого возраста своего вида и личинками первого возраста *Cx. pipiens*. В качестве контроля мы провели аналогичные наблюдения за пищевым поведением личинок *Cx. pipiens* четвёртого возраста. Подробное описание и схема экспериментов приведены в разделе «Материалы и методы».

Для того, чтобы избежать ошибок за счёт естественной смертности личинок младших возрастов, был поставлен контроль, где личинок I возраста размещали в пробирках без личинок

старшего возраста. Из 1250 личинок, размещённых по 5 шт. в лунки, за сутки умерло 3 личинки. Таким образом смертностью по естественным причинам у личинок I возраста можно пренебречь.

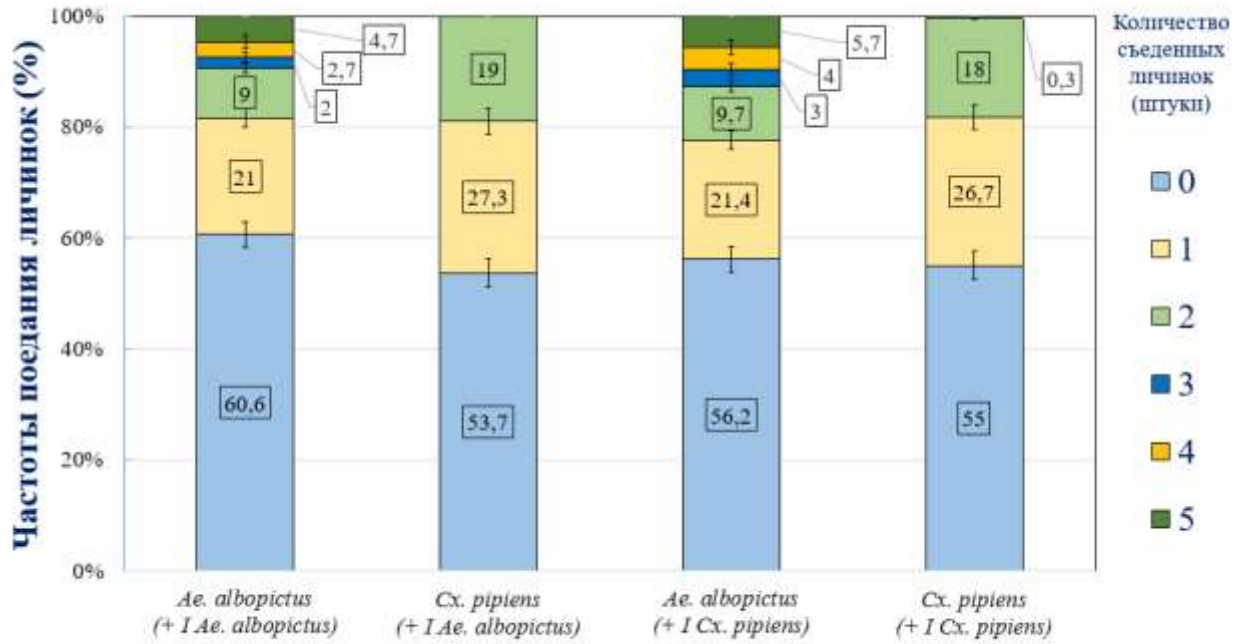
Результаты эксперимента представлены в таблице 15.

Таблица 15 – Пищевое поведение личинок кровососущих комаров

Описание экспериментальной группы личинок	Количество съеденных личинок I возраста (шт)						Кол-во личинок, выбывших из эксперимента (шт)
	0	1	2	3	4	5	
I возраст <i>Ae. albopictus</i> + IV возраст <i>Ae. albopictus</i>	435	151	65	14	19	34	2
I возраст <i>Ae. albopictus</i> + IV возраст <i>Cx. pipiens</i>	386	196	137	0	0	0	1
I возраст <i>Cx. pipiens</i> + IV возраст <i>Ae. albopictus</i>	404	154	70	21	29	41	1
I возраст <i>Cx. pipiens</i> + IV возраст <i>Cx. pipiens</i>	396	192	130	2	0	0	0

Примечание: в таблице приведено количество (шт) комаров, съевших соответствующее число личинок первого возраста (от 0 до 5).

Из данных таблицы 15 мы видим, что большинство личинок 4 возраста обоих видов комаров не питалось личинками первого возраста. Однако в ходе экспериментов нами было замечено, что некоторые личинки, хотя и не являлись активными хищниками-преследователями, проявляли активность в поиске пищи, меняли своё местоположение и выбирали объекты, с поверхности которых можно съесть перифитон. При удачной возможности такие личинки поедали личинок младших возрастов. Альтернативное поведение, с замиранием и редкой сменой положения личинок, у младших возрастов, напротив, могло служить фактором избегания хищников. На рисунке 15 показан график частот поедания личинками IV возраста личинок I возраста в различных комбинациях.



Вид личинок комаров IV возраста (вид личинок комаров I возраста)

Рисунок 15 – Частоты поедания личинок комаров I возраста личинками IV возраста

Значение критерия χ^2 при сравнении пищевой активности *Ae. albopictus* и *Cx. pipiens* при поедании личинок *Ae. albopictus* I возраста составляет 10.679, $p < 0.05$; при поедании личинок *Cx. pipiens* I возраста составляет 14.993, $p < 0.05$.

Из рисунка видно, что у *Ae. albopictus* встречаются личинки, которые регулярно поедают личинок младших возрастов, при том что у *Cx. pipiens* поедание носит скорее случайный характер. Личинки IV возраста *Ae. albopictus* активнее поедают личинок I возраста *Cx. pipiens*, нежели представителей своего вида.

3.3. Молекулярно-генетические исследования комаров подрода *Stegomyia*

3.3. Молекулярно-генетические исследования комаров подрода *Stegomyia*

Для характеристики генетической изменчивости комаров мы определили митохондриальные гаплотипы по гену *COI* и провели анализ кластеризации митохондриальных гаплотипов *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus* и *Ae. galloisi*. Места сбора комаров, взятых для анализа, представлены на рисунке 16 и рисунке 17.

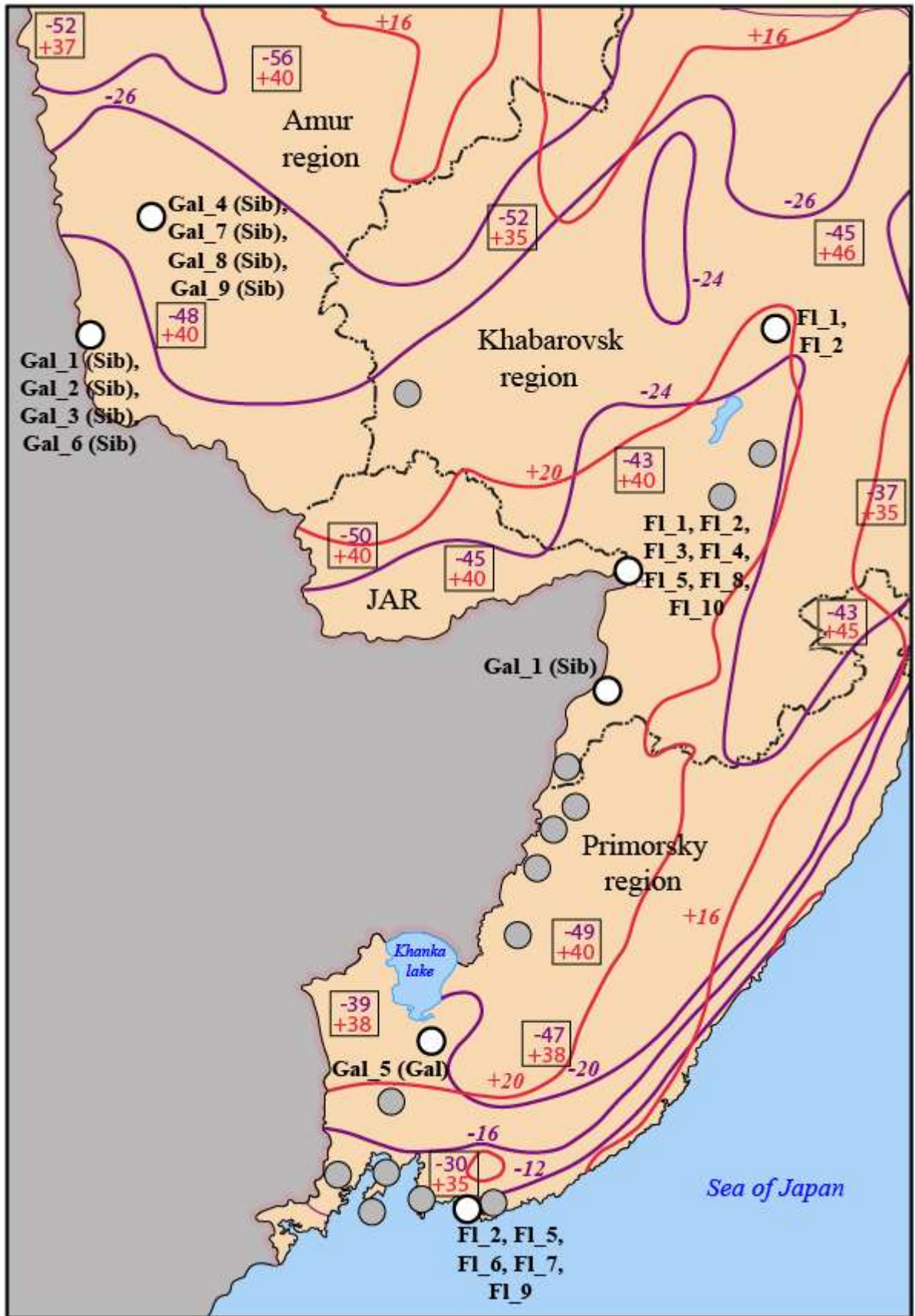


Рисунок 16 – Географическое расположение точек отлова комаров на территории Дальнего Востока России

На рисунках 16 и 17 линиями обозначены изотермы января и июля. Цифрами в квадратах указаны максимальные и минимальные температурные значения, отмеченные для данного региона. Серыми пунсонами отмечены точки сбора комаров, определенных только морфологическим методом; белыми пунсонами отмечены места сборов комаров, проанализированных морфологически и методом ДНК-баркодирования. Описание митохондриальных гаплотипов дано в таблице 12.

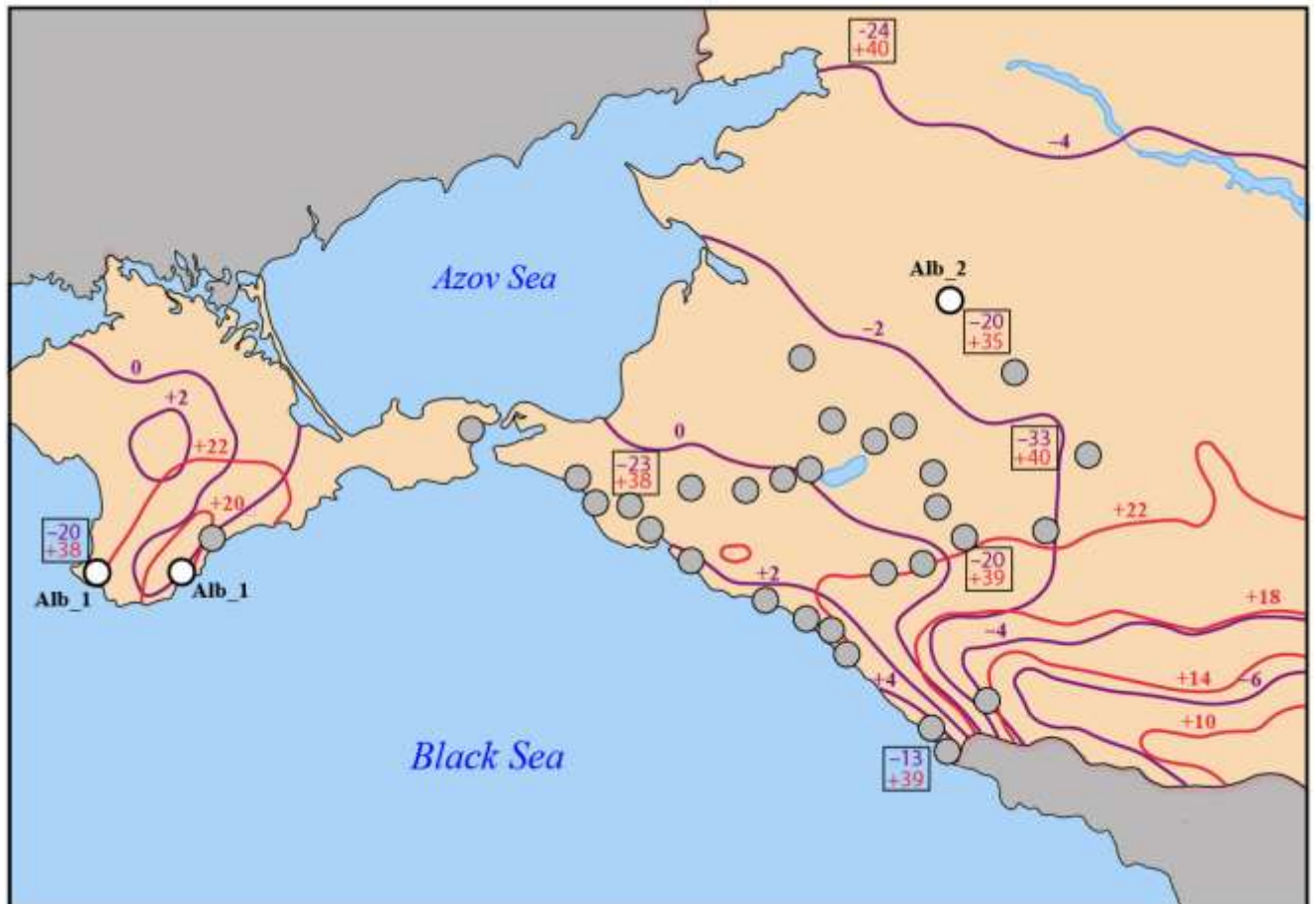


Рисунок 17 – Географическое расположение точек отлова комаров на юге европейской части России и полуострове Крым

Нами проведён молекулярно-генетический анализ изменчивости гена *COI* мтДНК для 10 особей, собранных в г. Севастополе, и 10 особей, собранных в г. Ялте. При сравнении последовательностей *COI* выявлено 2 митохондриальных гаплотипа. Данные гаплотипы были обнаружены ранее в популяциях комаров на территории Краснодарского края (Фёдорова и др., 2019). Все проанализированные особи из г. Севастополя имели редкий на территории Краснодарского края гаплотип, найденный ранее только у одной особи в пригороде г. Новороссийска. Гаплотип, выявленный нами в г. Ялте, является основным гаплотипом

инвазивной популяции *Ae. albopictus* Краснодарского края. Его частота в сборах достигает 80%. Однообразие митохондриальных гаплотипов в Крыму можно объяснить эффектом основателя и недавним появлением комаров *Ae. albopictus* на полуострове.

Мы использовали в качестве контролей последовательности, наиболее сходные с изученными последовательностями, но представляющие максимально широкий охват ареала вида, включая как инвазивную часть ареала, так и нативный ареал в области тропиков Старого Света. Полученная кладограмма представлена на рисунке 18. На этом рисунке систематизированы прежде всего наши собственные данные, и мы не претендуем на решение проблемы реконструкции филогенетической истории комаров подрода *Stegomyia*, а также проблемы происхождения и экспансии инвазивных популяций *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti*, которая в настоящее время довольно запутана.

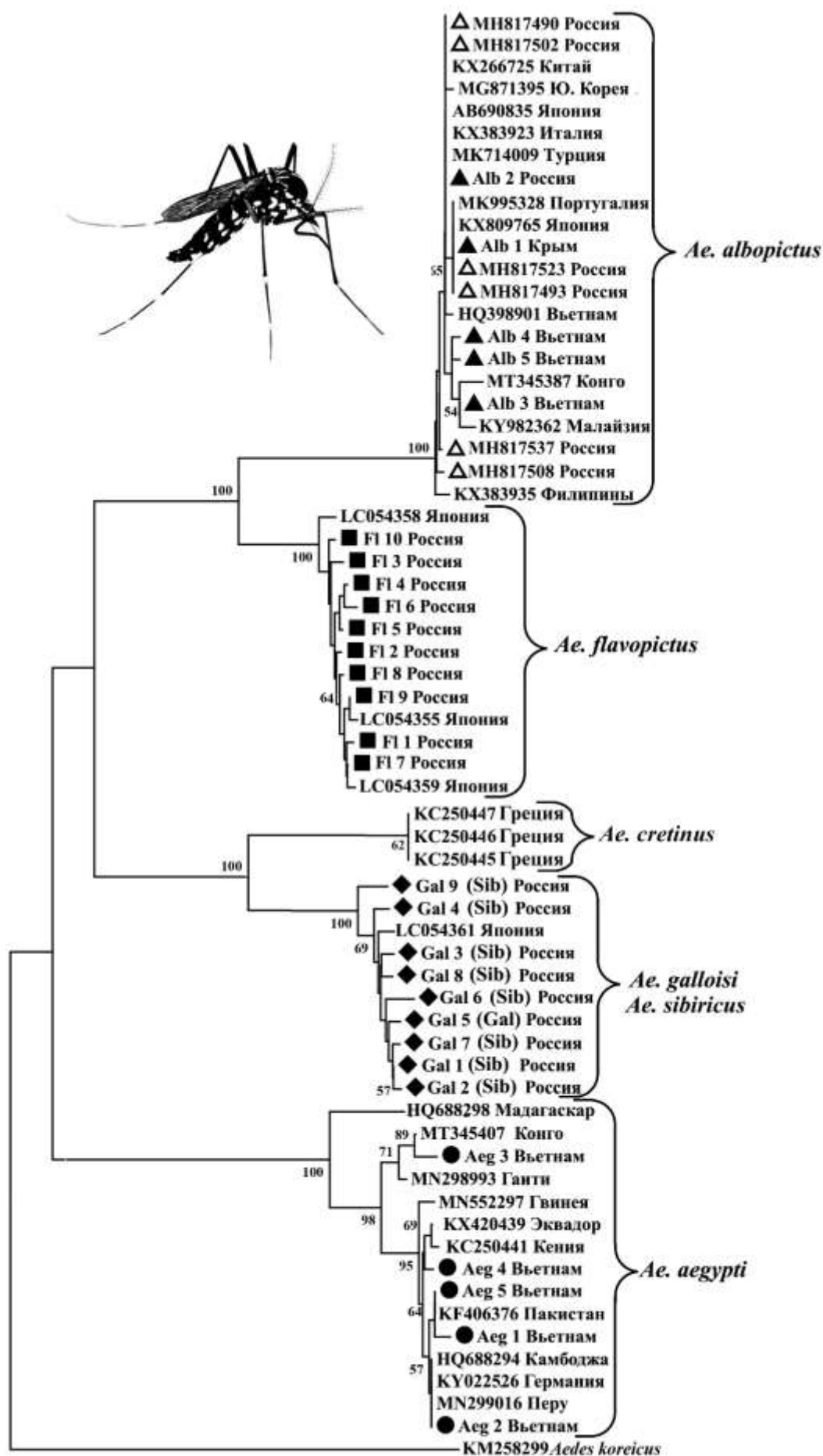


Рисунок 18 – NJ кладограмма BOLD фрагментов митохондриального гена *COI* комаров подрода *Stegomyia*, построенная в программе MEGA-X

На рисунке 18 тёмными значками отмечены нуклеотидные последовательности, полученные нами (зарегистрированы в GenBank под номерами с MZ230336 по MZ230364); последовательности, взятые для сравнения, приведены с GenBank номером.

Мы выявили чёткую кластеризацию *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, *Ae. cretinus* и *Ae. flavopictus*. Выявленные видовые кластеры имеют высокие значения бутстреп поддержки и точно соответствуют разным видам комаров, определённым по морфологическим признакам. Особым случаем является пара видов *Ae. sibiricus* и *Ae. galloisi*. Гаплотипы *Ae. sibiricus* кластеризуются вместе с *Ae. galloisi*.

Внутригрупповая изменчивость для кластера *Ae. galloisi* + *Ae. sibiricus* равна 0,005. Внутригрупповая изменчивость для кластера *Ae. flavopictus* равна 0,005. Внутригрупповая изменчивость для кластера *Ae. albopictus* равна 0,004. Внутригрупповая изменчивость для кластера *Ae. aegypti* равна 0,013. Межгрупповая изменчивость равна 0,09.

Мы выявили 10 гаплотипов *Ae. flavopictus*, 8 гаплотипов *Ae. sibiricus*, 1 *Ae. galloisi*, 5 гаплотипов *Ae. albopictus* и 5 гаплотипов *Ae. aegypti*. Гаплотип *Alb_1* характеризуется мутацией, приводящей к замене изолейцина на валин в 21 позиции продукта концептуальной трансляции контрольной последовательности BOLD фрагмента *Ae. albopictus* (GenBank ID: MZ230337). Гаплотип *Alb_4* *Ae. albopictus* характеризуется мутацией, приводящей к замене лейцина на фенилаланин в позиции 193. Две значимые мутации выявлены в гаплотипах *Gal_2* *Ae. sibiricus* и *Gal_5* *Ae. galloisi* при сравнении с контрольной последовательностью BOLD фрагмента *Ae. galloisi* (GenBank ID: MZ230351). Гаплотип *Gal_2* характеризуется мутацией, приводящей к замене валина на изолейцин в позиции 112, а гаплотип *Gal_5* характеризуется мутацией, приводящей к замене аденина на валин в позиции 125 продукта концептуальной трансляции. Полученные в данной работе нуклеотидные последовательности BOLD фрагментов комаров подрода *Stegomyia* перечислены в таблице 16.

Таблица 16 – Распространение митохондриальных COI гаплотипов комаров рода *Aedes* подрода *Stegomyia*

Вид	Имя гаплотипа	GenBank ID	Примос-кий край	Хабаро-вский край	Амурс-кая область	Красно-дарский край и п-ов, Крым	Вьетнам , г. Ханой
<i>Ae. albopictus</i>	<i>Alb_1</i>	MZ230336	-	-	-	10	-
<i>Ae. albopictus</i>	<i>Alb_2</i>	MZ230337	-	-	-	10	-
<i>Ae. albopictus</i>	<i>Alb_3</i>	MZ230338	-	-	-	-	4
<i>Ae. albopictus</i>	<i>Alb_4</i>	MZ230339	-	-	-	-	1
<i>Ae. albopictus</i>	<i>Alb_5</i>	MZ230340	-	-	-	-	1
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_1</i>	MZ230341	-	4	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_2</i>	MZ230342	1	5	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_3</i>	MZ230343	-	2	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_4</i>	MZ230344	-	1	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_5</i>	MZ230345	1	2	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_6</i>	MZ230346	1	-	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_7</i>	MZ230347	2	-	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_8</i>	MZ230348	-	1	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_9</i>	MZ230349	1	-	-	-	-
<i>Ae. flavopictus</i>	<i>Fl_10</i>	MZ230350	-	1	-	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_1</i>	MZ230351	-	1	5	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_2</i>	MZ230352	-	-	1	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_3</i>	MZ230353	-	-	1	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_4</i>	MZ230354	-	-	1	-	-
<i>Ae. galloisi</i>	<i>Gal_5</i>	MZ230355	-	1	-	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_6</i>	MZ230356	-	-	1	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_7</i>	MZ230357	-	-	1	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_8</i>	MZ230358	-	-	1	-	-
<i>Ae. sibiricus</i>	<i>Gal_9</i>	MZ230359	-	-	1	-	-
<i>Ae. aegypti</i>	<i>Aeg_1</i>	MZ230360	-	-	-	-	11
<i>Ae. aegypti</i>	<i>Aeg_2</i>	MZ230361	-	-	-	-	6

<i>Ae. aegypti</i>	<i>Aeg_3</i>	MZ230362	-	-	-	-	2
<i>Ae. aegypti</i>	<i>Aeg_4</i>	MZ230363	-	-	-	-	1
<i>Ae. aegypti</i>	<i>Aeg_5</i>	MZ230364	-	-	-	-	3

Для анализа генетической изменчивости по гену *COI* двух потенциально инвазивных видов *Ae. galloisi* и *Ae. flavopictus* в популяциях Дальнего Востока России была построена медианная сеть митохондриальных гаплотипов. Она представлена на рисунке 19. Интересной особенностью *Ae. galloisi* и *Ae. flavopictus* является отсутствие чётко выраженного предкового гаплотипа, что обычно хорошо видно в случае инвазивных популяций (Андрианов и др., 2019). Тем не менее, все гаплотипы образуют компактную группу.

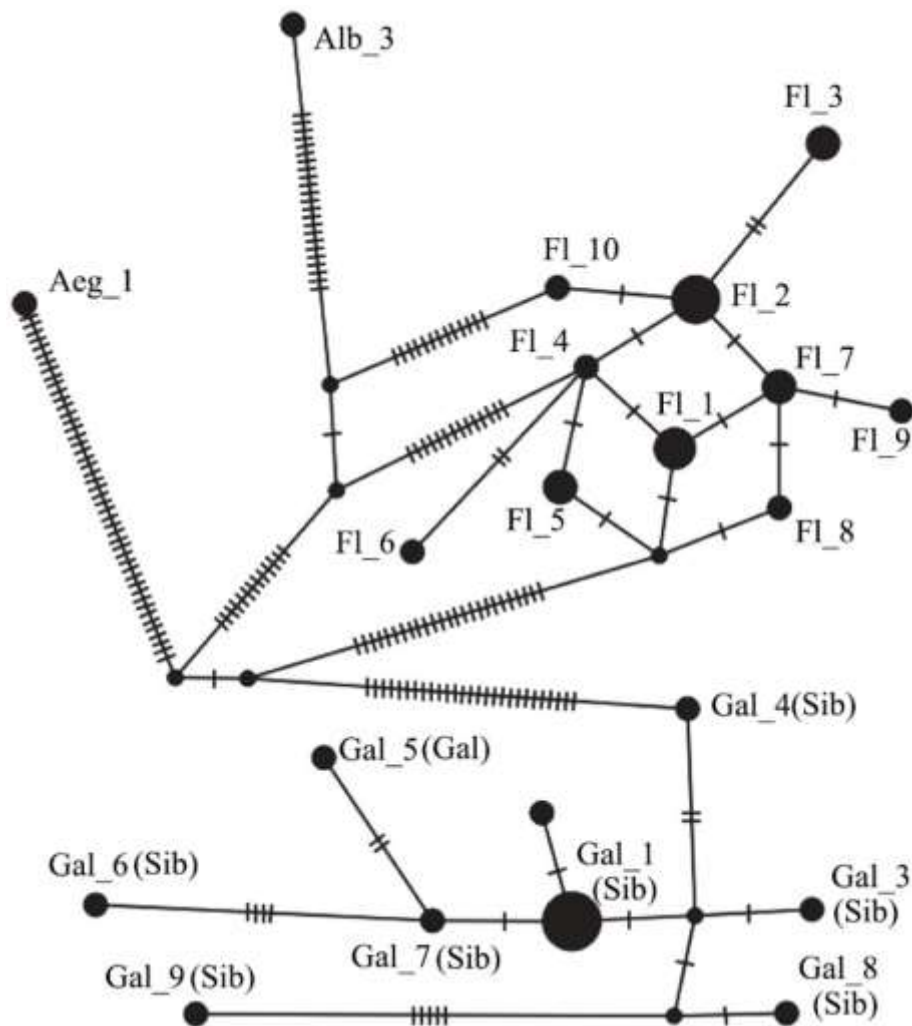


Рисунок 19 – Медианная сеть митохондриальных гаплотипов, построенная в программе PopArt по алгоритму TCS на основании нуклеотидного полиморфизма фрагмента гена *COI* длиной 658 п. н. *Ae. flavopictus* и *Ae. galloisi* Дальнего Востока России.

Примечание: на рисунке штрихи отмечают мутационные события. Размер кружков пропорционален числу синонимичных гаплотипов.

Чтобы получить больше информации о генетической изменчивости видов комаров внутри рода *Aedes* подрода *Stegomyia*, мы получили полные митохондриальные геномы *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus* и культуры клеток С6\36 *Ae. albopictus*. Особи *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus* были взяты нами для анализа в природных популяциях: *Ae. flavopictus* – из города Хабаровска, Хабаровского края, отловлен 06.07.2020; *Ae. sibiricus* – из города Свободный, Амурской области, отловлен 23.07.2020. ДНК из клеток культуры С6\36 *Ae. albopictus* была выделена 22.07.2022. Мы провели сравнительный анализ наших последовательностей с последовательностями, имеющимися в GenBank. Полученная кладограмма представлена на рисунке 20.

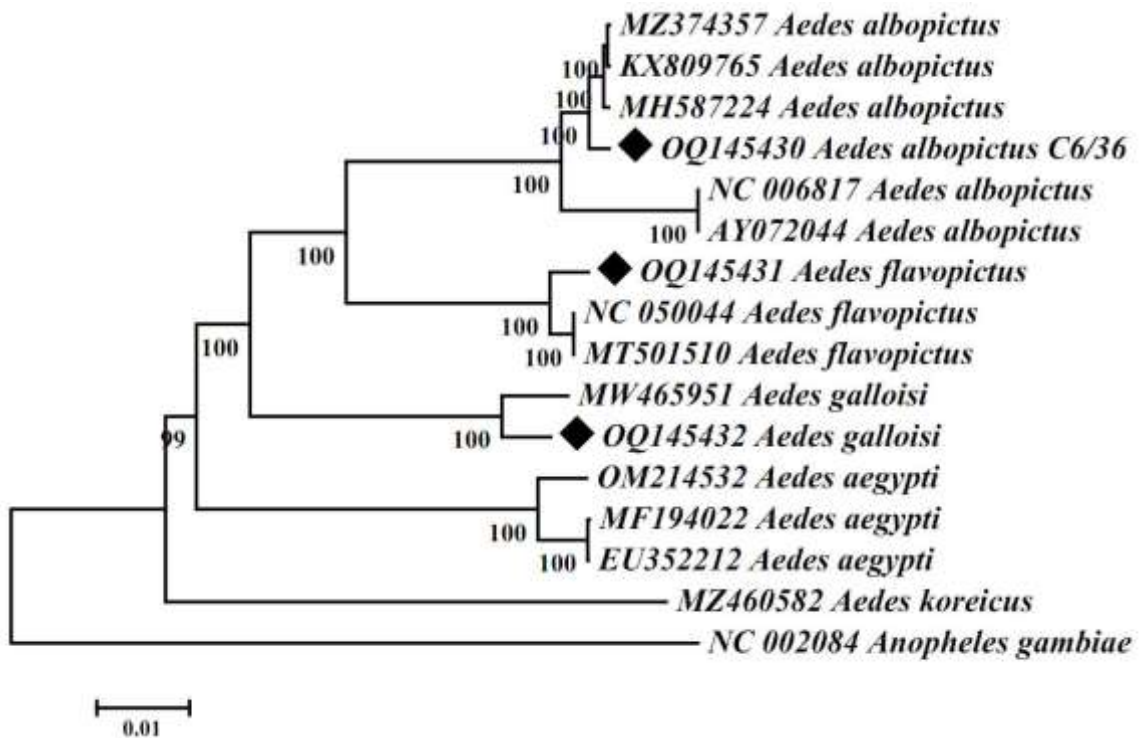


Рисунок 20 – NJ кладограмма на основе полных митохондриальных геномов комаров подрода *Stegomyia*, построенная в программе MEGA-X

Примечание: на рисунке тёмными значками отмечены нуклеотидные последовательности, полученные в данном исследовании; последовательности, взятые для сравнения, приведены с GenBank номером. В качестве внешней группы взяты митохондрии комаров *Aedes koreicus* и *Anopheles gambiae*.

Митохондриальный геном *Ae. sibiricus* был зарегистрирован нами как *Ae. galloisi*, так как в базе данных GenBank нет данных о виде комаров *Aedes sibiricus* Danilov et Filipova, 1978. Кластеризация, полученная при анализе полных митохондриальных геномов, сходна с кластеризацией, полученной по COI. *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, и *Ae. flavopictus* образуют самостоятельные кластеры с высокими значениями бутстреп поддержки и точно соответствуют разным видам комаров, определённым по морфологическим признакам. *Ae. sibiricus* кластеризуются вместе с *Ae. galloisi*.

Полученные нами полные геномы митохондрий позволяют провести сравнение с известными последовательностями геномов этих видов для выявления консервативных и изменчивых генов.

Сравнение нового митогенома *Ae. flavopictus* с территории Хабаровского края с прототипной последовательностью *Ae. flavopictus* из Южной Кореи (ID NC_050044.1) показывает величину средней эволюционной дивергенции $d = 0,01$. Нуклеотидные различия распределены равномерно по митохондрию. Большая часть из этих замен молчащая. Из 3728 белок-кодирующих аминокислот изменены 35 (0,9 %). Как и ожидалось, наиболее консервативны гены цитохромоксидаз, а наиболее изменчивы гены наддегидрогеназ. 10 аминокислотных замен приходится на ген *ND5* (1,9 % изменённых аминокислот в гене), 12 на ген *ND6* (6,8 % изменённых аминокислот в гене).

Сравнение изменчивости митохондрия клеточной культуры С6\36 *Ae. albopictus* с прототипным митохондрионом комара с острова Тайвань (GenBank ID NC_006817) представляет особый интерес в связи с особыми условиями отбора в клеточной культуре. Наблюдаемые отличия соответствовали ожидаемым. Величина средней эволюционной дивергенции d оказалась равна 0,02. Большая часть из этих замен молчащая. Из 3728 белок-кодирующих аминокислот 126 изменены (3,4 %). Наиболее консервативными были гены цитохромоксидаз, за исключением гена *COIII*. В гене обнаруживается 15 замен аминокислот или 5,7 %. Данная аномалия не характерна для всего вида *Ae. albopictus*, а связана с уникальностью митохондрия комара с острова Тайвань. Наиболее изменчивы были гены наддегидрогеназ. 64 замены выявлены в гене *ND5* (12,1% изменённых аминокислот в гене), и 22 замены наблюдаются в гене *ND6* (12,8 % изменённых аминокислот в гене).

Особая ситуация наблюдается при сравнении митохондрия близких видов: *Ae. galloisi*, GenBank ID MW465951, и нового митохондрия, полученного нами у комара *Ae. sibiricus* из Амурской области. Величина средней эволюционной дивергенции $d = 0,01$. Из 3728 белок-кодирующих аминокислот изменены 32 (0,86 %). Общая изменчивость низкая, причём изменчивость, наблюдаемая в генах цитохромов, не отличается от изменчивости

наддегидрогеназ. 5 замен приходится на ген *COII* (2,2 % изменённых аминокислот в гене), 5 замен приходится на ген *COI* (1,0 % изменённых аминокислот в гене), 6 замен обнаружены в гене *ND5* (1,1 % аминокислот в гене) и 4 замены в *ND1* (1,3 % аминокислот в гене).

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1. Распространение комаров подрода *Stegomyia*

Один из важных вопросов, возникающий при исследовании комаров подрода *Stegomyia* – изучение природы их инвазивного успеха. Неизвестно почему одни виды комаров подрода остаются редкими и малочисленными, а другие стремительно осваивают огромные территории и образуют массовые скопления. Наблюдая за инвазией *Ae. albopictus*, мы попытались выявить факторы, которые, на наш взгляд, могли способствовать успешной инвазии этого вида. *Ae. albopictus*, а до него *Ae. aegypti* начинали своё распространение по югу России из Большого Сочи. Здесь расположен второй по величине морской порт Черноморского побережья России, что повышает вероятность заноса чужеродных видов, а влажный субтропический климат способствует успешному их внедрению. Успешной инвазии *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti* также способствовал флористический состав Большого Сочи. Комары подрода *Stegomyia* – экзофильные насекомые. На стадии имаго они способны нападать на открытой природе и в жилищах человека, но, в отличие от эндофильных видов, самки после кровососания покидают постройки человека и переваривают кровь в окружении растительности. Растительность создает необходимый микроклимат и служит кормовой базой для комаров. Смена предпочтений самок *Ae. albopictus* при выборе мест для откладки яиц, заключающаяся в переходе от откладки яиц в дуплах деревьев к откладке в ёмкости антропогенного происхождения, заполненные водой, только снизила, а не отменила зависимость комаров от растительных сообществ. Большой Сочи расположен в зоне колхидских смешанных лесов с вечнозелёным подлеском (рис. 8) наиболее приближенной по своему флористическому составу к нативному ареалу *Ae. albopictus*. Из-за данных особенностей Большой Сочи является наиболее уязвимой территорией России для вторжения чужеродных видов из индомалайского, океанического, афротропического и неотропического биорегионов.

Наблюдая за расселением *Ae. albopictus* в Российской Федерации, мы пришли к выводу, что *Ae. albopictus* демонстрирует стратифицированную дисперсию, которая состоит из двух отдельных процессов: ближнего активного расселения за счёт разлёта особей и дальнего пассивного расселения за счёт транспорта. До недавнего времени считалось, что *Ae. albopictus* не осуществляет перелётов свыше 300 м, однако недавно в полевых экспериментах была доказана возможность разлёта имаго на расстояние до 850 м в течение недели (Vavassori et al., 2019). Предполагается, что комары *Ae. albopictus* могут преодолевать расстояние до нескольких километров за поколение (Kaufmann et al., 2013). Принимая в расчёт максимальную дальность разлёта и суммарную продолжительность весенне-осенних генераций, мы можем рассчитать

предельную величину ежегодной активной дисперсии вида: от 20 до 36 км. Продвижение, наблюдаемое нами на территории Российской Федерации, существенно превышает эти значения и, по-видимому, объясняется антропогенным участием. Направления продвижения *Ae. albopictus* совпадают с главными трассами федерального значения - М4 «Дон» и Е50 «Кавказ». Исходя из этого, мы считаем, что причиной столь стремительного распространения вида на юге европейской части России стал перенос комаров с автотранспортом. При наблюдении за ближним расселением *Ae. albopictus* на Черноморском побережье и в окрестностях г. Краснодара стоит отметить влияние на темпы расселения флористического состава территорий. Несомненно, флористический состав территории напрямую зависит от климатических параметров рассматриваемого региона. Однако, по нашему мнению, показательнее рассматривать связь расселения комаров с флористическим составом территорий, а не с самими климатическими параметрами. Как было описано выше, именно растения аппроксимируют для комаров эти климатические параметры, создавая локальный биотоп. К тому же, в отличие от климатических характеристик, смена растительных сообществ, хоть и происходит через зону экотона, может быть достаточно чётко установлена, а сами флористические зоны могут выступать в качестве биотопической характеристики с дискретными значениями. При наблюдении за ближним расселением *Ae. albopictus* мы заметили, что, захватывая новые территории, расселение сначала происходит внутри одного флористического района. Только когда плотность популяции внутри этого района становится высока, происходит переход к освоению нового флористического района. Мы предполагаем, что освоение новых флористических районов требует времени для адаптации и является сдерживающим фактором в процессе расселения комаров. Постепенное освоение флористических районов может объяснить схожесть этапов расселения насекомых разных видов.

Помимо скорости расселения, интересно отметить скорость роста плотности популяций на недавно заселённых *Ae. albopictus* территориях. На территориях, где в период наших исследований *Ae. albopictus* появлялся впервые и был отловлен нами в количестве отдельных особей, уже через год этот вид образовывал плотные популяции. Как правило, по прошествии года при учёте плотности популяции *Ae. albopictus* в этих же самых точках на нас нападали 30-50 самок за 30 минут.

Среди климатических параметров, лимитирующих продвижение *Ae. albopictus* на сервер Российской Федерации выделяют: среднюю суммарную летнюю температуру, минимальную зимнюю температуру и её продолжительность, среднюю зимнюю температуру, ежегодное количество осадков, ежегодное количество осадков в летний период, среднюю влажность

воздуха. Несомненно, все выше перечисленные факторы оказывают влияние на *Ae. albopictus*. По нашему мнению, решающим является влажность воздуха и регулярность осадков в летний период. Современная северная граница ареала совпадает со сменой подходящей флористической зоны на зону разнотравных-типчаково-ковыльных степей, непригодную для жизни вида. Продвижение *Ae. albopictus* на север зависит от попадания путём антропогенного заноса в подходящие для его жизни локальные рефугиумы, подходящие по микроклимату и флористическому составу. Так, территория г. Ставрополя и его окрестностей удовлетворяет экологическим потребностям *Ae. albopictus*. Эта территория относится к флористическому району дубово-грабовых лесов, к которому также принадлежит зона от Туапсе до Майкопа, уже занятая *Ae. albopictus*. Городские территории Ростова-на Дону также удовлетворяют экологическим требованиям азиатского тигрового комара, представляя собой флористический район плавней и лугов. По нашему мнению, появление там популяций *Ae. albopictus* – вопрос времени. Нет также препятствий для расширения ареала *Ae. albopictus* на Крымском полуострове в пределах зоны горных дубовых и дубово-грабовых лесов (рис. 8).

На Дальнем Востоке и в Сибири распространение комаров подрода *Stegomyia* изучено недостаточно. Исходя из того, что до данной работы не было сообщений о массовом распространении комаров подрода в данных регионах, мы можем предположить, что найденные нами популяции образовались в очень короткий срок. Наблюдаемый нами рост плотности популяций комаров в крупных городах Дальнего Востока (количество самок, напавших за 30 мин.: Хабаровск, 2020 г. – 122 *Ae. flavopictus*; 7 *Ae. sibiricus*; Хабаровск, 2021 г. – 201 *Ae. flavopictus*; 27 *Ae. sibiricus*; Владивосток, 2020 г. – 106 *Ae. flavopictus*; 0 *Ae. sibiricus*; Владивосток, 2021 г. – 207 *Ae. flavopictus*; 38 *Ae. sibiricus*) также говорит в пользу того, что мы сейчас наблюдаем активный рост молодых популяций. Важно отметить, что помимо стремительного распространения и резкого увеличения численности, изменились и экологические предпочтения *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus*. Ранее оба этих вида комаров описывали как лесные виды, использующие в качестве мест для откладки яиц деревья. В настоящий момент оба вида стали осваивать урбанизированные территории и выбирать в качестве мест для откладки яиц банки, вазоны, автомобильные покрышки и другие ёмкости антропогенного происхождения, заполненные водой. По нашему мнению, именно переход к синантропному существованию позволил ранее расселиться по миру *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti*, а сейчас является причиной роста численности *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus*. Важно отметить, что такой переход у *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus* занял не сотни-десятки лет, а произошёл стремительно, за несколько лет. Однако степень синантропизации этих видов не одинаковая. Плотность популяции *Ae. sibiricus* была выше в пригороде и сельской местности, нежели в

городах, в то время как максимальная плотность *Ae. flavopictus*, напротив, наблюдалась в крупных городах Дальнего Востока (Владивосток, Хабаровск, Комсомольск-на-Амуре, Находка). Мы встречали имаго *Ae. sibiricus* только в районах с обильной растительностью, а *Ae. flavopictus* присутствовал в том числе на территориях, почти лишенных растительности – на мусорных свалках, в промышленных территориях, и др. Личинок *Ae. sibiricus* мы встречали в заполненных водой ёмкостях как естественного, так и антропогенного происхождения, а *Ae. flavopictus* повсеместно обнаруживался нами в ёмкостях антропогенного происхождения и ни разу не встретился в ёмкостях с водой природного происхождения. Таким образом, *Ae. flavopictus* на Дальнем Востоке России является типичным синантропным видом, в то время *Ae. sibiricus* можно назвать полусинантропным.

Интересно отметить, что плотность популяции *Ae. flavopictus* была высокой на всём ареале и не коррелировала с продвижением на север, в зону более холодного и резкого континентального климата, а зависела только от локальных условий. Считалось, что распространение *Ae. flavopictus* на Дальнем Востоке РФ лимитируется средней летней и средней зимней температурами. Однако этот вид продвинулся на 1000 км от северной границы своего распространения, описанной в предыдущих исследованиях. Выживание комаров зимой на севере современного ареала в условиях влажного континентального климата, где средняя зимняя температура несколько месяцев держится в районе -20°C , требует глубокой диапаузы. На наш взгляд, раз такая диапауза у *Ae. flavopictus* выработана, то средняя зимняя температура в настоящий момент не лимитирует продвижение популяции. Продвижение на север могут лимитировать средние летние и суммарные летние температуры. Эта гипотеза поддерживается тем, что нынешний ареал совпадает с областью средних летних температур, превышающих $+20^{\circ}\text{C}$. Граница ареала поразительно схожа с изотермой (рис 9). Однако, говоря о климатических параметрах, лимитирующих распространение комаров, необходимо учитывать синантропность современных популяции. В условиях урбанизации комары могут находиться в локальных условиях, сильно отличающихся от общих климатических условий региона. Этот вопрос требует дополнительного изучения.

Плотность популяции *Ae. sibiricus* по наблюдениям 2020 года возростала с продвижением на север Дальнего Востока России. Возможно, низкая плотность популяции *Ae. sibiricus* на юге Дальнего Востока объясняется конкуренцией с *Ae. flavopictus* на личиночной стадии, однако не менее вероятно влияние климатических факторов.

Необходимо проведение мониторинга распространения данных видов, уточнение их экологических предпочтений, выявление лимитирующих факторов, ограничивающих их распространение в новых экосистемах.

4.2. Характеристика природных популяций *Ae. albopictus*

Суточная активность нападения самок *Ae. albopictus*. Суточная активность нападения самок комаров является важной эпидемиологической характеристикой. В наших исследованиях самки *Ae. albopictus* нападали в течении всего светового дня, что характерно для всех представителей подрода *Stegomyia* (рис. 11). Мы предполагаем, что такая активность нападения была выработана комарами в условиях нативного ареала вида – влажных тропиков и субтропиков, и была адаптивно выгодной. В отличие от представителей некоторых других групп комаров, например, некоторых видов рода *Anopheles*, способных пролетать большие расстояния в поисках прокормителей, конкретного типа, в том числе преодолевая большие открытые пространства, комары подрода *Stegomyia*, имеют широкий спектр прокормителей и низкий потенциал разлёта. Они держатся вблизи от мест собственного выплода, и поджидают, когда прокормитель сам появится рядом с ними. В тропическом лесу имаго комаров постоянно находились в тени обильной растительности и не испытывали необходимость в избегании прямых солнечных лучей, зато при появлении прокормителя важно было быстро на него напасть. С этой особенностью, на наш взгляд, связана и ещё одна характеристика нападения комаров подрода *Stegomyia* – низкая избирательность зон для укуса на теле прокормителя. Перейдя к синантропному существованию и распространившись по миру, *Ae. albopictus* сохранил свои поведенческие особенности. Хотя комары *Ae. albopictus* и сохраняют высокую активность в течении всего светового дня, они не способны находится длительное время под прямыми солнечными лучами и нападают только в затенённых местах, вблизи растительности.

Характеристики личиночных биотопов *Ae. albopictus*. Мы проанализировали ряд параметров, в биотопах, где обнаружили личинок *Ae. albopictus* (табл. 5). Общий уровень минерализации в местообитаниях личинок *Ae. albopictus* составил от 0.01 до 1.03 ppt (среднее значение параметра – 0.31 ppt). Удельная электропроводность варьировала от 0.02 до 2.02 μS (среднее значение составило – 0.61 μS). Результаты свидетельствуют о том, что в большинстве изученных резервуаров с личинками *Ae. albopictus* находилась дождевая вода. Температура воды в изученных личиночных биотопах изменялась в широких пределах, от 18.8 до 30.0°C. В большинстве ёмкостей дневная температура составляла 22-26°C. Наблюдаемый разброс значений обусловлен суточным и погодным ходом температур. Мы измерили показатели общей и карбонатной жёсткости воды. Общая жёсткость (Gh) отражает количество растворенных в воде катионов кальция и магния. Gh варьировала от 0.4 до 5.7 °Ж (среднее значение 3.6 °Ж). Карбонатная жёсткость (Kh), определяется наличием в воде гидрокарбонатов магния и кальция. Значения Kh изменялись от 1 до 7.1 °Ж (среднее значение 4.3 °Ж). Мы видим, что данные

показатели изменялись в широких пределах. Такой разброс можно объяснить тем, что в ёмкости с личинками часто попадают частицы почвы в разном количестве. Исходя из того, что низкие и высокие значения жёсткости не вызывали гибели личинок, можно предположить, что данный параметр не выступает лимитирующим фактором для *Ae. albopictus*, однако может влиять на скорость и интенсивность развития личинок.

На наш взгляд наиболее важными экологическими характеристиками личиночных биотопов для *Ae. albopictus*, являются содержания растворённого в воде кислорода и водородный показатель воды. Интервалы значений этих характеристик в личиночных биотопах *Ae. albopictus* были меньше, нежели в биотопах комаров *An. plumbeus* и *Culex* sp., изученных нами для сравнения (табл. 6, 7). Уровень растворённого в воде кислорода в биотопах *Ae. albopictus* находился в диапазоне от 3.8 до 4.5 мг/дм³, при этом в большинстве местообитаний он соответствовал 4.0 мг/дм³. Такое содержание кислорода считается обычным для природных водоёмов в летние месяцы. В местообитаниях, занятых личинками *Culex*, диапазон и разброс значений данного параметра были существенно шире, от 1.5 до 6.0 мг/дм³. В биотопах *An. plumbeus*, содержание растворённого в воде кислорода менялось от 1,5 до 4,1 мг/дм³. Такое распределение значений параметра может быть объяснено двумя различными гипотезами: либо самки *Ae. albopictus* не откладывают яйца в водоёмы с низким и высоким значениями растворённого кислорода; либо самки откладывают яйца без выбора водоёмов, но личинки, в водоёмах с значениями кислорода, выходящими за пределы зоны пессимума – гибнут. Несмотря на то, что основной объём кислорода личинки *Ae. albopictus* получают за счёт дыхания атмосферным воздухом, личинкам необходимо дополнительное получение растворенного в воде кислорода с помощью жабр и кожных покровов. Возможно, уровень растворённого в воде кислорода выступает лимитирующим фактором для личинок младших возрастов. Для них процент насыщения кислородом через поверхность тела более существенен, чем для личинок третьего и четвёртого возраста.

Значения водородного показателя в местообитаниях личинок и *Ae. albopictus* менялись от 6.7 до 7.9. Среднее значение рН составило 7.4, что соответствует нейтральной реакции. В биотопах личинок рода *Culex*, разброс значений данного параметра был от 7,1 до 8,7. В личиночных биотопах *An. plumbeus* от 5,0 до 7,5. Из данных результатов можно предположить, что *An. plumbeus* способен развиваться в слабокислых водных растворах, а личинки рода *Culex* способны выдерживать лёгкое подщелачивание. Лёгкое подщелачивание дождевой воды в личиночных биотопах можно объяснить влиянием гидрокарбонатов и силикатов, находящихся в резервуарах, а закисание может наблюдаться при длительном застое воды. Возможно,

водородный показатель, на уровне с содержанием в воде растворённого кислорода лимитирует пригодность ёмкостей, заполненных водой, для преимагинального развития *Ae. albopictus*.

4.3. Экологические и биологические особенности *Ae. albopictus*

Предпочтения при откладке яиц у самок *Ae. albopictus*. Проанализировав характеристики личиночных биотопов, найденных нами в природных популяциях мы определили интервалы значений показателей, в которых возможно развитие личинок. Однако остаётся неизвестным, по какой причине мы не встречали личиночных биотопов с иными характеристиками. Есть несколько возможных объяснений: случайный фактор; параметры, выходящие за пределы установленных интервалов непригодны для развития личинок; параметры, выходящие за пределы установленных интервалов, не удовлетворяют критериям выбора самок *Ae. albopictus*. Чтобы прояснить данный вопрос, мы пытались выявить предпочтения при откладке яиц у самок *Ae. albopictus* в условиях эксперимента.

В нашем эксперименте самки *Ae. albopictus* делали по 2-3 кладки по 8-40 яиц в каждой. Это поведение демонстрировали все наблюдаемые нами особи. Такая стратегия может быть выгодной, так как она увеличивает вероятность того что, не смотря на риск пересыхания или нарушения личиночных биотопов, хотя бы их часть кладок сохраниться до момента выхода имаго.

При наличии вариации ёмкостей для откладки яиц по объёму воды самки *Ae. albopictus* предпочитали ёмкости для откладки яиц объёмом от 1 до 10 литров, игнорируя малые ёмкости с водой, менее 0,25 л. и крупные, объёмом 100 л. При этом количество отложенных яиц в ёмкости объёмом 1, 5 и 10 литров значимо не различалось (табл. 8). Данные эксперимента согласуются с полевыми наблюдениями. При изучении личиночных биотопов (табл. 5), мы чаще всего находили личинок *Ae. albopictus* в вазонах и автомобильных покрышках, и редко в крупных бочках для полива, в то время как личинки рода *Culex* встречались с одинаковой вероятностью в мелких и крупных ёмкостях с твёрдыми стенками, а также в лужах и стационарных водоёмах. Интересно отметить, что в природных биотопах преобладают резервуары маленьких объёмов: дупла деревьев, стволы бамбуков и тростников, опавшие листья, листовые розетки. Ёмкости, заполненные водой средних размеров в природных биотопах, почти не встречаются, зато, их много в населённых пунктах. Из этого можно предположить, что появление такого предпочтения у самок *Ae. albopictus* эволюционное новшество. Возможно, оно имеет некое адаптивное значение. Например, вода в резервуарах среднего объёма хорошо прогревается, но не пересыхает, в отличие от маленьких резервуаров.

В эксперименте, при вариации кислотности воды в ёмкостях, самки *Ae. albopictus* откладывали яйца в воду с рН = 5, 6, 7, 8 с одинаковой вероятностью. В воде с рН = 4 нами было обнаружено только 46 яиц (предположительно, кладка одной особи) (табл. 9). Можно заключить, что за исключением критических значений, кислотность воды не влияет на выбор мест для откладки яиц самками *Ae. albopictus*. В природе нами не было встречено личиночных биотопов с водородным показателем, выходящим за пределы от 6,7 до 7,9. В эксперименте самки комаров, не избегали слабокислые растворы при откладке яиц, однако, личинок в природных условиях в слабокислых растворах нам найти не удалось. Мы предполагаем, что это может быть связано с гибелью личинок в таких растворах. Однако, в отличие от эксперимента, в природных личиночных биотопах химические и физические характеристики водных растворов, связаны с друг другом. Относительно низкий водородный показатель может не влиять на жизнь личинок сам по себе, но лимитировать их развитие, например, через содержание кислорода.

Представляет интерес выбор самками *Ae. albopictus* мест для откладки яиц, при наличии ёмкостей с водными растворами разной солёности. 89,8% процентов яиц было отложено комарами в наиболее солёный раствор – $S = 30 \text{ ‰}$ (табл. 10). Данный уровень солёности соответствует морской воде. Остальные 10,2 % яиц комаров были обнаружены во втором по солёности водном растворе из предложенных. В ёмкостях, заполненных водой с солёностью $S = 0,5-10 \text{ ‰}$ не отложились ни одна самка *Ae. albopictus*. Не смотря на чётко выраженные предпочтения самок, личинки *Ae. albopictus* способны развиваться в различных по солёности биотопах. Об этом говорит широкий разброс значений общей минерализации (TDS) и электропроводности воды (ES) в природных личиночных биотопах (табл. 5). Однако, содержание и тип растворённых в воде солей могут влиять на скорость развития.

Ещё один проведённый нами эксперимент был направлен на выявление предпочтений самок *Ae. albopictus* при откладке яиц в ёмкости с различным содержанием нерастворённой органики. 58,1% яиц были обнаружены нами в воде с отсутствием примесей, остальные яйца были обнаружены в равных пропорциях в ёмкости с водой с листовым опадом и в ёмкости с водой с примесью почвы и листовым опадом (табл. 11). Несмотря на то, что самки чаще откладывали яйца в воду с отсутствием примесей, мы не можем утверждать, что причиной этого стали их устойчивые предпочтения.

Таким образом, данные экспериментов, свидетельствуют о наличии избирательности у самок *Ae. albopictus* при выборе мест откладки яиц. Несмотря на инвазивный успех, трофическая ниша *Ae. albopictus* остаётся узкой, в сравнение с его наиболее частым сожителем – эвритрофным видом *Culex pipiens*.

Пищевое поведение личинок *Ae. albopictus*. Различия в пищевом поведении между видами комаров, наблюдаемое нами в эксперименте, по-видимому, отражает особенности строения и физиологии личинок. Отношение ширины головы к ее длине (головной индекс) характеризует тип питания комаров (Мончадский, 1951; Маслов, 1967). На примере комаров рода *Anopheles*, было показано, что размер головной капсулы личинок влияет на скорость каннибализма (Гордеев, Сибатаев, 1995). В нашем эксперименте учувствовали личинки двух различных родов кровососущих комаров: *Aedes* и *Culex*. Они имеют разное строение головной капсулы, в частности соотношение её длины и ширины существенно различаются. Также личинки *Aedes* и *Culex* занимают разное положение в пространстве водоёма и проявляют различное поведение в процессе фильтрации (Беклемишев, 1944).

В ходе экспериментов нами было замечено, что некоторые личинки *Ae. albopictus*, хотя и не являлись активными хищниками-преследователями, проявляли активность в поиске пищи, меняли своё местоположение и выбирали объекты, с поверхности которых можно съесть перифитон. При удачной возможности такие личинки поедали личинок младших возрастов. Мы предполагаем, что при недостатке корма данное поведение личинок может способствовать нахождению дополнительных пищевых ресурсов и повышать выживаемость, а, следовательно, служить фактором естественного отбора на преимагинальных стадиях развития. Аналогичное поведение, с частой сменой положения личинок у младших возрастов, может служить фактором избегания хищников. Именно этим мы объясняем различия в частоте поедания личинками *Ae. albopictus* личинок I возраста разных видов. В нашем эксперименте частота поедания зависела от двух составляющих – способности личинок старших возрастов к активному поиску пищи и способности личинок младших возрастов избегать хищника. Если принять во внимание, что в популяции *Ae. albopictus* у личинок I возраста существует подразделённость на активных и пассивных особей, то можно предположить, что активные личинки будут успешно уворачиваться от потенциальных «хищников».

Мы показали наличие полиморфизма в пищевом поведении личинок *Ae. albopictus*. Некоторые особи существенно более активно хищничают чем особи тех же возрастов в среднем. Мы предполагаем, что этот факт связан с эпигенетической «фазовой» изменчивостью, характерной для многих представителей прямокрылых, перепончатокрылых (Захваткин, 2001), но редко встречающейся у двукрылых. Каннибализм, или внутривидовое хищничество, представляет собой одну из форм внутривидовой конкуренции и при высокой плотности заселения биотопа может служить выгодным регулятором численности в популяции. Каннибализм широко распространен у некоторых кровососущих комаров, в частности у представителей рода *Anopheles* (Беклемишев, 1944; Гордеев, Сибатаев, 1995). Взаимное

поедание личинок наблюдается при недостатке корма и позволяет ограниченному числу особей перейти на стадию куколки. Подобное проявление каннибализма принято называть “возрастным отбором” (Шварц, 1980). В условиях недостатка корма личинки I возраста, принимают на себя функцию аккумуляция питательных веществ. Фильтрационная способность личинки 1-го возраста значительно выше относительно ее массы, чем у комаров 4-го возраста. Младшие личинки могут прокормить себя одной фильтрацией в воде, где нет никакой крупной пищи и детрита. В таких условиях личинки достигают 2-3-го возраста, после чего погибают от голода. В свою очередь особи 4-го возраста способны проглатывать личинок первого возраста. Таким образом, при недостатке концентрированных кормов комары младших возрастов служат одним из источников пищи для старших (Беклемишев, 1944).

Учитывая результаты данного эксперимента, возможна ещё одна интерпретация ускоренного прохождения личинками *Ae. albopictus* II возраста, в условиях конкуренции. Достижение личинками III возраста может существенно понизить риск стать кормом для личинок комаров других видов.

Межвидовую конкуренцию можно разделить по способам взаимодействия на интерференционную и эксплуатационную (Пианка, 1981). Интерференционной конкуренцией называется прямое воздействие организмов друг на друга, например, в результате агрессивных столкновений или с помощью выделяемых токсинов. Эксплуатационная конкуренция проявляется косвенно, например, благодаря уменьшению доступности общего ресурса. Очевидно, что *Ae. albopictus* имеет ряд адаптаций, помогающих ему, успешно взаимодействовать с личинками других видов комаров, обоими этими способами.

4.4. Молекулярно-генетические исследования комаров подрода *Stegomyia*

По результатам морфологического анализа все найденные самцы комаров из Амурской области и Хабаровского края были определены как *Ae. sibiricus*, и только две особи, найденная нами в Приморском крае – самцы *Ae. galloisi*. Определение видов проводилось нами по морфологии гипопигиев (рис.5). Такое разделение хорошо согласуется с экологическими предпочтениями видов. *Ae. sibiricus* ранее обнаруживался в Томской, Новосибирской областях (Полторацкая, 2013), а *Ae. galloisi* был описан для территорий со значительно более мягким климатом: Южной Кореи, Китае и Японии (Kang et al., 2020). Однако, результаты ДНК-баркодирования не показали значимых различий между комарами, определёнными нами как *Ae. sibiricus*, и особью из Приморского края и *Ae. galloisi* из Японии, гаплотипы которых представлены в GenBank. Вероятно, это объясняется тем, что *Ae. sibiricus* и *Ae. galloisi* недавно разделившиеся виды и митохондриальный ген *COI*, не подходит для их идентификации. Результаты сравнения полных митохондриальных геномов особи *Ae. sibiricus* с Дальнего Востока России и особи из Кореи, зарегистрированной как *Ae. galloisi* показали, что особи попадают в общий кластер (рис. 18). Наибольшие различия наблюдаются по генам *COI*, *COII* и на небольшом участке 12S rRNA. Вероятно, данные виды нельзя различить по митохондриальной ДНК. Однако, нельзя быть полностью уверенными, что особи, зарегистрированные в GenBank как *Ae. galloisi* не являются на самом деле *Ae. sibiricus*. В частности, в работе «A revision of the adult and larval mosquitoes of Japan (including the ryukyu archipelago and the ogasawara islands) and Korea (Diptera: culicidae)» (Tanaka et al., 1979), авторы указывают, что в центральной Корее обитают комары, являющиеся представителями либо вида близкого к *Ae. galloisi*, либо подвида *Ae. galloisi*, схожие с описанием *Ae. sibiricus* (Danilov, Filippova, 1978). В современных работах энтомологов из Кореи нет упоминаний о наличие кокой либо подразделённости *Ae. galloisi*, а его морфологическое описание не приводится.

В базе данных GenBank содержится большое количество данных по митохондриальным гаплотипам комаров подрода *Stegomyia*. Некоторые митохондриальные гаплотипы, зарегистрированные в GenBank как *Ae. albopictus* кластеризуются с другими видами подрода. Так гаплотипы с GenBank ID: HQ398902 (Cook et al., 2010), KY982363, KY982365 (Adilah-Amrannudin et al., 2018) кластеризуются с *Ae. galloisi*. Митохондриальные гаплотипы *Ae. albopictus* с GenBank ID: KY982343 – KY982352, KY982361 (Adilah-Amrannudin et al., 2018), MF148257, MF148262, MF148266, MF148269, MF148272, MF148273, MF148294 – MF148300, MF148302, MT434294 Viet Nam, кластеризуются с *Ae. aegypti*. Если эти данные верны, то внутривидовая генетическая изменчивость *Ae. albopictus* почти равна изменчивости всего

подрода *Stegomyia*. Альтернативным объяснением этих аномалий, может является ошибочное отнесение вышеуказанных образцов к *Ae. albopictus*, в силу визуальной схожести комаров подрода *Stegomyia*. Если это так, то вывод о высокой изменчивости *Ae. albopictus* и соответственно о древности нативной популяции вида ошибочен. Существенно отметить, что аномальные последовательности *Ae. albopictus* не образуют уникальных клад, а кластеризуются вместе с известными видами. Мы полагаем, что, если исключить случаи сомнительного определения *Ae. albopictus*, то логичным выводом из генетических данных будет представление о *Ae. albopictus*, как о молодом виде недавно прошедшим через период взрывного роста численности. Этот же вывод может быть справедлив и в отношении других видов комаров подрода *Stegomyia*.

Для уточнения возможностей дифференциации видов подрода *Stegomyia* мы провели сравнения нуклеотидных последовательностей полных митохондриальных геномов. Полученные результаты (рис. 20) полностью подтвердили результаты, полученные ранее при использовании для сравнений BOLD фрагментов митохондриального гена *COI*. Каждый из видов образует единый кластер со 100% бутстреп поддержкой за исключением *Ae. albopictus*. При сравнении полных митохондриальных геномов *Ae. albopictus* мы наблюдаем раздвоение кластера вида на две подкластера. Полученный нами новый митохондриальный геном клеточной линии С6\36 попадает в кластер, совместно с большинством представителей, циркулирующих в регионах с умеренным климатом, что не удивительно, так как клеточная культура С6\36 получена от комаров из Африки. Особенный кластер *Ae. albopictus*, образованный двумя сходными последовательностями принадлежат особям с Тайваня (GenBank ID NC_006817, AY072044). Большинство различий, представляет собой нуклеотидные замены в генах: *COIII*, *ND3*, *ND5* и *ND6*. Гаплотип NC_006817 хоть и является типовым в базе данных GenBank, является редким, специфичным для острова Тайвань. Это подтверждают и получившие его авторы (Battaglia et al., 2016), указывая, что, по их мнению, данный гаплотип не был вовлечены в недавнее распространение вида по всему миру.

Мы считаем, что результат, полученный нами в данном исследовании, позволяет заключить однозначную пригодность последовательности BOLD фрагмента митохондриального гена *COI* в качестве метода видовой идентификации комаров подрода *Stegomyia*. Дальнейшие исследования, на наш взгляд, должны быть направлены на уточнение видового статуса *Ae. sibiricus* и изучение синантропных популяций *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus*. В связи с формированием плотных синантропных популяций этих видов появляется вероятность передачи арбовирусов в условиях умеренного климата. В последние десятилетия по всему миру наблюдается распространение передачи арбовирусных заболеваний расширяется из тропиков и

субтропиков в регионы с умеренным климатом (Ciota, Keyel, 2019). Особую опасность для Дальнего Востока и юга европейской части России на наш взгляд, представляет вирус Западного Нила. Для стран Европейского региона, было показано, что среднемесячная температура в месяцы, когда наблюдались случаи автохтонной передачи лихорадки Западного Нила, колебалась в пределах 15,8-28 °С (Holicki et al., 2020). В южных регионах нашей страны, нельзя полностью исключать и сезонные передачи арбовирусов, характерных для более жаркого климата. Так для вируса Денге показано, что при максимальной температура среды выше 20°С наблюдалось быстрое увеличение заболеваемости Денге с пиком около 32 °С (Colon-Gonzalez, 2013). Исследование Тесла и др., в котором изучалась компетентность вируса Зика для созревания вируса в комаре наблюдалась в диапазоне температур от 16,0 до 38,0 °С. Компетентность была максимальной при 30,6 °С (Tesla et al., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комары рода *Aedes* подрода *Stegomyia* являются эпидемиологически важными объектами. Нами было выявлено расширение ареалов у четырёх видов подрода, обитающих в Российской Федерации: *Ae. albopictus*, *Ae. flavopictus*, *Ae. galloisi* и *Ae. sibiricus*. Приспособления комаров подрода *Stegomyia* к обитанию вместе с человеком рассматривается нами как эволюционный процесс *in statu nascendi*. Мы обнаружили формирование синантропных популяций *Ae. flavopictus* и *Ae. sibiricus* на Дальнем Востоке России. Мы предполагаем, что в процессе синантропизации участвуют отдельные генотипы из уже имеющегося генетического разнообразия в автохтонных популяциях комаров. В новых условиях происходит направленная селекция особей с определённым генетическим составом. В результате такой селекции формируются генетически однородные инвазивные популяции, обитающие вместе с человеком. Нами было показано, что успешной инвазии *Ae. albopictus* в России способствовали: переход к синантропному образу жизни, изменение предпочтений самок комаров при выборе мест для откладки яиц и наличие адаптаций к существованию в условиях симпатрии на личиночной стадии. Характеристика митохондриальной изменчивости комаров подрода *Stegomyia*, и критический анализ накопленных данных о нуклеотидных последовательностях этих видов позволил нам предложить однозначный метод видовой идентификации по последовательностям BOLD фрагмента митохондриального гена *COI*. Сравнение полученных нами полных митохондриальных геномов этих видов подтверждает сделанный вывод. Полный митохондриальный геном *Ae. sibiricus* определён нами впервые.

ВЫВОДЫ

1. Установлены современные ареалы пяти видов комаров *Aedes* подрода *Stegomyia*. Показано расширение ареала *Ae. albopictus* к 2021 году от Черноморского побережья Кавказа до г. Тихорецка Краснодарского края; на Южном берегу Крыма: от г. Севастополь до г. Алушты, а также в г. Керчь. Анализ гаплотипической изменчивости *Ae. albopictus* позволяет установить в качестве предковой популяции Крыма популяцию г. Новороссийска. *Ae. galloisi* обнаружен в Приморском крае. *Ae. flavopictus* распространён в Приморье и на юге Хабаровского края. *Ae. sibiricus* выявлен в Приморском, Хабаровском, Красноярском краях, Еврейском автономном округе, в Амурской, Новосибирской и Томской областях. *Ae. cretinus* найден в г. Адлер Большого Сочи.
2. Выявлено предпочтение при откладке яиц самками *Ae. albopictus* в солоновато водные водоёмы объёмом от 1 до 10 л. Лимитирующим параметром среды для развития преимагинальных стадий *Ae. albopictus* является содержание растворённого в воде кислорода. Показано конкурентное преимущество *Ae. albopictus* при развитии в смешанных культурах с комарами *Cx. pipiens* за счёт способности личинок четвёртого возраста *Ae. albopictus* питаться личинками первого возраста, как своего вида, так и вида-конкурента, а также за счёт повышенной смертности *Cx. pipiens* в смешанных культурах.
3. Уточнены отличительные морфологические признаки гипопигиев самцов четырёх видов комаров подрода *Stegomyia*: *Ae. albopictus*, *Ae. galloisi*, *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus*, на основании собственных сборов комаров. Показано, что ДНК-баркодирование является достоверным методом определения четырёх видов комаров подрода *Stegomyia*: *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti*, *Ae. flavopictus*, *Ae. cretinus*. Гаплотипы *Ae. sibiricus* кластеризуются вместе с *Ae. galloisi*, что не позволяет дифференцировать эти виды по изменчивости BOLD фрагмента митохондриального гена *COI*.
4. В синантропных популяциях *Ae. galloisi* и *Ae. flavopictus* отсутствуют характерные для инвазивных видов звёздчатая структура гаплотипической изменчивости и основной гаплотип, однако все гаплотипы этих видов образуют близкородственные группы с низким значением изменчивости.
5. Получены и аннотированы нуклеотидные последовательности митохондрий комаров *Ae. flavopictus*, *Ae. sibiricus* из природных популяций и *Ae. albopictus* из пересеваемой клеточной культуры С6/36. Показано, что наибольшей внутривидовой изменчивостью у

Ae. flavopictus и *Ae. albopictus* обладают гены *ND5* и *ND6*. При сравнении митохондрионов пары видов *Ae. sibiricus* и *Ae. galloisi* наибольшая изменчивость наблюдалась в генах *COI*, *COII*, *ND5* и *NDI*. Для этих видов обнаружена низкая нуклеотидная дивергенция (менее 1%), что не позволяет использовать данные митохондриальной изменчивости для дифференциации этих видов. Митохондрийон *Ae. sibiricus* получен впервые.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

COI – участок гена субъединицы 1 цитохромоксидазы

Numts - ядерных митохондриальных псевдогенов

АДФ – аденозиндифосфорная кислота

АТФ – аденозинтрифосфорная кислота

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

мтДНК – митохондриальная дезоксирибонуклеиновая кислота

п.н. – пара нуклеотидов

ПЦР – полимеразная цепная реакция

РНК – рибонуклеиновая кислота

тРНК – транспортная рибонуклеиновая кислота

г. – город

пгт. – поселок городского типа

ст. – станция

с. – село

ЮБК – южный берег Крыма

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алекторов, А. А. К фауне комаров *Culicidae* Дальневосточного края СССР / А. А. Алекторов // Паразитология. — 1931. — № 2. — С. 229-248.
2. Андрианов, Б. В. Полиморфизм контрольного района митохондриальной ДНК нативных и инвазивных популяций *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) / Б. В. Андрианов, Д. А. Романов, Т. В. Горелова, И. И. Горячева // Генетика. — 2019. — Т. 55. — №. 7. — С. 819-825. (Andrianov, B.V., Sequence Polymorphism of the Mitochondrial DNA Control Region in Native and Invasive Populations of *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) / B. V. Andrianov, D. A. Romanov, T. V. Gorelova, I. I. Goryacheva // Russian Journal of Genetics. — 2019. — V. 55 (7). — P. 885-890.
3. Бега, А. Г. Экология и распространение инвазивного вида комаров *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) на юге Европейской части России / А. Г. Бега, А. В. Москаев, М. И. Гордеев // Российский журнал биологических инвазий. — 2021. — № 1. — С. 27-38.
4. Беззубова, В. П. Фауна кровососущих комаров Новосибирской области / В. П. Беззубова, А. П. Ваншток // Труды Новосибирского государственного медицинского института и Новосибирской областной санитарно-эпидемиологической станции. — 1961. — № 38. — С. 176-178.
5. Беклемишев, В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mgn.) / В. Н. Беклемишев. — М. : Медгиз, 1944. — 299 с.
6. Богомазова, О. Л. Новые данные о комарах *Aedes (Stegomyia) sibiricus* Danilov et Filippova, 1978. В Иркутской области (Восточная Сибирь) / О. Л. Богомазова, И. В. Безгодков, Н. В. Устинова, М. И. Хакимова, Н. В. Попов // Байкальский зоологический журнал. — 2022. — № 1 (31). — С. 49-56.
7. Ганушкина, Л. А. Об обнаружении комаров *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. на территории Российской Федерации / Л. А. Ганушкина, Е. Ю. Таныгина, О. В. Безжонова, В. П. Сергиев // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2012. — № 1. — С. 3-4.
8. Ганушкина, Л. А. Распространение комаров *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. на Черноморском побережье Кавказа / Л. А. Ганушкина, О. В. Безжонова, И. В. Патраман Е. Ю. Таныгина, В. П. Сергиев // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2013. — № 1. — С. 45-46.

9. Ганушкина, Л. А. Оценка риска расширения ареала комаров *Aedes aegypti* L. и *Aedes albopictus* Skus. На территории России / Л. А. Ганушкина, Л. Ф. Морозова, И. В. Патраман, В. П. Сергиев // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2014. — № 4. — С. 8-10.
10. Ганушкина, Л. А. Оценка риска возникновения арбовирусных инфекций в России / Л. А. Ганушкина, Е. Н. Морозов, И. В. Патраман, О. И. Вышемирский, А. А. Агумава // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2017. — №1. — С. 9-14.
11. Гордеев, М. И. Возрастной отбор и способность к каннибализму у личинок малярийных комаров с разными кариотипами / М. И. Гордеев, А. К. Сибатаев // Генетика. — 1995. — Т. 31. — №8. — С.936-946.
12. Гуцевич, В. А. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Комары (семейство Culicidae). Т. 3. Вып. 4 / В. А. Гуцевич, А. С. Мончадский, А. А. Штакельберг. — Л.: Наука, 1970. — 384 с.
13. Данилов, В. Н. Новый вид комара *Aedes (Stegomyia) sibiricus* sp.n. (Culicidae) / В. Н. Данилов, В. В. Филиппова // Паразитология. — 1978. — Т. 12. — № 2. — С. 170-176.
14. Дмитриев, И. Д. Материалы к распространению комаров на восточном берегу Черного моря / И. Д. Дмитриев // Российский журнал тропической медицины и ветеринарной паразитологии. — 1929. — Т. 7. — № 3. — С. 176-182.
15. Забашта, М. В., Расширение ареала *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse, 1895 на Черноморском побережье России / М. В. Забашта // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2016. — №. 3. — С. 10-11.
16. Захваткин Ю. А. Курс общей энтомологии / Ю. А. Захваткин. —М.: Колос, 2001. — 376 с.
17. Каландадзе, Л. П. К экологии водных фаз желто-лихорадочного комара (*Aedes aegypti* L.). / Л. П. Каландадзе, А. И. Таирова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 1948. — № 3. — С. 237-247.
18. Киселева, Е. Ф. Материалы по фауне *Culicidae* Сибири / Е. Ф. Киселева // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 1936. — №5 (2). — С. 220-245.
19. Коваленко, И. С. Обнаружение *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) в Крыму / И. С. Коваленко, С. Н. Якунин, Д. Э. Абибулаев, В. В. Владычак, Н. В. Бородай, В. П. Смелянский, В. К. Фомина, Л. С. Зинич, С. Н. Тихонов // Проблемы особо опасных инфекций. — 2020. — № 2. — С. 135-137.

20. Коваленко, И. С. О расширении ареала *Aedes albopictus* в Крыму / И. С. Коваленко, М. В. Федорова, А. Л. Ситникова, Л. С. Зинич, С. Н. Якунин, Д. Э. Абибулаев, В. В. Владычак, С. Н. Тихонов // Национальные приоритеты России. — 2021. — № 3 (42). — С. 179-183.
21. Линдроп, Г. Т. Исторические справки и современное состояние вопроса о зоогеографии переносчика желтой лихорадки и Денге (*Aedes aegypti* L.1762) на Кавказе / Г. Т. Линдроп // Российский журнал тропической медицины и ветеринарной паразитологии. — 1929. — Т. 7. — № 3. — С. 183-191.
22. Линдроп, Г. Т. К материалам о распространении *Stegomyia fasciata* на Черноморском побережье Кавказа / Г. Т. Линдроп // Российский журнал тропической медицины и ветеринарной паразитологии. — 1926. — № 4. — С. 17-21.
23. Маниатис, Т. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование / Т. Маниатис, Э. Фрич, Дж. Сэмбрук. — М.: Мир, 1984. — 479 с.
24. Маркович, Н. Я. Мировая торговля старыми автопокрышками и современный ареал комаров *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse, 1984 / Н. Я. Маркович // Медицинская паразитология. — 1997. — 4. — С. 54-60.
25. Марциновский, Е. И. О мероприятиях против лихорадки Денге в СССР / Е. И. Марциновский // Русский журнал тропической медицины и ветеринарной паразитологии. — 1929. — № 7 (3). — С. 162-165.
26. Маслов А. В. Кровососущие комары подтрибы Culisetinae (Diptera, Culicidae) мировой фауны. Определители по фауне СССР / А. В. Маслов. — Д.: Наука, 1967. — 182 с.
27. Мокиевский, В. О. Экологический Атлас. Черное и Азовское моря / В. О. Мокиевский, А. Б. Цетлин, Е. И. Игнатов, В. Н. Белокопытов, А. Г. Зацепин, А. С. Зернов, С. А. Литвинская, И. А. Репина, А. И. Исаченко, Д. Г. Илюшин, Р. В. Гончаров, П. Г. Михайлюкова, А. А. Ермолов, А. И. Кизяков, Е. Г. Арашкевич, Л. М. Сафронова, Д. Ф. Афанасьев, Г. А. Колючкина, У. В. Симакова, В. Л. Семин, В. А. Лужняк, С. А. Букреев, Т. О. Барабашин, В. В. Краснова, Р. А. Беликов, В. В. Миненкова, М. Б. Астапов, С. М. Фазлуллин, П. А. Тильба, Д. Р. Загретдинова, М. И. Семенова, М. А. Глебова, Т. М. Гизатулин, М. А. Жукова, Т. А. Матвеева, О. В. Максимова, Д. Ю. Назаров, А. М. Амелина, Р. Е. Лазарева, Л. А. Живоглядова, Н. Б. Ескин, А. С. Валиева. — М.: Фонд НИР, 2019. — 464 с.
28. Мончадский, А. С. Личинки кровососущих комаров СССР и сопредельных стран (подсем. Culicinae) / А. С. Мончадский. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — 290 с.
29. Онищенко, Г. Г. Мероприятия по борьбе с лихорадкой Западного Нила на территории Российской Федерации / Г. Г. Онищенко, С. Д. Кривуля, Г. Г. Чистякова, Н. Д. Пакскина,

- О. С. Хадарцев, В. В. Алексеев, А. В. Липницкий, С. Т. Савченко, В. П. Смелянский, Т. П. Пашанина, В. А. Антонов, Ю. М. Ломов, Э. А. Москвитина, Н. Л. Пичурина, И. В. Орехов, М. В. Забашта, С. Ю. Водяницкая, И. В. Кормиленко, Л. М. Веркина, А. Н. Терентьев, А. Н. Наркевич, Е. В. Куклев, Н. В. Попов, С. А. Щербакова, П. Г. Дерябин, М. Ю. Щелканов, А. Г. Прилипов, Л. В. Колобухина, Д. Н. Львов, В. В. Малеев, А. Е. Платонов, Л. С. Карань, М. В. Федорова, Ю. Я. Венгеров, Т. А. Шопенская, М. Г. Шандала, С. А. Рославцева, Е. А. Гришина, Ю. Еремина, М. Н. Костина, О. М. Германт. — М.: Роспотребнадзор, 2010. — 45 с.
30. Пестрякова, Т. С. Кровососущие двукрылые севера Томской области / Т. С. Пестрякова, В. М. Гуковская, Л. М. Суховатова, Н. С. Красикова, Г. И. Учайкина // Природа и экономика Александровского нефтеносного района (Томская область). — 1968. — С. 251-255.
31. Пестрякова, Т. С. Выплод *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yamada, 1921, в Западной Сибири / Т. С. Пестрякова, Л. П. Кухарчук, А. Г. Лужкова, Е. В. Морозов // Известия СО АН СССР, серия биологические науки. — 1975. — № 5. — В. 1. — С. 75-77.
32. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. — М.: Мир, 1981. — 400 с.
33. Покровский, В. И. Первый случай лихорадки Зика в России / В. И. Покровский, В. В. Малеев, С. В. Краснова, С. В. Сметанина, Е. Т. Вдовина, С. И. Котов, Л. С. Карань, М. В. Федорова, Я. Е. Григорьева, А. В. Валдохина, Г. Г. Карганова, Г. А. Шипулин // Инфекционные болезни. — 2016. — Т. 4. — № 1. — С. 90-95.
34. Полторацкая, Н. В. О новых находках редкого для Западной Сибири вида комаров *Aedes sibiricus* Danilov et Filippova, 1978 (Diptera, Culicidae) / Н. В. Полторацкая, А. Г. Мирзаева // Евразийский энтомологический журнал. — 2013. — № 12 (2). — С. 144-146.
35. Попов, В. М. Заметки по биологии и систематике некоторых малоизвестных видов комаров Западной Сибири / В. М. Попов // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 1950. — № 19 (1). — С. 49-51.
36. Попова, А. Ю. Мероприятия по регуляции численности комаров *Aedes aegypti* и *Aedes albopictus* в г. Сочи в 2016 г., результаты и пути совершенствования / А. Ю. Попова, А. Н. Куличенко, О. В. Малецкая, В. М. Дубянский, Ю. В. Демина, Н. Д. Пакскина, Ю. М. Тохов, Е. А. Манин, Е. В. Лазаренко, О. Х. Шаяхметов, М. В. Федорова, В. Г. Оробей, Ю. В. Юничева, Н. С. Комарова, А. В. Топорков, Д. В. Викторов, Т. В. Гречаная, П. Н. Николаевич, О. А. Куличенко, В. В. Пархоменко // Проблемы особо опасных инфекций. — 2017. — № 4. — С. 66-71.

37. Рухадзе, Н. П. К вопросу о мероприятиях против лихорадки Денге / Н. П. Рухадзе // Русский журнал тропической медицинской и ветеринарной паразитологии. — 1929. — № 7 (3). — С. 166-168.
38. Рябова, Т. Е. Обнаружение комаров *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. в городе Сочи / Т. Е. Рябова, Ю. В. Юничева, Н. Я. Маркович, Л. А. Ганнушкина, В. Г. Орабей, В. П. Сергиев // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2005. — № 3. — С. 3-5.
39. Сычева, К. А. Итоги мониторинга ареала комара *Aedes albopictus* (Skuse, 1895) в Краснодарском крае в 2019 г. / К. А. Сычева, О. Г. Швец, И. М. Медяник, О. Б. Журенкова, М. В. Федорова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2020. — С. 3-8.
40. Табухин, И. А. К вопросу о фауне Culicidae Западной Сибири / И. А. Табухин // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 1945. — № 14 (6). — С. 12-14.
41. Тупицын, Ю. Н. Обнаружение нового для фауны Казахстана подрода и вида кровососущего комара *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yamada, 1921 / Ю. Н. Тупицын, А. М. Дубицкий // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 1972. — С. 106-107.
42. Федорова, М. В. Инвазивные виды комаров на территории г. Сочи: места развития преимагинальных стадий и методы учета численности / М. В. Федорова, Т. Е. Рябова, Л. И. Шапошникова, Ю. В. Лопатина, А. Н. Себенцова, Ю. В. Юничева // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2017. — № 4. — С. 9-15.
43. Федорова, М. В. Современные границы распространения инвазивных комаров *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) и *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) на юге Краснодарского края России / М. В. Федорова, О. Г. Швец, Ю. В. Юничева, И. М. Медяник, Т. Е. Рябова, А. Д. Отставнова // Проблемы особо опасных инфекций. — 2018. — № 2. — С. 101-105.
44. Федорова, М. В. Завозные виды комаров на черноморском побережье Кавказа: современные ареалы / М. В. Федорова, О. Г. Швец, И. В. Патраман, И. М. Медняк, А. Д. Отставнова, С. В. Леншин, О. И. Вышемирский // Медицинская паразитология. — 2019. — № 1. — С. 47-55.
45. Федорова, М. В. Генетический анализ популяции завозных кровососущих комаров *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) (Diptera, Culicidae) в Краснодарском крае / М. В. Федорова, О. Г. Швец, И. М. Медяник, Е. В. Шайкевич // Паразитология. — 2019. — Т. 53. — № 6. — С. 518-528.

46. Шайкевич, Е. В. Инвазивные Виды *Aedes Albopictus* и *Aedes aegypti* на Черноморском побережье Краснодарского края: генетика (COI, ITS2), Зараженность *Wolbachia* и *Dirofilaria* / Е. В. Шайкевич, И. В. Патраман, А. С. Богачева, В. М. Ракова, О. П. Зеля, Л. А. Ганушкина // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2018. — Т. 22. — № 5. — С. 574-585.
47. Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. — М.: «Наука», 1980. — 215 с.
48. Шипицина, Н. К. Обнаружение *Aedes (Stegomyia) galloisi* Jam. в окрестностях Красноярска / Н. К. Шипицина, М. Ф. Шленова, И. Г. Бейбиенко // Медицинская паразитология. — 1959. — № 28 (2). — С. 202-203.
49. Юничева, Ю. В. Первые данные о наличии размножающейся популяции *Aedes aegypti* L. в районе Большого Сочи и отдельных городах Абхазии / Ю. В. Юничева, Т. Е. Рябова, Н. Я. Маркович, О. В. Безжонова, Л. А. Ганушкина, В. Б. Семенов, Г. А. Тархов, Л. Е. Василенко, Т. М. Гузеева, Т. В. Шеверева, В. П. Сергиев // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2008. — № 3. — С. 40-43.
50. Adilah-Amrannudin, N. *Aedes albopictus* in urban and forested areas of Malaysia: A study of mitochondrial sequence variation using the COI marker / N. Adilah-Amrannudin, M. Hamsidi, N. A. Ismail, N. C. Dom, R. Ismail, A. H. Ahmad, M. F. Mastuki, F. H. M. Yusoff, N. F. M. Adam, S. N. Camalxaman // Tropical biomedicine. — 2018. — V. 3. — P. 639-652.
51. Ahmed, J. International network for capacity building for the control of emerging viral vector-borne zoonotic diseases: Arbo-Zoonet/ J. Ahmed, M. Bouloy, O. Ergonul, A. R. Fooks, J. Paweska, V. Chevalier, C. Drosten, R. Moormann, N. Tordo, Z. Vatansever, P. Calistri, A. Estrada-Peña, A. Mirazimi, H. Unger, H. Yin, U. Seitzer // Eurosurveillance. — 2009. — V. 14 (12). — P. 1-4.
52. Akner, M. M. Arboviral screening of invasive *Aedes* species in northeastern Turkey: West Nile virus circulation and detection of insect-only viruses / M. M. Akner, M. Oztrrk, A. B. Başer, F. Günay, S. Hacıoğlu, A. Brinkmann, N. Emanet, B. A. Ozkul, A. Nitsche, Y. Linton, K. Ergünay // PLoS Neglected Tropical Diseases. — 2019. — V. 13. — № 5.e0007334.
53. Alam, M. S. A study comparing the growth rates of two related species, *Aedes albopictus* and *Aedes flavopictus* (Diptera: Culicidae) at different temperature regimes / M. S. Alam, N. Tuno // Medical Entomology and Zoology. — 2020. — № 71 (1). — P. 25-30.
54. Alberts, B. Molecular Biology of the Cell. 4th Ed. / B. Alberts, A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, P. Walter. — New York: Garland Science, 2002. — 1462 p.

55. Alten, B. Species composition and seasonal dynamics of mosquitoes in the Belek region of Turkey / B. Alten, R. Bellini, S. S. Caglar, F. M. Simsek, S. Kaynas // *Journal of Vector Ecology*. — 2000. — № 25 (2). — P. 146-54.
56. Angelini, R. An outbreak of chikungunya fever in the province of Ravenna, Italy / R. Angelini, A. Finarelli, P. Angelini, C. Po, K. Petropulacos, P. Macini, C. Fiorentini, C. Fortuna, G. Venturi, R. Romi, G. Majori, L. Nicoletti, G. Rezza, A. Cassone // *Wkly Releases*. — 2007. — V. 12. — № 36.
57. Armbruster, P. Infection of new-and old-world *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) by the intracellular parasite *Wolbachia*: implications for host mitochondrial DNA evolution / P. Armbruster, W. E. Damsky, R. Giordano, J. Birungi, L. E. Munstermann, J. E. Conn // *Journal of Medical Entomology*. — 2003. — V. 40. — № 3. — P. 356-360.
58. Armbruster, P. A. Photoperiodic Diapause and the Establishment of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in North America / P. A. Armbruster // *Journal of Medical Entomology*. — 2016. — V. 53. — № 5. — P. 1013-1023.
59. Atyame, C. M. Diversification of *Wolbachia* endosymbiont in the *Culex pipiens* mosquito / C. M. Atyame, F. Delsuc, N. Pasteur, M. Weill, O. Duron // *Molecular Biology and Evolution*. — 2011. — V. 28 (10). — P. 2761-2772.
60. Avise, J. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics / J. C. Avise, J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb, N. C. Saunders // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. — 1987. — № 18 (1). — P. 489-522.
61. Avise, J. C. Phylogeography: retrospect and prospect / J. C. Avise // *Journal of Biogeography*. — 2009. — № 36. — P. 3-15.
62. Ballard, J. W. O. The incomplete natural history of mitochondria / J. W. O. Ballard, M. C. Whitlock // *Molecular Ecology*. — 2004. — V. 13 (4). — P. 729-744.
63. Bang, W. J. A multiplex PCR assay for six *Aedini* species, including *Aedes albopictus* / W. J. Bang, M. H. Won, S. T. Cho, J. Ryu, K. S. Choi // *Parasit Vectors*. — 2021. — № 14 (1). — № 380.
64. Battaglia, V. The Worldwide Spread of the Tiger Mosquito as Revealed by Mitogenome Haplogroup Diversity / V. Battaglia, P. Gabrieli, S. Brandini, M. R. Capodiferro, P. A. Javier, X. G. Chen, A. Achilli, O. Semino, L. M. Gomulski, A. R. Malacrida, G. Gasperi, A. Torroni, A. Olivieri // *Front Genet*. — 2016. — V. 23. — № e2361.
65. Bazin, E. Population size does not influence mitochondrial genetic diversity in animals / E. Bazin, S. Glemin, N. Galtier // *Science*. — 2006. — V. 312 (5773). — P. 570-572.

66. Beaman, J. R. Transmission of Venezuelan equine encephalomyelitis virus by strains of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) collected in North and South America / J. R. Beaman, M. J. Turell // Journal of Medical Entomology. — 1991. — V. 28 (1). — P. 161-164.
67. Becker, N. Mosquitoes and their control. / N. Becker, D. Petric, M. Zgomba, C. Boase, M. Madon, C. Dahl, A. Kaiser. — Springer Verlag Berlin Heidelberg, 2010. — 577 p.
68. Benedict, M. Q. Spread of the tiger: global risk of invasion by mosquito *Aedes albopictus* / M. Q. Benedict, R. S. Levine, W. A. Hawley, L. P. Lounibos // Vector-borne and zoonotic diseases. — 2007. — V. 7 (1). — P. 76-85.
69. Bensasson, D. Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses / D. Bensasson, D. X. Zhang, D. L. Hartl, G. M. Hewitt // Trends in Ecology & Evolution. — 2001. — № 16 (6). — P. 314-321.
70. Bhatt, S. The global distribution and burden of dengue / S. Bhatt, P. W. Gething, O. J. Brady, J. P. Messina, A. W. Farlow, C. L. Moyes, J. M. Drake, J. S. Brownstein, A. G. Hoen, O. Sankoh, M. F. Myers, D. B. George, T. Jaenisch, G. R. W. Wint, C. P. Simmons, T. W. Scott, J. Farrar, S. I. Hay // Nature. — 2013. — V. 496. — P. 504-507.
71. Birungi, J. Genetic structure of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) populations based on mitochondrial ND5 sequences: evidence for an independent invasion into Brazil and United States / J. Birungi, L.E. Munstermann // Annals of the Entomological Society of America. — 2002. — V. 95 (1). — P. 125-132.
72. Bock, D. G. What we still don't know about invasion genetics / D. G. Bock, C. Caseys, R. D. Cousens, M. A. Hahn, S. M. Heredia, S. Hubner, K. G. Turner, K. D. Whitney, L. H. Rieseberg // Molecular Ecology. — 2015. — № 24. — P. 2277-2297.
73. Bohart, R. M. Four new species of mosquitoes from Okinawa (Diptera: Culicidae) / R. M. Bohart, R. L. Ingram // Journal of the Washington Academy of Sciences. — 1946. — V. 36. — № 2. — P. 46-52.
74. Bohart, R. M. A new species of *Culex* and notes on other species of mosquitoes from Okinawa (Diptera: Culicidae) / R. M. Bohart // Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1953. — V. 55. — № 4. — P. 183-188.
75. Bonizzoni, M. The invasive mosquito species *Aedes albopictus*: current knowledge and future perspectives / M. Bonizzoni, G. Gasperi, X. Chen, A. James // Trends in parasitology. — 2013. — V. 29 (9). — P. 460-468.
76. Boore, J. L. Animal mitochondrial genomes / J. L. Boore // Nucleic Acids Research. — 1999. — № 27. — P. 1767-1780.

77. Boyer, S. High diversity of mosquito vectors in Cambodian primary schools and consequences for arbovirus transmission / S. Boyer, S. Marcombe, S. Yean, D. Fontenille // PLoS ONE. — 2020. — V. 15 (6). — № e0233669.
78. Boyle, J. H. A Linkage-Based Genome Assembly for the Mosquito *Aedes albopictus* and Identification of Chromosomal Regions Affecting Diapause / J. H. Boyle, P. M. A. Rastas, X. Huang, A. G. Garner, I. Vythilingam, P. A. Armbruster // Insects. — 2021. — № 12(2):167.
79. Buhagiar, J. A. A second record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Diptera: Culicidae) in Malta / J. A. Buhagiar // European Mosquito Bulletin. — 2009. — V. 27. — P. 65-67.
80. Calzolari, M. Evidence of simultaneous circulation of West Nile and Usutu viruses in mosquitoes sampled in Emilia-Romagna region (Italy) in 2009 / M. Calzolari, P. Bonilauri, R. Bellini, A. Albieri, F. Defilippo, G. Maioli, G. Galletti, A. Gelati, I. Barbieri, M. Tamba, D. Lelli, E. Carra, P. Cordioli, P. Angelini, M. Dottori // PLoS ONE. — 2010. — V. 5 (12). — № e14324.
81. Cameron, S. L. Insect mitochondrial genomics: implications for evolution and phylogeny / S. L. Cameron // Annual Review of Entomology. — 2014. — V. 59. — P. 95-117.
82. Caminade, C. Suitability of European climate for the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*: recent trends and future scenarios / C. Caminade, J. M. Medlock, E. Ducheyne, K. M. McIntyre, S. Leach, B. Matthew, M. Baylis, A. P. Morse // Journal of the Royal Society Interface. — 2012. — V. 9 (75). — P. 2708-2717.
83. Cancrini, G. *Aedes albopictus* is a natural vector of *Dirofilaria immitis* in Italy / G. Cancrini, A. Frangipane di Regalbono, I. Ricci, C. Tessarin, S. Gabrielli, M. Pietrobelli // Veterinary Parasitology. — 2003. — № 118. — P. 195-202.
84. Cancrini, G. First finding of *Dirofilaria repens* in a natural population of *Aedes albopictus* / G. Cancrini, R. Romi, S. Gabrielli, L. M. Toma, P. Scaramozzino // Medical and Veterinary Entomology. — 2003. — № 17 (4). — P. 448-451.
85. Chan, K. L. *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore-City / K. L. Chan // Bulletin of the World Health Organization. — 1971. — V. 44. — № 5. — P. 651-657.
86. Chang, L. H. Differential survival of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) larvae exposed to low temperatures in Taiwan / L. H. Chang, E. L. Hsu, H. J. Teng, C. M. Ho // Journal of Medical Entomology // — 2007. — № 44 (2). — P. 205-210.
87. Chaves, L. F. Globally invasive, withdrawing at home: *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* facing the rise of *Aedes flavopictus* / L. F. Chaves // International Journal of Biometeorology. — 2016. — V. 60. — P. 1727-1738

88. Chaves, L. F. *Aedes albopictus* and *Aedes flavopictus* (Diptera: Culicidae) pre-imaginal abundance patterns are associated with different environmental factors along an altitudinal gradient / L. F. Chaves, M. D. Friberg, // *Current opinion in insect science*. — 2020. — V. 1 (1). — № 100001.
89. Chen, X. G. Genome sequence of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, reveals insights into its biology, genetics, and evolution / X. G. Chen, X. Jiangb, J. Gu, M. Xu, Y. Wu, Y. Deng, C. Zhangb, M. Bonizzoni, W. Dermauw, J. Vontas, P. Armbruster, X. Huang, Y. Yang, H. Zhang, X.G. Chen, X. Jiangb, J. Gu, M. Xu, Y. Wu, Y. Deng, C. Zhangb, M. Bonizzoni, W. Dermauw, J. Vontas, P. Armbruster, X. Huang, Y. Yang, H. Zhang, W. He, H. Peng, Y. Liu, K. Wu, J. Chen, M. Lirakis, P. Topalis, T. V. Leeuwen, A. B. Hall, X. Jiang, C. Thorpe, R. L. Mueller, C. Sun, R. M. Waterhouse, G. Yan, Z. J. Tu, X. Fang, A. A. James // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. — 2015. — V. 112 (44).
90. Chouin-Carneiro, T. Differential Susceptibilities of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* from the Americas to Zika Virus / T. Chouin-Carneiro, A. Vega-Rua, M. Vazeille, A. Yebakima, R. Girod, D. Goindin, M. Dupont-Rouzeyrol, R. Lourenço-de-Oliveira, A. B. Failloux // *PLOS Neglected Tropical Diseases*. — 2016. — V. 10 (3). — № e0004543.
91. Chung, S. J. Mosquito prevalence and flavivirus infection rates in Gangwon-do, Republic of Korea / S. J. Chung, S. H. Ko, E. M. Ko, E. J. Lim, Y. S. Kim, W. G. Lee, D. K. Lee // *Korean Journal of Applied Entomology*. — 2019 — V. 58 (2). — P. 89-99.
92. Ciota, A. T. The Role of Temperature in Transmission of Zoonotic Arboviruses / A. T. Ciota, A. C. Keyel // *Viruses*. — 2019. — V. 11 (11). — № 1013.
93. Clement, M. TCS: a computer program to estimate gene genealogies / M. Clement, D. Posada, K. A. Crandall // *Molecular Ecology*. — 2000. — V. 9 (10). — P. 1657-1659.
94. Clements, A. N. *The Biology of Mosquitoes, Egg laying* / A. N. Clements. — Wallingford: CABI Publishing, 1999. — V. 2. — 740 p.
95. Colinet, H. Insects in fluctuating thermal environments / H. Colinet, B. J. Sinclair, P. Vernon, D. Renault // *Annual Review of Entomology*. — 2015. — V. 60. — P. 123-140.
96. Colon-Gonzalez, F. J. The effects of weather and climate change on dengue / F. J. Colon-Gonzalez, C. Fezzi, I. R. Lake, P. R. Hunter // *PLOS Neglected Tropical Diseases*. — 2013. — V. 7 (11). — № e2503.
97. Cook, S. *Bothaella manhi*, a new species of tribe *Aedini* (Diptera: Culicidae) from the Cuc Phuong National Park of Vietnam based on morphology and DNA sequence / S. Cook, N. G. Lien, E. McAlister, R. E. Harbach // *Zootaxa*. — 2010. — V. 266 (1). — P. 33-46.

98. Darsie, R. F. J. Description of the pupa of *Aedes cretinus* Edwards, a key to the pupae of the *Albopictus* subgroup, subgenus *Stegomyia* Theobald, genus *Aedes* Meigen, and characters to separate the European *Stegomyia* species (Diptera: Culicidae) / R. F. J. Darsie // Proceedings of the Entomological Society of Washington. — 1999. — V. 101. — №. 3. — P. 614-618.
99. De Lamballerie, X. Chikungunya virus adapts to tiger mosquito via evolutionary convergence: a sign of things to come? / X. De Lamballerie, E. Leroy, R. N. Charrel, K. Ttsetsarkin, S. Higgs, E. A. Gould // Virology Journal. — 2008. — V. 5. — №. 33.
100. De Majo, M. S. Effects of thermal heterogeneity and egg mortality on differences in the population dynamics of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) over short distances in temperate Argentina / M. S. De Majo, S. Fischer, M. Otero, N. Schweigmann // Journal of Medical Entomology. — 2013. — V. 50 (3). — P. 543-551.
101. De Oliveira, R. L. Large Genetic differentiation and low variation in vector competence for dengue and yellow fever viruses of *Aedes albopictus* from Brazil, the United States, and the Cayman Islands / R. L. De Oliveira // American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. — 2003. — V. 69. — P. 105-114.
102. Delatte, H. Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a Chikungunya epidemic event / H. Delatte, J. S. Dehecq, J. Thiria, C. Domerg, C. Paupy, D. Fontenille // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. — 2008. — V. 8 (1). — P. 25-34.
103. Delatte, H. Evidence of habitat structuring *Aedes albopictus* populations in Réunion Island / H. Delatte, C. Toty, S. Boyer, A. Bouetard, F. Bastien, D. Fontenille // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2013. — V. 7 (3). — № e2111.
104. Delisle, E. Chikungunya outbreak in Montpellier, France, September to October 2014 / E. Delisle, C. Rousseau, B. Broche, I. Leparc-Goffart, G. L'Ambert, A. Cochet, C. Prat, V. Foulongne, J. B. Ferre, O. Catelinois, O. Flusin, E. Tchernonog, I. E. Mousson, A. Wiegandt, A. Septfons, A. Mendy, M. B. Moyano, L. Laporte, J. Maurel, F. Jourdain, J. Reynes, M. C. Paty, F. Golliot // Eurosurveillance. — 2015. — V. 20 (17). — № 21108.
105. Demeulemeester, J. First interception of *Aedes (Stegomyia) albopictus* in Lucky bamboo shipments in Belgium / J. Demeulemeester, I. Deblauwe, J. C. De Witte, F. Jansen, A. Hendy, M. Madder // Journal of the European Mosquito Control Association. — 2014. — V. 32. — P. 14-16.
106. Di Luca, M. Experimental studies of susceptibility of Italian *Aedes albopictus* to Zika virus / M. Di Luca, F. Severini, L. Toma, D. Boccolini, R. Romi, M. E. Remoli, M. Sabbatucci,

- C. Rizzo, G. Venturi, G. Rezza, C. Fortuna // Euro Surveill. — 2016. — V. 21 (18). — № 30223.
107. Dieng, H. Indoor-breeding of *Aedes albopictus* in northern peninsular Malaysia and its potential epidemiological implications / H. Dieng, R. G. M. Saifur, A. A. Hassan, M. R. C. Salmah, M. Boots, T. Satho, Z. Jaal, S. AbuBakar // PloS One. — 2010. — V. 5 (7). — № e11790.
108. Ding, F. Mapping the spatial distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* / F. Ding, J. Fu, D. Jiang, M. Hao, G. Lin // Acta Tropica. — 2018. — V. 178. — P. 155-162.
109. Doggett, S. The New South Wales Arbovirus surveillance and mosquito monitoring program 2018–2019 annual report / S. Doggett, J. Haniotis, J. Clancy, C. Webb, C. Toi, L. Hueston, L. McIntyre, J. Goodwin, D. E. Dwyer, S. Tobin, V. Sheppard — Australia: New South Wales Government, 2019. — 36. p.
110. Drago, A. editor Education, information and public awareness in vector control / A. Drago // 14th European Conference of the Society of Vector Ecology. — 2003. — 3-6 September.
111. Dritsou, V. A draft genome sequence of an invasive mosquito: an Italian *Aedes albopictus* / V. Dritsou, P. Topalis, N. Windbichler, A. Simoni, A. Hall, D. Lawson, M. Hinsley, D. Hughes, V. Napolioni, F. Crucianelli, E. Deligianni, G. Gasperi, L. M. Gomulski, G. Savini, M. Manni, F. Scolari, A. R. Malacrida, B. Arcà, J. M. Ribeiro, F. Lombardo, G. Saccone, M. Salvemini, R. Moretti, G. Aprea, M. Calvitti, M. Picciolini, P. A. Papathanos, R. Spaccapelo, G. Favia, A. Crisanti, C. Louis // Pathog Glob Health. — 2015. — V. 109 (5). — P. 207-220.
112. Dupont-Rouzeyrol, M. Chikungunya virus and the mosquito vector *Aedes aegypti* in New Caledonia (South Pacific Region) / M. Dupont-Rouzeyrol, V. Caro, L. Guillaumot, M. Vazeille, E. D'Ortenzio, J. M. Thiberge, N. Baroux, A. C. Gourinat, M. Grandadam, A. B. Failloux // Vector-borne and zoonotic diseases. — 2012. — 12 (12). — P. 1036-1041.
113. Edwards, F. W. A revision of the mosquitoes of the Palaearctic region / F. W. Edwards // Bulletin of Entomological Research. — 1921. — V. 12. — P. 263-351.
114. Effler, P. V. Dengue fever, Hawaii, 2001-2002 / P. V. Effler, L. Pang, P. Kitsutani, V. Vorndam, M. Nakata, T. Ayers, J. Elm, T. Tom, P. Reiter, J. G. Rigau-Perez, J. M. Hayes, K. Mills, M. Napier, G. G. Clark, D. J. Gubler // Emerging Infectious Diseases. — 2005. — V. 11 (5). — P. 742-749.

115. Eritja, R. Worldwide invasion of vector mosquitoes: present European distribution and challenges in Spain / R. Eritja, R. Escosa, J. Lucientes, E. Marques, D. Roiz, S. Ruiz // *Biological Invasions*. — 2005. — V. 7(1). — P. 87-97.
116. Eshita, Y. Studies on the susceptibility of mosquitoes to dengue virus. I. Susceptibility of Japanese mosquitoes to the virus / Y. Eshita, T. Kurahara, T. Ogata, A. Ova // *Japanese Journal of Sanitary Zoology*. — 1982. — V. 33 (1). — P. 61-64.
117. Failloux, A. B. Geographic genetic variation in populations of the dengue virus vector *Aedes aegypti* / A. B. Failloux, M. Vazeille, F. Rodhain // *Journal of Molecular Evolution*. — 2002. — V. 55 (6). — P. 653-663.
118. Faraji, A. Comparative host feeding patterns of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, in urban and suburban Northeastern USA and implications for disease transmission / A. Faraji, A. Egizi, D. M. Fonseca, I. Unlu, T. Crepeau, S. P. Healy, R. Gaugler // *Plos neglected tropical diseases*. — 2014. — V. 8. — № 8.e3037.
119. Farjana, T. Effects of temperature and diet on development and interspecies competition in *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* / T. Farjana, N. Tuno, Y. Higa // *Medical and Veterinary Entomology*. — 2012. — V. 26 (2).
120. Fischer, D. Climatic suitability of *Aedes albopictus* in Europe referring to climate change projections: comparison of mechanistic and correlative niche modelling approaches // D. Fischer, S. Thomas, M. Neteler, N. Tjaden, C. Beierkuhnlein // *Eurosurveillance*. — 2014. — V. 19 (6). — № 20696.
121. Folmer, O. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / O. Folmer, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, R. Vrijenhoek // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. — 1994. — V. 3 (5). — P. 294-299.
122. Fontenille, D. First evidence of natural vertical transmission of yellow fever virus in *Aedes aegypti*, its epidemic vector // D. Fontenille, M. Diallo, M. Mondo, M. Ndiaye, J. Thonnon // *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*. — 1997. — V. 91 (5). — P. 533-535.
123. Forman, S. Climate change impacts and risks for animal health in Asia / S. Forman, N. Hungerford, M. Yamakawa, T. Yanase, H. J. Tsai, Y. S. Joo, D. K. Yang, J. J. Nha // *Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics)*. — 2008. — V. 27 — P. 581-597.
124. Foster, W. A. *Medical and Veterinary Entomology. Mosquitoes (Culicidae)* / W. A. Foster, E. D. Walker. — San Diego (U.S.A.) : Academic press, 2002. — 597 p.

125. Fu, Y. X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection / Y. X. Fu // *Genetics*. — 1997. — V. 147 (2). — P. 915-925.
126. Ganushkina, L. A. De-tection of *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes koreicus* in the Area of Sochi, Russia / L. A. Ganushkina, I. V. Patraman, G. Rezza, L. Migliorini, S. K. Litvinov, V. P. Sergiev // *Vector Borne and Zoonotic Diseases*. — 2016. — V. 16 (1). — P. 58-60.
127. Gatt, P. First records of *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) in Malta / P. Gatt, J. C. Deeming, F. Schaffner // *European mosquito bulletin*. — 2009. — V. 27. — P. 56-64.
128. Gaunt, C. M. T. Biochemical taxonomy and enzyme electrophoretic profiles during development, for three morphologically similar *Aedes* species (Diptera: Culicidae) of the subgenus *Stegomyia* / C. M. T. Gaunt, J. P. Mutebi, L. E. Munstermann // *Journal of Medical Entomology*. — 2004. — V. 41 (1). — P. 23-32.
129. Genchi, C. Climate and *Dirofilaria* infection in Europe / C. Genchi, L. Rinaldi, M. Mortarino, M. Genchi, G. Cringoli // *Veterinary Parasitology*. — 2009. — V. 163 (4) — P. 286-292.
130. Gerhardt, R. R. First isolation of La Crosse virus from naturally infected *Aedes albopictus* / R. R. Gerhardt, K. L. Gottfried, C. S. Apperson, B. S. Davis, P. C. Erwin, A. Brent Smith, N. A. Panella, E. E. Powell, R. S. Nasci // *Emerging Infectious Diseases*. — 2001. — V. 7 (5). — P. 807-811.
131. Giangaspero, A. Evidences of increasing risk of dirofilarioses in southern Italy / A. Giangaspero, M. Marangi, M. S. Latrofa, D. Martinelli, D. Traversa, D. Otranto, C. Genchi // *Parasitology Research*. — 2013. — V. 112 (3). — P. 1357-1361.
132. Giatropoulos, A. K. Records of *Aedes albopictus* and *Aedes cretinus* (Diptera: Culicidae) in Greece from 2009 to 2011/ A. K. Giatropoulos, A. N. Michaelakis, G. Th. Koliopoulos, C. M. Pontikakos // *Hellenic Plant Protection Journal*. — 2012. — V. 5. — P. 49-56.
133. Giatropoulos, A. Asymmetric mating interference between two related mosquito species: *Aedes (Stegomyia) albopictus* and *Aedes (Stegomyia) cretinus* / A. Giatropoulos, D. P. Papachristos, G. Koliopoulos, A. Michaelakis, N. Emmanouel // *PLoS ONE*. — 2015. — V. 10 (5). — № e0127762.
134. Gilkerson, R. The Mitochondrial Nucleoid: Integrating Mitochondrial DNA into Cellular Homeostasis / R. Gilkerson, L. Bravo, I. Garcia, N. Gaytan, A. Herrera,

- A. Maldonado, B. Quintanilla // Cold Spring Harbor Laboratory Press. — 2013. — V. 5 (5). — № a011080.
135. Gjenereo-Margan I. Autochthonous dengue fever in Croatia / I. Gjenereo-Margan, B. Aleraj, D. Krajcar, V. Lesnikar, A. Klobucar, I. Pem-Novosel, S. Kurecic-Filipovic, S. Komparak, R. Martic, S. Duricic, L. Betica-Radic, J. Okmadzic, T. Vilibic-Cavlek, A. Babic-Erceg, B. Turkovic, T. Avsic-Zupanc, I. Radic, M. Ljubic, K. Sarac, N. Benic, G. Mlinaric-Galinovic // *Eurosurveillance*. — 2011. — V. 16. — № 9.19805.
136. Gossner, C. Increased risk for autochthonous vector-borne infections transmitted by *Aedes albopictus* in continental Europe / C. Gossner, E. Ducheyne, F. Schaffne // *Eurosurveillance*. — 2018. — V. 23 (24).
137. Goubert, C. Population genetics of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*, an invasive vector of human diseases / C. Goubert, G. Minard, C. Vieira, M. Boulesteix // *Heredity* (Edinb). — 2016. — V. 117 (3). — P. 125-34.
138. Grandadam, M. Chikungunya virus, southeastern France / M. Grandadam, V. Caro, S. Plumet, J. M. Thiberge, Y. Souares, A. B. Failloux, H. J. Tolou, M. Budelot, D. Cosserat, I. Leparc-Goffart, P. Despres // *Emerging Infectious Diseases*. — 2011. — V. 17 (5). — P. 910-913.
139. Gratz, N. Critical review of the vector status of *Ae. albopictus* / N. Gratz // *Medical and Veterinary Entomology*. — 2004. — V. 18 (3). — P. 215-217.
140. Grimstad, P.R. Recently introduced *Aedes albopictus* in the United States: potential vector of La Crosse virus (Bunyaviridae: California serogroup). / P. R. Grimstad, J. F. Kobayashi, M. B. Zhang, G. B. Craig // *Journal of the American Mosquito Control Association*. — 1989. — V. 5 (3). — P. 422-427.
141. Gubler, D. J. The global emergence/resurgence of arboviral diseases as public health problems / D. J. Gubler // *Archives of Medical Research*. — 2002. — V. 33 (4). — P. 330-342.
142. Handley, L. J., Ecological genetics of invasive alien species / L. L. Handley, A. Estoup, D. M. Evans, C. Thomas, E. Lombaert, B. Facon, A. Aebi, H. Roy // *BioControl* — 2011. — V. 56. — P. 409-428.
143. Hlaing, T. Mitochondrial pseudogenes in the nucleargenome of *Aedes aegypti* mosquitoes: implications for past and future population genetic studies / T. Hlaing, W. Tun-Lin, P. Somboon, D. Socheat, T. Setha, S. Min, M. S. Chang, C. Walton // *BMC Genetics*. — 2009. — V. 10 (1). — P. 1-11.

144. Holick, J. Discovery of *Aedes albopictus* infected with west Nile virus in southeastern Pennsylvania / J. Holick, A. Kyle, W. Ferraro, R. R. Delaney, M. Iwaseczko // Journal of the American Mosquito Control Association. — 2002. — V. 18 (2). — P. 131-131.
145. Holicki, C. M. West Nile Virus Lineage 2 Vector Competence of Indigenous Culex and Aedes Mosquitoes from Germany at Temperate Climate Conditions / C. M. Holicki, U. Ziegler, C. Raileanu, H. Kampen, D. Werner, J. Schulz, C. Silaghi, M. H. Groschup, A. Vasic // Viruses. — 2020. — V. 12 (5). — № 561.
146. Hong, H. K. Hibernation studies of forest mosquitoes in Korea / H. K. Hong, J. C. Shim, H. K. Shin, Y. H. Yun // Korean Journal of Applied Entomology. — 1971. — V. 1 (1). — P. 13-16.
147. Hoshino, K. Entomological surveillance for flaviviruses at migratory bird stopover sites in Hokkaido, Japan, and a new insect flavivirus detected in *Aedes galloisi* (Diptera: Culicidae) / K. Hoshino, A. Takahashi-Nakaguchi, H. Isawa, T. Sasaki, Y. Higa, S. Kasai, Y. Tsuda, K. Sawabe, M. Kobayashi // Journal of Medical Entomology. — 2012. — V. 49 (1). — P. 175-182.
148. Hurst, G. D. D. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts / G. D. D. Hurst, F. M. Jiggins // PLoS Biology. — 2005. — V. 272 (1572). — P. 1525-1534.
149. Ibanez-Justicia, A. Detection of *Aedes flavopictus* (Yamada, 1921) Netherlands, June 2019 / A. Ibanez-Justicia, B. van de Vossenbergh, R. van den Biggelaar, J. Voogd, E. Metz, F. Jacobs, M. Dik, A. Stroo // Eurosurveillance. — 2019. — V. 24 (30). — № 1900433.
150. Im, J. H. Current status and a perspective of mosquito-borne diseases in the Republic of Korea / J. H. Im, T. S. Kim, M. H. Chung, J. H. Baek, H. Y. Kwon, J. S. Lee // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. — 2021. — V. 21 (2). — P. 69-77.
151. Isa, I. Genetic diversity of Dengue virus serotypes circulating among *Aedes* mosquitoes in selected regions of northeastern Nigeria / I. Isa, I. S. Ndams, M. Aminu, G. Chechet, A. Dotzauer, A. Y. Simon // One Health. — 2021. — V. 13. — № 100348.
152. Jansen, C. C. The dengue vector *Aedes aegypti*: what comes next? / C. C. Jansen, N. W. Beebe // Microbes and Infection. — 2010. — V. 12 (4). — P. 272-279.
153. Juliano, S. A. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *A. aegypti* in South Florida: differences between sites of coexistence and exclusion? / S. A. Juliano, L. P. Lounibos, G. F. O'Meara // Oecologia. — 2004. — V. 139. — P. 583-593.

154. Jupille, H. Zika Virus, a New Threat for Europe? / H. Jupille, G. Seixas, L. Mousson, C. A. Sousa, A. B. Failloux // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2016. — V. 10 (8). — № e0004901.
155. Kambhampati, S. Variation in mitochondrial DNA of *Aedes* species (Diptera: Culicidae) / S. Kambhampati, K. S. Rai // Evolution. — 1991. — V. 45. — P. 120-129.
156. Kamgang, B. Geographical distribution of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) and genetic diversity of invading population of *Ae. albopictus* in the Republic of the Congo / B. Kamgang, T. A. Wilson-Bahun, H. Irving, M. O. Kusimo, A. Lenga, C. S. Wondji // Wellcome Open Research. — 2018. — V. 3. — № 79.
157. Kamgang, B. Temporal patterns of abundance of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) and mitochondrial DNA analysis of *Ae. albopictus* in the Central African Republic / B. Kamgang, C. Ngoagouni, A. Manirakiza, E. Nakoune, C. Paupy, M. Kazanji // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2013. — V. 7 (12). — № e2590.
158. Kamimura, K. The distribution and habit of medically important mosquitoes of Japan / K. Kamimura // Japanese Journal of Sanitary Zoology. — 1968. — V. 19. — P. 15-34
159. Kang, X. Comparative Analysis of the Gut Microbiota of Adult Mosquitoes From Eight Locations in Hainan, China / X. Kang, Y. Wang, S. Li, X. Sun, X. Lu, M. J. N. Rajaofera, Y. Lu, L. Kang, A. Zheng, Z. Zou, Q. Xia // Frontiers in Cellular and Infection Microbiology. — 2020. — V. 10. — № 596750.
160. Kaufmann, C. Influence of age and nutritional status on flight performance of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) / C. Kaufmann, L. F. Collins, M. R. Brown // Insects. — 2013. — V. 4. — P. 404-412.
161. Kim, T. K. Collection status of infectious disease vectors / T. K. Kim, C. W. Jang, H. Kim, J. Y. Roh, Y. Ju // Public Health Wkly Reports. — 2017. — V. 10 (13). — P. 308-312.
162. Knudsen, A. Global distribution and continuing spread of *Aedes albopictus* / A. Knudsen // Parassitologia. — 1995. — V. 37 (23). — P. 91-97.
163. Konorov, E. A. The effects of genetic drift and genomic selection on differentiation and local adaptation of the introduced populations of *Aedes albopictus* in southern Russia / E. A. Konorov, V. Yurchenko, I. Patraman, A. Lukashev, N. Oyun // Peer J. — 2021. — V. 9. — № e11776.
164. Kraemer, M. Past and future spread of the arbovirus vectors *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* / M. Kraemer, R. Reiner, O. Brady, J. Messina, M. Gilbert // Nature Microbiology. — 2019. — V. 4 (5). — P. 854-863.

165. Kumar, S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // *Mol Molecular Biology and Evolution*. — 2016. — V. 33 (7). — P. 1870-1874.
166. Kundsén, A. Occurrence and spread in Italy of *Aedes albopictus* with implication for its introduction into other parts of Europe / A. Kundsén, R. Romi, G. Majori // *Journal of the American Mosquito Control Association*. — 1996. — V. 12 (2). — P. 177-183.
167. Kundsén, A. The significance of the introduction of *Aedes albopictus* into Southeastern *Aedes albopictus* United States with implication for the Caribbean and perspectives of the Pan American Health Organization / A. Kundsén // *Journal of the American Mosquito Control Association*. — 1986. — V. 2 (4). — P. 420-423.
168. Kutateladze, T. First Record of *Aedes albopictus* in Georgia and Updated Checklist of Reported Species / T. Kutateladze, E. Zangaladze, N. Dolidze, T. Mamatsashvili, L. Tskhvaradze, E. S. Andrews, A. D. Haddow // *Journal of the American Mosquito Control Association*. — 2016. — V. 32. — № 3. — P. 230-233.
169. La Casse, W. J. Mosquito Fauna of Japan and Korea / W. J. La Casse, S. Yamaguti. — Japan: Office of the Surgeon Headquarters I Corps, APO, 1948. — 301 p.
170. La Ruche, G. First two autochthonous dengue virus infections in metropolitan France, September 2010 / G. La Ruche, Y. Souares, A. Armengaud, F. Peloux-Petiot, P. Delaunay, P. Despres, A. Lenglet, F. Jourdain, I. Leparç-Goffart, F. Charlet, L. Ollier, K. Mantey, T. Mollet, J. P. Fournier, R. Torrents, K. Leitmeyer, P. Hilairet, H. Zeller, W. Van Bortel, D. Dejour-Salamanca, M. Grandadam, M. Gastellu-Etchegorry // *Euro Surveill*. — 2010. — V. 15 (39). — № 19676.
171. Lane, J. *Aedes (Stegomyia) cretinus* Edwards 1921 (Diptera: Culicidae) / J. Lane // *Mosquito Systematics*. — 1982. — V. 14 (2). — P. 81-85.
172. Lee, K. W. A revision of the illustrated taxonomic keys to genera and species of mosquito larvae of Korea. (Diptera: Culicidae) / K. W. Lee. — Korea: In: 5th Med. Detach. U.S. Army, 1998. — 39 p.
173. Lee, E. Geographical genetic variation and sources of Korean *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) populations / E. Lee, S. C. Yang, T. K. Kim, B. E. Noh, H. S. Lee, H. Kim, J. Y. Roh, W. G. Lee // *Journal of Medical Entomology*. — 2020. — V. 57 (4). — P. 1057-1068.
174. Lee, H. Potential effects of climate change on dengue transmission dynamics in Korea / H. Lee, J. E. Kim, S. Lee, C. H. Lee // *PLoS ONE*. — 2018. — V. 13 (6). — № e0199205.

175. Lee, K. W. Checklist of mosquitoes (Culicidae) in Korea / K. W. Lee // *The Korean Journal of Parasitology*. — 1987. — V. 25. — P. 207-209
176. Lee, S. H. The effects of climate change and globalization on mosquito vectors: evidence from Jeju Island, South Korea on the potential for Asian tiger mosquito (*Aedes albopictus*) influxes and survival from Vietnam rather than Japan / S. H. Lee, K. W. Nam, J. Y. Jeong, S. J. Yoo, Y. S. Koh, S. Lee, S. T. Heo, S. Y. Seong, K. H. Lee // *PLoS ONE*. — 2013. — V. 8 (7). — № e68512.
177. Leigh, J. W. PopArt: full-feature software for haplotype network construction / J. W. Leigh, D. Bryant, S. Nakagawa // *Methods in Ecology and Evolution*. — 2015. — V. 6 (9). — P. 1110-1116.
178. Levin, M. L. Medical entomology for students / Levin M. L. // *Emerging Infectious Diseases*. — 2014. — V. 20. — № 1428.
179. Li, F. Potential impacts of global warming on the diversity and distribution of stream insects in South Korea / F. Li, Y. S. Kwon, M. J. Bae, N. Chung, T. S. Kwon, Y. S. Park // *Conservation Biology*. — 2014. — V. 28 (2). — P. 498-508.
180. Lopez, J. V. Numt, a recent transfer and tandem amplification of mitochondrial DNA to the nuclear genome of the domestic cat / J. V. Lopez, N. Yuhki, R. Masuda, W. Modi, S. J. O'Brien // *Journal of Molecular Evolution*. — 1994. — V. 39 (2). — P.174-190.
181. Lucati, F. Multiple invasions, Wolbachia and human-aided transport drive the genetic variability of *Aedes albopictus* in the Iberian Peninsula / F. Lucati, S. Delacour, J. R. B. Palmer, J. Caner, A. Oltra, C. Paredes-Esquivel, S. Mariani, S. Escartin, D. Roiz, F. Collantes, M. Bengoa, T. Montalvo, J. A. Delgado, R. Eritja, J. Lucientes, T. A. Albo F. Bartumeus, M. Ventura // *Scientific Reports*. — 2022. — V. 12 (1). — № 20682.
182. Madon, M. B. Introduction of *Aedes albopictus* (Skuse) in southern California and potential for its establishment / M. B. Madon, M. S. Mulla, M. W. Shaw, S. Klueh, J. E. Hazelrigg // *Journal of Vector Ecology*. — 2002. — V. 27 (1). — № 149-54.
183. Maekawa, Y. A nationwide survey on distribution of mosquitoes in Japan / Y. Maekawa, Y. Tsuda, K. Sawabe // *Medical Entomology and Zoology*. — 2016. — V. 67 (1). — P. 1-12.
184. Manica, M. Transmission dynamics of the ongoing chikungunya outbreak in central Italy: from coastal areas to the metropolitan city of Rome, summer 2017 / M. Manica, G. Guzzetta, P. Poletti, F. Filipponi, A. Solimini, B. Caputo, R. Rosa, S. Merler // *Eurosurveillance*. — 2017. — V. 22 (44). — № 17-00685.

185. Manni, M. Genetic evidence for a worldwide chaotic dispersion pattern of the arbovirus vector, *Aedes albopictus* / M. Manni, C. R. Guglielmino, F. Scolari, A. Vega-Rua, A. B. Failloux, P. Somboon, A. Lisa, G. Savini, M. Bonizzoni, L. M. Gomulski, A. R. Malacrida, G. Gasperi // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2017. — V. 11 (1). — № e0005332.
186. Manni, M. Molecular markers for analyses of intraspecific genetic diversity in the Asian Tiger mosquito, *Aedes albopictus* / M. Manni, L. M. Gomulski, N. Aketarawong, G. Tait, F. Scolari, P. Somboon, C. R. Guglielmino, A. R. Malacrida, G. Gasperi // Parasit Vectors — 2015. — V. 8 (1) — № 188.
187. Marchand, E. Autochthonous case of dengue in France, October 2013 / E. Marchand, C. Prat, C. Jeannin, E. Lafont, T. Bergmann, O. Flusin, J. Rizzi, N. Roux, V. Busso, J. Deniau, H. Noel, V. Vaillant, I. Leparac-Goffart, C. Six, M. C. Paty // Euro Surveill. — 2013. — 18 (50). — № 20661.
188. Marconcini, M. Polymorphism analyses and protein modelling inform on functional specialization of Piwi clade genes in the arboviral vector *Aedes albopictus* / M. Marconcini, L. Hernandez, G. Iovino, V. Houe, F. Valerio, U. Palatini, E. Pischedda, J. E. Crawford, B. J. White, T. Lin, R. Carballar-Lejarazu, L. Ometto, F. Forneris, A. B. Failloux, M. Bonizzoni // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2019. — V. 13 (12). — № e0007919.
189. Martinou, A. F. Rediscovery of *Aedes cretinus* (Edwards, 1921) (Diptera; Culicidae) in Cyprus, 66 years after the first and unique report / A. F. Martinou, A. G. Vaux, G. Bullivant, P. Charilaou, H. Hadjistryllis, K. Shawcross, M. Violaris, F. Schaffner, J. Medlock // Journal of the European Mosquito Control Association. — 2016. — V. 34. — P. 10-13.
190. Matthews, B. J. Improved reference genome of *Aedes aegypti* informs arbovirus vector control / B. J. Matthews, O. Dudchenko, S. B. Kingan, S. Koren, I. Antoshechkin, J. E. Crawford, W. J. Glassford, M. Herre, S. N. Redmond, N. H. Rose, G. D. Weedall, Y. Wu, S. S. Batra, C. A. Brito-Sierra, S. D. Buckingham, C. L. Campbell, S. Chan, E. Cox, B. R. Evans, T. Fansiri, I. Filipovic, A. Fontaine, A. Gloria-Soria, R. Hall, V. S. Joardar, A. K. Jones, R. G. G. Kay, V. K. Kodali, J. Lee, G. J. Lycett, S. N. Mitchell, J. Muehling, M. R. Murphy, A. D. Omer, F. A. Partridge, P. Peluso, A. P. Aiden, V. Ramasamy, G. Rasic, S. Roy, K. Saavedra-Rodriguez, S. Sharan, A. Sharma, M. L. Smith, J. Turner, A. M. Weakley, Z. Zhao, O. S. Akbari, W. C. Black, H. Cao, A. C. Darby, C. A. Hill, J. S. Johnston, T. D. Murphy, A. S. Raikhel, D. B. Sattelle, I. V. Sharakhov, B. J. White, L. Zhao, E. L. Aiden, R. S. Mann, L. Lambrechts, J. R. Powell, M. V. Sharakhova, Z. Tu, H. M. Robertson,

- C. S. McBride, A. R. Hastie, J. Korlach, D. E. Neafsey, A. M. Phillippy, L. B. Vosshall // Nature. — 2018. — V. 563(7732). — P. 501-507.
191. Matthews, B. J. The neurotranscriptome of the *Aedes aegypti* mosquito / B. J. Matthews, C. S. McBride, M. DeGennaro, O. Despo, L. B. Vosshall // BMC Genomics. — 2016. — V. 17. — № 32.
192. Mavale, M. Venereal transmission of chikungunya virus by *Aedes aegypti* mosquitoes (Diptera: Culicidae) / M. Mavale, D. Parashar, A. Sudeep, M. Gokhale, Y. Ghodke, G. Geevarghese, V. Arankalle, A. C. Mishra // American Society of Tropical Medicine and Hygiene. — 2010. — V. 83 (6). — P. 1242-1244.
193. Maynard, A. J. Tiger on the prowl: invasion history and spatio-temporal genetic structure of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Skuse 1894) in the Indo-Pacific / A. J. Maynard, L. Ambrose, R. D. Cooper, W. K. Chow, J. B. Davis, M. O. Muzari, A. F. van den Hurk, S. Hall-Mendelin, J. M. Hasty, T. R. Burkot, M. J. Bangs, L. J. Reimer, C. Butafa, N. F. Lobo, D. Syafruddin, Y. Naung, M. Maung, R. Ahmad, N. W. Beebe // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2017. — V. 11 (4). — № e0005546.
194. Mccoy, K. D. The population genetic structure of vectors and our understanding of disease epidemiology / K. D. Mccoy // Parasite. — 2008. — V. 15 (3). — P. 444-448.
195. Medley, K. A. Human-aided and natural dispersal drive gene flow across the range of an invasive mosquito / K. A. Medley, D. G. Jenkins, E. A. Hoffman // Molecular Ecology. — 2015. — V. 24. — P. 284-295.
196. Medlock, J. M. An entomo-logical review of invasive mosquitoes in Europe / J. M. Medlock, K. Hansford, V. Versteirt, B. Cull, H. Kampen, D. Fontenille, G. Hendrickx, H. Zeller, W. V. Bortel, F. Schaffner // Bulletin of entomological research. — 2015. — V. 105 (6). — P. 637-663.
197. Medlock, J. M. A review of the invasive mosquitoes in Europe: ecology, public health risks, and control options / J. M. Medlock, K. M. Hansford, F. Schaffner, V. Versteirt, G. Hendrickx, H. Zeller, W. V. Borte // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. — 2012. — V. 12. — № 6. — P. 435-447.
198. Medlock, J. V. Analysis of the potential for survival and seasonal activity *Aedes albopictus* (Diptera, Culicidae) in the United Kingdom / J. V. Medlock, D. A-Venell, L. Barras, S. Leach // Journal of Vector Ecology. — 2006. — V. 31 (2). — P. 292-304.
199. Minard, G. Identification of sympatric cryptic species of *Aedes albopictus* subgroup in Vietnam: new perspectives in phyllosymbiosis of insect vector / G. Minard, V. V. Tran,

- F. H. Tran, C. Melaun, S. Klimpel, L. K. Koch, H. Ly, K. Kim, H. Thi, T. Thuy, N. H. Tran, P. Potier, P. Mavingui, M. C. Valiente // *Parasit Vectors*. — 2017. — V. 10 (1).
200. Minard, G. French invasive Asian tiger mosquito populations harbor reduced bacterial microbiota and genetic diversity compared to Vietnamese autochthonous relatives / G. Minard, F. H. Tran, V. T. Van, C. Goubert, C. Bellet, G. Lambert, K. L. H. Kim, T. H. T. Thuy, P. Mavingui, C. V. Moro // *Frontiers in Microbiology*. — 2015. — V. 6. — 970.
201. Mitchell, C. J. Isolation of eastern equine encephalitis virus from *Aedes albopictus* in Florida / C. J. Mitchell, M. L. Niebylski, G. C. Smith, N. Karabatsos, D. Martin, J. P. Mutebi, G. B. Craig Jr, M. J. Mahler // *Science*. — 1992. — 257 (5069). — P. 526-527.
202. Miyagi, I. Experimental crossing of *Aedes albopictus*, *Aedes flavopictus downsi* and *Aedes riversi* (Diptera: Culicidae) occurring in Okinawajima, Ryukyu Islands, Japan / I. Miyagi, T. Toma // *Japanese Journal of Sanitary Zoology*. — 1989. — V. 40. — P. 87-95.
203. Mogi, M. The climate range expansion of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Asia inferred from the distribution of *Albopictus* subgroup species of *Aedes (Stegomyia)* / M. Mogi, P. A. Armbruster, N. Tuno, C. Aranda, H. S. Yong // *Journal of Medical Entomology*. — 2017. — V. 54 (6). — P. 1615-1625.
204. Mogi, M. Simple Indices provide insight to climate attributes delineating the geographic range of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) prior to worldwide invasion / M. Mogi, P. Armbruster, N. Tuno, R. Campos, R. Eritja // *Journal of Medical Entomology*. — 2015. — V. 52. — P. 647-657
205. Mogi, M. Variation in cold hardiness of nondiapausing eggs of nine *Aedes (Stegomyia)* species (Diptera: Culicidae) from eastern Asia and Pacific islands ranging from the tropics to the cool-temperate zone / M. Mogi // *Journal of Medical Entomology*. — 2011. — V. 48 (2). — P. 212-222.
206. Mogi, M. Overwintering strategies of mosquitoes (Diptera: Culicidae) on warmer islands may predict impact of global warming on Kyushu, Japan / M. Mogi // *Journal of Medical Entomology*. — 1996. — V. 33. — P. 438-444
207. Moore, S. Mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees, a reply to Hoelzer / S. Moore // *Evolution*. — 1997. — V. 51 (2). — P. 627-629.
208. Motoki, M. T. Population genetics of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in its native range in Lao People's Democratic Republic / M. T. Motoki, D. M. Fonseca, E. F. Miot, B. Demari-Silva, P. Thammavong, S. Chonephetsarath, N. Phommavanh, J. C. Hertz, P. Kittayapong, P. T. Brey, S. Marcombe // *Parasites Vectors*. — 2019. — V. 12 (1). — P.1-12.

209. Mousson, L. Phylogeography of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L.) and *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) based on mitochondrial DNA variations / L. Mousson, C. Dauga, T. Garrigues, F. Schaffner, M. Vazeille, A. B. Failloux // *Genetics Research*. — 2005. — V. 86 (1). — P. 1-11.
210. Moutailler, S. Recently introduced *Aedes albopictus* in Corsica is competent to Chikungunya virus and in a lesser extent to dengue virus / S. Moutailler, H. Barre, M. Vazeille, A. B. Failloux // *Tropical Medicine & International Health*. — 2009. — V. 14 (9). — P. 1105-1109.
211. Naim, D. M. Population structure and genetic diversity of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Penang as revealed by mitochondrial DNA cytochrome oxidase I / D. M. Naim, N. Z. M. Kamal, S. Mahboob // *Saudi journal of biological sciences*. — 2020. — V. 27 (3). — P. 953-967.
212. Napp, S. West Nile virus and other mosquito-borne viruses present in Eastern Europe / S. Napp, D. Petric, N. Busquets // *Pathogens and Global Health*. — 2018. — V. 112 (5). — P. 233-248.
213. Nelson, M. J. *Aedes aegypti: Biology and Ecology* / M. J. Nelson. — Washington, D.C. : Pan American Health Organization, 1986. — 50 p.
214. Nene, V. Genome sequence of *Aedes aegypti*, a major arbovirus vector / V. Nene, J. R. Wortman, D. Lawson, B. Haas, C. Kodira, Z. J. Tu, B. Loftus, Z. Xi, K. Megy, M. Grabherr, Q. Ren, E. M. Zdobnov, N. F. Lobo, K. S. Campbell, S. E. Brown, M. F. Bonaldo, J. Zhu, S. P. Sinkins, D. G. Hogenkamp, P. Amedeo, P. Arensburger, P. W. Atkinson, S. Bidwell, J. Biedler, E. Birney, R. V. Bruggner, J. Costas, M. R. Coy, J. Crabtree, M. Crawford, B. Debruyn, D. Decaprio, K. Eiglmeier, E. Eisenstadt, H. El-Dorry, W. M. Gelbart, S. L. Gomes, M. Hammond, L. I. Hannick, J. R. Hogan, M. H. Holmes, D. Jaffe, J. S. Johnston, R. C. Kennedy, H. Koo, S. Kravitz, E. V. Kriventseva, D. Kulp, K. Labutti, E. Lee, S. Li, D. D. Lovin, C. Mao, E. Mauceli, C. F. Menck, J. R. Miller, P. Montgomery, A. Mori, A. L. Nascimento, H. F. Naveira, C. Nusbaum, S. O'leary, J. Orvis, M. Perte, H. Quesneville, K. R. Reidenbach, Y. H. Rogers, C. W. Roth, J. R. Schneider, M. Schatz, M. Shumway, M. Stanke, E. O. Stinson, J. M. Tubio, J. P. Vanzee, S. Verjovski-Almeida, D. Werner, O. White, S. Wyder, Q. Zeng, Q. Zhao, Y. Zhao, C. A. Hill, A. S. Raikhel, M. B. Soares, D. L. Knudson, N. H. Lee, J. Galagan, S. L. Salzberg, I. T. Paulsen, G. Dimopoulos, F. H. Collins, B. Birren, C. M. Fraser-Liggett, D. W. Severson // *Science*. — 2007. — V. 316 (5832). — P. 1718-1723.

215. O'Meara, G. Spread of *Aedes albopictus* decline of *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) in Florida / G. F. O'Meara, L. F. Evans Jr, A. D. Gettman, J. P. Cuda // Journal of Medical Entomology. — 1995. — V. 32 (4). — P. 554-602.
216. Ogawa, K. DNA barcoding for molecular identification of Japanese mosquitoes / K. Ogawa, O. Komagata, Y. Tsuda, K. Sawabe // Medical Entomology and Zoology. — 2016. — V. 67. — P. 183-198.
217. Ortega-Lopez, L. D. The mosquito electrocuting trap as an exposure-free method for measuring human-biting rates by *Aedes* mosquito vectors / L.D. Ortega-Lopez, E. Pondeville, A. Kohl, A. Kohl, R. Leon, M. P. Betancourth, F. Almire, S. Torres-Valencia, S. Saldarriaga, N. Mirzai, H. M. Ferguson // Parasites Vectors. — 2020. — V. 13 — № 31.
218. Overgaard, H. Malaria mosquito resistance to agricultural insecticides: risk area mapping in Thailand / H. Overgaard. Colombo: IWMI, 2006. — 72 p.
219. Pachauri, R. K. Climate change 2014: Synthesis report / R. K. Pachauri, M. R. Allen, V. R. Barros, J. Broome, W. Cramer, R. Christ, J. A. Church, L. Clarke, Q. Dahe, P. Dasgupta, N. K. Dubash, O. Edenhofer, I. Elgizouli, C. B. Field, P. Forster, P. Friedlingstein, J. Fuglestvedt, L. Gomez-Echeverri, S. Hallegatte, G. Hegerl, M. Howden, K. Jiang, B. J. Cisneros, V. Kattsov, H. Lee, K. J. Mach, J. Marotzke, M. D. Mastrandrea, L. Meyer, J. Minx, Y. Mulugetta, K. O'Brien, M. Oppenheimer, J. J. Pereira, R. Pichs-Madruga, G. K. Plattner, H. O. Portner, S. B. Power, B. Preston, N. H. Ravindranath, A. Reisinger, K. Riahi, M. Rusticucci, R. Scholes, K. Seyboth, Y. Sokona, R. Stavins, T. F. Stocker, P. Tschakert, D. van Vuuren, J. P. van Ypersele. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2015. — 151 p.
220. Palatini, U. Improved reference genome of the arboviral vector *Aedes albopictus* / U. Palatini, R. A. Masri, L. V. Cosme, S. Koren, F. Thibaud-Nissen, J. K. Biedler, F. Krsticevic, J. S. Johnston, R. Halbach, J. E. Crawford, I. Antoshechkin, A. B. Failloux, E. Pischedda, M. Marconcini, J. Ghurye, A. Rhie, A. Sharma, D. A. Karagodin, J. Jenrette, S. Gamez, P. Miesen, P. Masterson, A. Caccone, M. V. Sharakhova, Z. Tu, P. A. Papanthanos, R. P. Van Rij, O. S. Akbari, J. Powell, A. M. Phillippy, M. Bonizzoni // Genome Biology. — 2020. — V. 21 (1). — № 215.
221. Pamilo, P. Exceptionally high density of Numts in the honeybee genome / P. Pamilo, L. Viljakainen, A. Vihavainen // Molecular Biology and Evolution. — 2007. — V. 24 (6). — P. 1340-1346.

222. Park, C. High prevalence of *Wolbachia* infection in Korean populations of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) / C. Park, H. Lim, H. Kim, W. Lee, J. Y. Roh, M. Y. Park, E. H. Shin // *Journal of Asia-Pacific Entomology*. — 2016. — V. 19 (1). — P. 191-194.
223. Paupy, C. *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: from the darkness to the light / C. Paupy, H. Delatte, L. Bagny, V. Corbel, D. Fontenille // *Microbes and Infection*. — 2009. — V. 11 (14-15). — P. 1177-1185.
224. Paupy, C. Population structure of *Aedes albopictus* from La Reunion Island (Indian Ocean) with respect to susceptibility to a dengue virus / C. Paupy, R. Girod, M. Salvan, F. Rodhain, A. B. Failloux // *Heredity*. — 2001. — V. 87. — P. 273-283.
225. Pereira, S. Low number of mitochondrial pseudogenes in the chicken (*Gallus gallus*) nuclear genome: implications for molecular inference of population history and phylogenetics / S. Pereira, A. Baker // *BMC Evolutionary Biology*. — 2004. — V. 4 (1). — P. 1-8.
226. Petric, D. *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) nova vrsta komaraca (Diptera: Culicidae) u entomofauni Jugoslavije / D. Petric, I. Pajovic, C. A. Ignjatovic, M. Zgomba // *Serbian Entomologists*. — 2001. — V. 24 (6). — P. 574-578.
227. Pettorelli, N. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change / N. Pettorelli, J. O. Vik, A. Mysterud, J. M. Gaillard, C. J. Tucker, N. C. Stenseth // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2005. — V. 20. — P. 503-510
228. Pichler, V. Complex interplay of evolutionary forces shaping population genomic structure of invasive *Aedes albopictus* in southern Europe / V. Pichler, P. Kotsakiozi, B. Caputo, P. Serini, A. Caccone, A. Della Torre // *PLOS Neglected Tropical Diseases*. — 2019. — V. 13 (8). — № e0007554.
229. Pierre, V. Une epidemie de dengue 1 a la Reunion en 2004 / V. Pierre, J. Thiria, E. Rachou, D. Sissoko, C. Lassalle, P. Renault // *Journees de veille sanitaire*. — 2005. — V. 97. — № 366.
230. Pischedda, E. Insights into an unexplored component of the mosquito repeatome: distribution and variability of viral sequences integrated into the genome of the arboviral vector *Aedes albopictus* / E. Pischedda, F. Scolari, F. Valerio, R. Carballar-Lejarazu, P. L. Catapano, R. M. Waterhouse // *Frontiers in Genetics*. — 2019. — V. 10. — № 93.
231. Poelchau, M. F. A de novo transcriptome of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, to identify candidate transcripts for diapause preparation / M. F. Poelchau, J. A. Reynolds, D. L. Denlinger, C. G. Elsik, P. A. Armbruster // *BMC Genomics*. — 2011. — V. 12. — № 619.

232. Porretta, D. Glacial history of a modern invader: phylogeography and species distribution modelling of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* / D. Porretta, V. Mastrantonio, R. Bellini, P. Somboon, S. Urbanelli // PLOS one. — 2012. — V. 7 (9). — № e44515.
233. Ramchurn, S. K. An analysis of a short-lived outbreak of dengue fever in Mauritius / S. K. Ramchurn, K. Moheeput, S. S. Goorah // Eurosurveillance. — 2009. — V. 14 (34). — № 19314.
234. Rasic, G. Contrasting genetic structure between mitochondrial and nuclear markers in the dengue fever mosquito from Rio de Janeiro: implications for vector control / G. Rasic, R. Schama, R. Powell, R. Maciel-de Freitas, N. M. Endersby-Harshman, I. Filipovic, G. Sylvestre, R. C. Maspero, A. A. Hoffmann // Evolutionary Applications. — 2015. — V. 8 (9). — P. 901-915.
235. Ree, H. Taxonomic Review and Revised Keys of the Korean Mosquitoes (Diptera: Culicidae) / H. Ree // Korean Journal of entomology. — 2003. — V. 33 (1). — P. 39-52.
236. Reiter, P. Climate change and mosquito-borne disease / P. Reiter // Environmental Health Perspectives. — 2001. — V. 109. — P. 141-161.
237. Reiter, P. Yellow fever and dengue: a threat to Europe? / P. Reiter // Eurosurveillance. — 2010. — V. 15 (10). — № 19509.
238. Reiter, P. The used tire trade: a mechanism for the worldwide dispersal of container breeding mosquitoes / P. Reiter, D. Sprenger // Journal of the American Mosquito Control Association. — 1987. — V. 3. — P. 494-501.
239. Rhee, H. Taxonomic review and revised keys of the Korean mosquitoes (Diptera: Culicidae) / H. Rhee // Entomological Research. — 2003. — V. 33 (1). — P. 39-52.
240. Richly, E. Numts in sequenced eukaryotic genomes / E. Richly, D. Leister // Molecular Biology and Evolution. — 2004. — V. 21. — P. 1081-1084.
241. Remme, J. Strategic emphases for tropical diseases research: a TDR perspective / J. H. F. Remme, E. Blas, L. Chitsulo, P. M. P. Desjeux, H. D. Engers, T. P. Kanyok, J. F. Kengeya Kayondo, D. W. Kioy, V. Kumaraswami, J. K. Lazdins, P. P. Nunn, A. Oduola, R. G. Ridley, Y. T. Toure, F. Zicker, C. M. Morel // Trends in Parasitology. — 2002. — V. 18 (10). — P. 421-426.
242. Robinson, W. Urban Entomology. Insect and mite pests in the human environment / W. Robinson. London : Garland Science, 1996. — 430 p.
243. Roche, B. The spread of *Aedes albopictus* in Metropolitan France: contribution of environmental drivers and human activities and predictions for a near future / B. Roche,

- L. Leger, G. L'Ambert, G. Lacour, R. Foussadier, G. Besnard, H. Barre-Cardi, F. Simard, D. Fontenille // PLOS One. — 2015. — V. 10. — № e0125600.
244. Rochlin, I. Climate change and range expansion of the Asian tiger mosquito (*Aedes albopictus*) in Northeastern USA: implications for public health practitioners / I. Rochlin, D. V. Ninivaggi, M. L. Hutchinson, A. Farajollahi // PLOS One. — 2013. — V. 8 (4). — № e60874.
245. Roiz, D. Climatic factors driving invasion of the tiger mosquito (*Aedes albopictus*) into new areas of Trentino, northern Italy / D. Roiz, M. Neteler, C. Castellani, D. Arnoldi, A. Rizzoli // PLOS One. — 2011. — V. 6 (4). — P. 1. — № e14800.
246. Roiz, D. Effects of temperature and rainfall on the activity and dynamics of host-seeking *Aedes albopictus* females in northern Italy. / D. Roiz, R. Rosa, D. Arnoldi, A. Rizzoli // Vector Borne and Zoonotic Diseases. — 2010. — V. 10 (8). — P. 811-816.
247. Rokas, A. Animal mitochondrial DNA recombination revisited / A. Rokas, E. Ladoukakis, E. Zouros // Trends in Ecology and Evolution. — 2003. — V. 18 (8). — P. 411-417.
248. Romi, R. Cold acclimation and overwintering of female *Aedes albopictus* in Roma / R. Romi, F. Severini, L. Toma // Journal of the American Mosquito Control Association. — 2006. — V. 22 (1). — P. 149-151.
249. Rondan Duenas, J. C. Structural organization of the mitochondrial DNA control region in *Aedes aegypti* / J. C. Rondan Duenas, C. N. Gardenal, G. Albrieu Llinas, G. M. Panzetta-Dutari // Genome. — 2006. — V. 49 (8). — P. 931-937.
250. Roth, A. Concurrent outbreaks of dengue, chikungunya and Zika virus infections - an unprecedented epidemic wave of mosquito-borne viruses in the Pacific 2012-2014 / A. Roth, A. Mercier, C. Lepers, D. Hoy, S. Duituturaga, E. Benyon, L. Guillaumot, Y. Souares // Eurosurveillance. — 2014. — V. 19 (41). — № 20929.
251. Rozas, J. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets / J. Rozas, A. Ferrer-Mata, J. C. Sanchez-DelBarrio, S. Guirao-Rico, P. Librado, S. E Ramos-Onsins, A. Sanchez-Gracia // Molecular Biology and Evolution. — 2017. — V. 34 (12). — P. 3299-3302.
252. Ruche, G. First two autochthonous dengue virus infections in metropolitan France / G. Ruche, Y. Souares, A. Armengaud, F. Peloux-Petiot, P. Delaunay, P. Despres, A. Lenglet, F. Jourdain, I. Leparc-Goffart, F. Charlet, L. Ollier, K. Mantey, T. Mollet, J. P. Fournier, R. Torrents, K. Leitmeyer, P. Hilairet, H. Zeller, W. Van Bortel, D. Dejour-Salamanca,

- M. Grandadam, M. Gastellu-Etchegorry // *Eurosurveillance*. — 2010. — V. 15 (39). — № 19676.
253. Rueda, L. M. Pictorial keys for the identification of mosquitoes (Diptera: Culicidae) associated with Dengue Virus Transmission. *Zootaxa*. 589. / Rueda, L. M. Auckland, New Zealand : Magnolia Press, 2004. — 60 p.
254. Saifur, R. G. Changing domesticity of *Aedes aegypti* in northern peninsular Malaysia: reproductive consequences and potential epidemiological implications / R. G. M. Saifur, H. Dieng, A. A. Hassan, M. R. C. Salmah, T. Satho, F. Miake, A. Hamdan // *PLOS One*. — 2012. — V. 7 (2). — № e30919.
255. Salgueiro, P. Phylogeography and invasion history of *Aedes aegypti*, the Dengue and Zika mosquito vector in Cape Verde islands (West Africa) / P. Salgueiro, C. Serrano, B. Gomes, J. Alves, C. A. Sousa, A. Abecasis, J. Pinto // *Evolutionary Applications*. — 2019. — V. 12 (9). — P. 1797-1811.
256. Samanidou, A. *Aedes cretinus*: Is it a threat to the Mediterranean Countries? / A. Samanidou // *European Mosquito Bulletin*. — 1998. — V. 1. — P. 8-8.
257. Sardelis, M. R. Vector competence of three North American strains of *Aedes albopictus* for West Nile virus / M. R. Sardelis, M. J. Turell, M. L. O'Guinn, R. G. Andre, D. R. Roberts // *Journal of the American Mosquito Control Association*. — 2002. — V. 18 (4). — P. 284-289.
258. Schaffner, F. The Global Distribution of Arbovirus Vectors *Aedes Aegypti* and *Ae. Albopictus* / F. Schaffner, I. R. F. Elyazar, H. J. Teng, O. J. Brady, J. P. Messina, D. M. Pigott, T. W. Scott, D. L. Smith, G. R. W. Wint, N. Golding, S. I. Hay // *Elife*. — 2015. — V. 4. — № e08347.
259. Schaffner, F. Dengue and dengue vectors in the WHO European region: past, present, and scenarios for the future / F. Schaffner, A. Mathis // *Lancet Infectious Diseases*. — 2014. — V. 14 (12). — P. 1271-1280.
260. Schaffner, F. Public health significance of invasive mosquitoes in Europe / F. Schaffner, J. M. Medlock, W. V. Bortel // *Clinical Microbiology and Infection*. — 2013. — V. — 19 (8). — P. 685-692.
261. Schaffner, F. Mosquitoes in used tyres in Europe: species list and larval key / F. Schaffner // *European Mosquito Bulletin*. — 2003. — V. 16. — P. 7-12.
262. Scholte, E. J. Accidental importation of the mosquito *Aedes albopictus* into the Netherlands: a survey of mosquito distribution and the presence of dengue virus / E. J. Scholte, E. Dijkstra, H. Blok, A. D. Vries, W. Takken, A. Hofhuis, M. Koopmans, A. D. Boer,

- C. B. E. M. Reusken // *Medical and Veterinary Entomology*. — 2008. — V. 22 (4). — P. 352-358.
263. Scott, T. W. Feeding strategies of anthropophilic mosquitoes result in increased risk of pathogen transmission / T. W. Scott, W. Takken // *Trends Parasitol.* — 2012. — V. 28 (3). — P. 114-121.
264. Service, M. W. The ecology of the tree-hole breeding mosquitoes in the northern Guinea savanna of Nigeria / M. W. Service // *Journal of Applied Ecology*. — 1965. — V. 2. — P. 1-16.
265. Sherpa, S. Cold adaptation in the Asian tiger mosquito's native range precedes its invasion success in temperate regions / S. Sherpa, M. G. B. Blum, L. Despres // *Evolution*. — 2019. — V. 73 (9). № 9. — P. 1793-1808.
266. Sherpa, S. Unravelling the invasion history of the Asian tiger mosquito in Europe / S. Sherpa, M. G. Blum, T. Capblancq, T. Cumer, D. Rioux, L. Despres // *Molecular Ecology*. — 2019. — V. 28 (9). — P. 2360-2377.
267. Shin, J. Comparative population genetics of the invasive mosquito *Aedes albopictus* and the native mosquito *Aedes flavopictus* in the Korean peninsula / J. Shin, J. Jung // *Parasit Vectors*. — 2021. — № 14 (1). — № 377.
268. Shin, J. Complete mitochondrial genome of *Aedes flavopictus* (Yamada, 1921) (Diptera: Culicidae) collected in South Korea / J. Shin, J. Jung // *Mitochondrial DNA B Resour.* — 2021. — V. 6 (1). — P. 265-267.
269. Shragai, T. Oviposition site attraction of *Aedes albopictus* to sites with conspecific and heterospecific larvae during an ongoing invasion in Medellín, Colombia / T. Shragai, L. Harrington, C. Alfonso-Parra, F. Avila // *Parasites Vectors*. — 2019. — V. 12. — № 455.
270. Simon, C. Incorporating molecular evolution into phylogenetic analysis, and a new compilation of conserved polymerase chain reaction primers for animal mitochondrial DNA / C. Simon, T. R. Buckley, F. Frati, J. B. Stewart, A. T. Beckenbach // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. — 2006. — V. 37. — P. 545-579.
271. Siswati, R. Susceptibility of *Aedes flavopictus miyarai* and *Aedes galloisi* mosquito species in Japan to dengue type 2 virus Asian Pac / R. SiSwati, T. Phanitchat, N. Komalamisra, N. Tamori, L. Runtuwene, K. Noguchi, K. Hayashida, S. Hidano, N. Kamiyama, I. Takashima, T. Takasaki, I. Kurae, N. Narita, T. Kobayashi, Y. Eshita // *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*. — 2016. — V. 6. — P. 446-450.
272. Sorenson, M. D. Numts: a challenge for avian systematic and population biology / M. D. Sorenson, T. W. Quinn // *The Auk*. — 1998. — V. 115. — P. 214-221.

273. Sota, T. Origin of pitcher plant mosquitoes in *Aedes (Stegomyia)*: a molecular phylogenetic analysis using mitochondrial and nuclear gene sequences / T. Sota, M. Mogi // *Journal of Medical Entomology*. — 2006. — V. 43. — P. 795-800.
274. Sota, T. Survival time and resistance to desiccation of diapause and non-diapause eggs of temperate *Aedes (Stegomyia)* mosquitoes / T. Sota, M. Mogi // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. — 1992. — V. 63 (2). — P. 155-161.
275. Sousa, C. A. Ongoing outbreak of dengue type 1 in the Autonomous Region of Madeira, Portugal: preliminary report / C. A. Sousa, M. Clairouin, G. Seixas, B. Viveiros, M. T. Novo, A. C. Silva, M. T. Escoval, A. Economopoulou // *Eurosurveillance*. — 2012. — V. 17 (49). — № 20333.
276. Succo, T. Autochthonous dengue outbreak in Nimes, South of France, July to September 2015 / T. Succo, I. Leparc-Goffart, J. B. Ferre, D. Roiz, B. Broche, M. Maquart, H. arold Noel, O. Catelinois, F. Entezam, D. Caire, F.édéric Jourdain, I. Esteve-Moussion, A. mandine Cochet, C. Paupy, C. Rousseau, M. C. Paty, F. Golliot // *Eurosurveillance*. — 2016. — V. 21 (21). — № 30240.
277. Sultana, A. Reproductive interference between *Aedes albopictus* and *Aedes flavopictus* at a place of their origin / A. Sultana, T. Sunahara, C. Tsurukawa, N. Tuno // *Medical and Veterinary Entomology*. — 2020. — V. 35 (1). — P. 59-67.
278. Swan, T. A literature review of dispersal pathways of *Aedes albopictus* across different spatial scales: implications for vector surveillance / T. Swan, T. L. Russell, K. M. Staunton, M. A. Field, S. A. Ritchie, T. R. Burkot // *Parasit Vectors*. — 2022. — V. 15 (1). — № 303.
279. Swire, J. Mitochondrial genetic codes evolve to match amino acid requirements of proteins / J. Swire, O. P. Judson, A. Burt // *Journal of Molecular Evolution*. — 2005. — V. 60 — P. 128-139.
280. Tabachnick, W. J. Genetic distinctness of sympatric forms of *Aedes aegypti* in East Africa / W. J. Tabachnick, L. E. Munstermann, J. R. Powell. // *Evolution*. — 1978. — V. 33 (2). — P. 287-295.
281. Taira, K. DNA barcoding for identification of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from the Ryukyu Archipelago / K. Taira, T. Toma, M. Tamashiro, I. Miyagi // *Medical Entomology and Zoology*. — 2012. — V. 63. — P. 289-306.
282. Takken, W. Waiting for the tiger: establishment and spread of the *Aedes albopictus* mosquito in Europe / W. Takken, B. G. J. Knols // *Emerging pests and vector-borne diseases in Europe*. — 2007. — V. 1. — P. 241-260.

283. Tanaka, K., A revision of the adult and larval mosquitoes of Japan (including the Ryukyu Archipelago and the Ogasawara Islands) and Korea (Diptera: Culicidae) / K. Tanaka, K. Mizusawa, E. S. Saugstad.. APO San Francisco, California : Contributions of the American Entomological Institute, 1979. — 987 p.
284. Tesla, B. Temperature drives Zika virus transmission: evidence from empirical and mathematical models / B. Tesla, L. R. Demakovsky, E. A. Mordecai, S. J. Ryan, M. H. Bonds, C. N. Ngonghala, M. A. Brindley, C. C. Murdock // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2018, 285, 20180795
285. Thomas, S. M. Low-temperature threshold for egg survival of a post-diapause and non-diapause European aedine strain, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) / S. M. Thomas, U. Obermayr, D. Fischer, J. Kreyling, C. Beierkuhnlein // Parasit Vectors. — 2012. — V. 5 (1). — № 100.
286. Thu, H. M. The effect of temperature and humidity on dengue virus propagation in *Aedes aegypti* mosquitoes / H. M. Thu, K. M. Aye, S. Thein // The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health. — 1998. — V. 29 (2). — P. 280-284.
287. Tippelt, L. Low temperature tolerance of three *Aedes albopictus* strains (Diptera: Culicidae) under constant and fluctuating temperature scenarios / L. Tippelt, D. Werner, H. Kampen // Parasites Vectors. — 2020. — V. 13 (1). — № 587.
288. Tippelt, L. Tolerance of three *Aedes albopictus* strains (Diptera: Culicidae) from different geographical origins towards winter temperatures under field conditions in northern Germany / L. Tippelt, D. Werner, H. Kampen // PLoS one. — 2019. — V. 14 (7). — № e0219553.
289. Toma, T. Investigation of the *Aedes (Stegomyia) flavopictus* complex (Diptera: Culicidae) in Japan by sequence analysis of the internal transcribed spacers of ribosomal DNA / T. Toma, I. Miyagi, M. B. Crabtree, B. R. Miller // Journal of Medical Entomology. — 2002. — V. 39. — P. 461-468.
290. Tsunoda, T. Winter activity and diapause of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Hanoi, Northern Vietnam / T. Tsunoda, L. F. Chaves, G. T. T. Nguyen, Y. T. Nguyen, M. Takagi // Journal of Medical Entomology. — 2015. — V. 52. — P. 1203-1212.
291. Turell, M. J. An update on the potential of north American mosquitoes (Diptera: Culicidae) to transmit West Nile virus / M. J. Turell, D. J. Dohm, M. R. Sardelis, M. L. Oguinn, T. G. Andreadis, J. A. Blow // Journal of Medical Entomology. — 2005. — V. 42 (1). — P. 57-62.

292. Turell, M. J. Experimental transmission of eastern equine encephalitis virus by strains of *Aedes albopictus* and *A. taeniorhynchus* (Diptera: Culicidae) / M. J. Turell, J. R. Beaman, G. W. Neely // *Journal of Medical Entomology*. — 1994. — V. 31 (2). — P. 287-290.
293. Turell, M. J. Experimental transmission of Venezuelan equine encephalomyelitis virus by a strain of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) from New Orleans, Louisiana / M. J. Turell, J. R. Beaman // *Journal of Medical Entomology*. — 1992. — V. 29 (5). — P. 802-805.
294. Tuten, H. Blood-feeding ecology of mosquitoes in zoos / H. Tuten, W. Bridges, K. Paul, P. Adler // *Medical and veterinary entomology*. — 2012. — V. 26. — P. 407-416.
295. Uchida, L. Zika Virus Potential Vectors among *Aedes* Mosquitoes from Hokkaido, Northern Japan: Implications for Potential Emergence of Zika Disease / L. Uchida, M. Shibuya, R. E. Morales-Vargas, K. Hagiwara, Y. Muramatsu // *PLOS Pathogens*. — 2021. — V. 10 (8). — №. 938.
296. Urbanelli, S. Population structure of *Aedes albopictus* (Skuse): the mosquito which is colonizing Mediterranean countries / S. Urbanelli, R. Bellini, M. Carrieri, P. Sallicandro, G. Celli // *Heredity*. — 2000. — V. 84. — P. 331-337.
297. Usmani-Brown, S. Population genetics of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) invading populations, using mitochondrial nicotinamide adenine dinucleotide dehydrogenase subunit 5 sequences / S. Usmani-Brown, L. Cohnstaedt, L. E. Munstermann // *Annals of the Entomological Society of America*. — 2009. — V. 102 (1). — P. 144-150.
298. Valerio, L. Host-feeding patterns of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in urban and rural contexts within Rome province, Italy / L. Valerio, F. Marini, G. Bongiorno, L. Facchinelli, M. Pombi, B. Caputo, M. Maroli, A. D. Torre // *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. — 2010. — V. 10 (3). — P. 291-294.
299. Van Bortel, W. Chikungunya outbreak in the Caribbean region, December 2013 to March 2014, and the significance for Europe / W. Van Bortel, F. Dorleans, J. Rosine, A. Blateau, D. Rousset, S. Matheus, I. Leparç-Goffart, O. Flusin, Cm. Prat, R. Cesaire, F. Najioullah, V. Ardillon, E. Balleydier, L. Carvalho, A. Lemaitre, H. Noel, V. Servas, C. Six, M. Zurbaran, L. Leon, A. Guinard, J. van den Kerkhof, M. Henry, E. Fanoy, M. Braks, J. Reimerink, C. Swaan, R. Georges, L. Brooks, J. Freedman, B. Sudre, H. Zeller *Eurosurveillance*. — 2014. — V. 9 (13). — № 20759.
300. Vandewoestijne, S. Phylogeography of *Aglais urticae* (Lepidoptera) based on DNA sequences of the mitochondrial *COI* gene and control region / S. Vandewoestijne, M. Baguette,

- P. M. Brakefield, I. Saccheri // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2004. — V. 2. — P. 630-646.
301. Vavassori, L. Active dispersal of *Aedes albopictus*: a mark-release-recapture study using self-marking units / L. Vavassori, A. Saddler, P. Müller // *Parasites Vectors*. — 2019. — V. 12. — P. 583.
302. Vazeille, M. Population genetic structure and competence as a vector for dengue type 2 virus of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* from Madagascar / M. Vazeille, L. Mousson, I. Rakatoarivony, R. Villeret, F. Rodhain, J. B. Duchemin, A. B. Failloux // *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. — 2001. — V. 65. — P. 491-497.
303. Vega-Rua, A. Chikungunya virus transmission potential by local *Aedes* mosquitoes in the Americas and Europe / A. Vega-Rua, R. Lourenço-de-Oliveira, L. Mousson, M. Vazeille, S. Fuchs, A. Yebakima, J. Gustave, R. Girod, I. Dusfour, I. Leparç-Goffart, D. L. Vanlandingham, Y. J. S. Huang, L. P. Lounibos, S. M. Ali, A. Nougairede, X. de Lamballerie, A. B. Failloux // *PLOS Neglected Tropical Diseases*. — 2015. — V. 9 (5). — № e0003780.
304. Wang, I. J. Recognizing the temporal distinctions between landscape genetics and phylogeography / I. J. Wang // *Molecular Ecology*. — 2010. — V. 19. — P. 2605-2608.
305. Weaver, S. C. Present and future arboviral threats / S. C. Weaver, W. K. Reisen // *Antiviral Research*. — 2010. — V. 85 (2). — P. 328-345.
306. Weetman, D. *Aedes* mosquitoes and *Aedes-borne* arboviruses in Africa: current and future threats / D. Weetman, B. Kamgang, A. Badolo, C. L. Moyes, F. M. Shearer, M. Coulibaly, J. Pinto, L. Lambrechts, P. J. McCall // *International Journal of Environmental Research and Public Health*. — 2018. — V. 15 (2). — P. 220
307. Wei, Y. Patterns of spatial genetic structures in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) populations in China / Y. Wei, J. Wang, Z. Song, Y. He, Z. Zheng, P. Fan, D. Yang, G. Zhou, D. Zhong, X. Zheng // *Parasit Vectors*. — 2019. — V. 12 (1). — № 552.
308. Whitfield, Z. J. The diversity, structure, and function of heritable adaptive immunity sequences in the *Aedes aegypti* genome / Z. J. Whitfield, P. T. Dolan, M. Kunitomi, M. Tassetto, M. G. Seetin, S. Oh, C. Heiner, E. Paxinos, R. Andino // *Current Biology*. — 2017. — V. 27 (22). — P. 3511-3519
309. Wilson-Bahun, T. A. Larval ecology and infestation indices of two major arbovirus vectors, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae), in Brazzaville, the capital city of the Republic of the Congo / T. A. Wilson-Bahun, B. Kamgang, A. Lenga, C. S. Wondji // *Parasites Vectors*. — 2020. — V. 13 (1). — № 492.

310. Wolstenholme, D. R. Animal mitochondrial DNA: structure and evolution / D. R. Wolstenholme // International Review of Cell and Molecular Biology. — 1992. — V. 141. — P. 173-216.
311. Womack, M. Distribution abundance and bionomics of *Aedes albopictus* in southern Texas / M. Womack // Journal of the American Mosquito Control Association. — 1993. — V. 9 (3). — P. 367-369.
312. Wong, P. S. *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse): a potential vector of Zika virus in Singapore / P. S. Wong, M. Z. Li, C. S. Chong, L. C. Ng, C. H. Tan // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2013. — V. 7 (8). — № e2348.
313. Xu, J. One-way sequencing of multiple amplicons from tandem repetitive mitochondrial DNA control region / J. Xu, D. M. Fonseca // Mitochondrial DNA. — 2011. — V. 22. P. 155-158.
314. Yamada, S. Descriptions of ten new species of *Aedes* found in Japan, with notes on the relation between some of these mosquitoes and the larva of *Filaria bancrofti* Cobbold / S. Yamada // Annotationes zoologicae japonenses. — 1921. — V. 10. — P. 45-81.
315. Yang, S. Geographical distribution of *Aedes albopictus* around urban areas in Korea / S. Yang, E. Lee, W. Lee, C. Shin-Hyeong // Public health weekly report. — 2018. — V. 11 (15). — P. 463-468.
316. Yeom, J. S. Current status and outlook of mosquito-borne diseases in Korea / J. S. Yeom // Journal of the Korean Medical Association. — 2017. — V. 60 (6). — P. 468-474.
317. Yin, Q. A field-based modeling study on ecological characterization of hourly host-seeking behavior and its associated climatic variables in *Aedes albopictus* / Q. Yin, L. Li, X. Guo, R. Wu, B. Shi, Y. Wang, Y. Liud, S. Wu, Y. Pan, Q. Wang, T. Xie, T. Hu, D. Xia, S. Xia, D. Kambalame, W. Li, Z. Song, S. Zhou, Y. Deng, Y. Xie, X. Zhou, C. Wang, X. Chen, X. Zhou // Parasites Vectors. — 2019. — V. 12. — № 474.
318. Zayed, A. Detection of Chikungunya virus in *Aedes aegypti* during 2011 outbreak in Al Hodayda, Yemen / A. Zayed, A. A. Awash, M. A. Esmail, H. A. Al-Mohamadi, M. Al-Salwai, A. Al-Jasari, I. Medhat, M. E. Morales-Betoulle, A. Mnzava // Acta Tropica. — 2012. — V. 123 (1). — P. 62-66.
319. Ze-Ze, L. Mitogenome diversity of *Aedes (Stegomyia) albopictus*: Detection of multiple introduction events in Portugal / L. Ze-Ze, V. Borges, H. C. Osorio, J. Machado, J. P. Gomes, M. J. Alves // PLOS Neglected Tropical Diseases. — 2020. — V. 14 (9). — № e0008657.

320. Zhang, D. X. Insect mitochondrial control region: A review of its structure, evolution and usefulness in evolutionary studies / D. X. Zhang, G. M. Hewitt // *Biochemical Systematics and Ecology*. — 1997. — V. 25 (2). — P. 99-120.
321. Zhong, D. Genetic analysis of invasive *Aedes albopictus* populations in Los Angeles County, California and its potential public health impact / D. Zhong, E. Lo, R. Hu, M. E. Metzger, R. Cummings, M. Bonizzoni, K. K. Fujioka, T. E. Sorvillo, S. Klueh, S. P. Healy, C. Fredregill, V. L. Kramer, X. Chen, G. Yan // *PLOS one*. — 2013. — V. 8 (7). — № e68586.
322. Zitko, T. Genetic variation in East-Adriatic populations of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae), inferred from NADH5 and *COI* sequence variability / T. Zitko, A. Kovacic, Y. Desdevises, J. Puizina // *European Journal of Entomology*. — 2011. — V. 108 (4). — P. 501-508.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность заведующему кафедрой биологии и биоэкологии государственного образовательного учреждения высшего образования Московской области Московского государственного областного университета (МГОУ) профессору, д.б.н. Гордееву Михаилу Ивановичу, за возможность побывать под его руководством в двух экспедициях на юге России, помощь при цитогенетическом определении видов двойников комплекса *Anopheles maculipennis* s.l., за ценные советы, поддержку и помощь на всех этапах работы. Выражаю благодарность заведующему лабораторией генетики насекомых Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова» РАН, д.б.н. Горячевой Ирине Игоревне, за предоставление возможности проведения молекулярно-генетической части исследования, поддержку и помощь. Выражаю благодарность сотруднику детского экологического центре "Косатка" Донец Оксане Юрьевне, за помощь в организации экспедиции по Дальнему Востоку России. Выражаю благодарность сотрудникам Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт» РАН, к.б.н. Алексею Владимировичу Халину и к.б.н. Сергею Вадимовичу Айбулатову, за возможность работы с энтомологическими коллекциями.

Особую благодарность выражаю научным руководителям д.б.н. Андрианову Борису Витальевичу и к.б.н. Москаеву Антону Вячеславовичу за помощь и активное участие на всех этапах данного исследования.

Исследования, представленные в данной работе, были выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований Исследование (РФФИ) в рамках научного проекта № 19-34-90192.