

УДК 59.087:576.895.771

ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ДИНАМИКИ НАПАДЕНИЯ КОМАРОВ НА ИМИТАТОР ПРОКОРМИТЕЛЯ

©2015 г. Д. Н. Лапшин¹, Д. Д. Воронцов²

¹ Институт проблем передачи информации им. А.П. Харкевича РАН, Москва 127994, Россия
e-mail: lapshin@iitp.ru

² Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва 119071, Россия
e-mail: colupaika@gmail.com

Поступила в редакцию 12.03.2014 г.

Исследована динамика нападений комаров на техническое устройство — имитатор прокормителя. Устройство для привлечения комаров состояло из нагревателя для имитации присутствия теплокровного животного, марлевого экрана, пропитанного мясным соком, микрофона с усилителем, предназначенными для регистрации звуков комаров, садившихся или взлетавших с марлевого экрана, и измерителя текущей освещенности. Дополнительный контроль поведения насекомых около марлевого экрана осуществляли с помощью видеорегистрации. Эксперименты проводили в первой половине июня в вечерние и утренние часы в смешанных елово-березовых лесах Подмосквы. По результатам цифровой обработки акустических записей выявлены существенные (более 50% от среднего значения) квазипериодические колебания интенсивности нападений комаров на приманку. Подъемы активности комаров, чередовавшиеся со спадами, наблюдались со средним интервалом 30 мин (20–50 мин в разные сеансы регистрации) в безветренную погоду на фоне плавного изменения освещенности. При одновременном использовании двух разнесенных в пространстве идентичных имитаторов прокормителей было показано, что колебания интенсивности нападений на них развивались независимо. Высказано предположение, что периодичность активности комаров определялась в основном эндогенными факторами: комары, не сумев получить порцию крови на приманке, теряли к ней интерес и скапливались на растительности в непосредственной близости от места эксперимента. Спустя 20–50 мин след от полученного опыта в памяти насекомых постепенно угасал, и комары вновь начинали слетаться к приманке, т.е. начинался следующий цикл роста их активности около потенциального прокормителя.

Ключевые слова: комары, *Aedes*, интенсивность нападений, акустическая регистрация

DOI: 10.7868/S0044513415040091

Ритмы активности комаров, как и других животных, складываются из двух групп компонентов: экзогенных и эндогенных. Экзогенные ритмы являются производными от внешних факторов среды, среди которых суточный ритм — один из наиболее значимых (Ашофф, 1984; Чернышев, 1984; Varrozo et al., 2004; Виноградова, Карпова, 2010). Эндогенные ритмы в лабораторных условиях можно выделить при стабилизации физических условий (Jones et al., 1972) либо в естественной обстановке, когда наблюдатели могут с уверенностью контролировать как параметры внешней среды, так и поведение животных.

Суточные колебания активности кровососущих комаров на протяжении многих лет были объектом исследований во всех климатических зонах их обитания (Мончадский, 1950; Попов, 1953; Кухарчук, 1980; Хлызова, 2006; Решетников и др., 2009; Gündüz et al., 2009). В ходе этих работ

было показано, что интенсивность нападения большинства массовых видов комаров меняется адаптивно, применительно, в первую очередь, к температурной динамике, так или иначе сопряженной с уровнем освещения.

В умеренных широтах в первой половине лета в интенсивности нападения комаров на прокормителей в лесу наблюдаются два максимума — вечерний и утренний (Редькина, Островерхова, 2007; Решетников и др., 2009; Виноградова, Карпова, 2010). Как правило, вечерний максимум выражен сильнее, хотя зарегистрированы случаи с большей активностью комаров в предрассветные часы (Барашкова, Решетников, 2012).

Для оценки интенсивности нападения комаров применяются несколько методик, среди которых наибольшее распространение получили: обмахивание объекта нападения (человека или животного) энтомологическим сачком, сбор на-

секомах эксгаустером "на себе" (метод Гуцевича) и отлов нападающих комаров с помощью ловчего колокола. В последнем случае под поднятым вверх марлевым колоколом располагается учетчик, являющийся одновременно приманкой для кровососов. После пятиминутной экспозиции человека быстро накрывают колоколом и затем отлавливают оказавшихся внутри насекомых. Такая система получила название "колокол Мончадского".

Усовершенствованной модификацией колокола Мончадского является "колокол Березанцева". В этой конструкции колокол шит из темной материи, а к его отверстию на вершине крепят садок из светлой сетчатой ткани. После накрытия человека колоколом насекомые устремляются вверх в светлый садок, где происходит их отлов для последующего подсчета и видовой идентификации.

В качестве привлекающего кровососов объекта чаще всего используется человек, реже домашнее животное (корова или лошадь). Для оценки степени орнитофильности комаров рода *Culex* также использовались цыплята, помещенные в ловушку для насекомых (Безжонова и др., 2004; Лопатина и др., 2007).

При сборе комаров сачком в качестве нормируемого параметра обычно принимают усредненное количество пойманных экземпляров за 10 взмахов (Детинова и др., 1978; Методические указания, 2012). Активно применялся раньше и применяется до сих пор сбор и подсчет насекомых на открытом предплечье человека за время экспозиции от пяти до двадцати минут в зависимости от интенсивности нападения кровососов (Методические указания, 2007). Таким образом, наиболее распространенные методы оценки активности комаров по сути антропоцентричны, так как в большинстве случаев используют человека в качестве приманки. Соответственно, получаемые с помощью таких методов результаты характеризуют степень привлекательности человека для кровососов. Следует учитывать, что в процессе привлечения комаров с расстояния порядка нескольких метров и более реально участвуют два сотрудника, так как исследователи обычно работают с ассистентами. При изучении динамики нападения комаров на животных, как минимум, один человек также присутствует рядом и служит для насекомых дополнительным привлекающим фактором. Взмахи энтомологическим сачком, движение людей по местности или даже просто жестикуляция могут выступать для комаров положительными стимулами. Между тем, основными прокормителями кровососов в лесах средней полосы России являются сравнительно мелкие животные, составляющие большинство обитателей бореальной зоны. Как варьирует интенсивность нападения комаров на

этих животных в естественных условиях, пока не определено.

В процессе оценки активности комаров около объекта нападения операции сбора и подсчета отловленных насекомых в сумме могут занимать большой интервал времени. По этой причине последовательные измерения обычно проводят с периодом один-два часа. Общепринятые методики не подходят для непрерывного измерения интенсивности нападения кровососов в интервалах, характерных для вариаций абиотических факторов, таких как освещение при переменной облачности и сопряженные с уровнем инсоляции колебания скорости и направления ветра.

Ранее для привлечения комаров и измерения их активности около потенциальной добычи было предложено техническое устройство — имитатор прокормителя или "искусственное животное" (Лапшин, 2012). Эта автономная по электрическому питанию система содержала марлевый экран, пропитанный мясным соком, нагреватель, расположенный под экраном, и микрофон с усилителем для регистрации звуков нападавших комаров. Сочетание запаха мяса и тепла в качестве факторов привлечения кровососов оказалось весьма эффективным, несмотря на отсутствие в устройстве источника углекислого газа, который также считается важным компонентом для запуска реакции нападения комаров (Kawada, Takagi, 2004; Klun et al., 2013).

В процессе первых же испытаний устройства "искусственное животное" в подмосковных лесах были зарегистрированы колебания интенсивности нападения комаров на приманку с периодом повторения около 40 мин и амплитудой отклонения порядка 50% от среднего значения (Лапшин, 2012). Ранее Алексеев с соавторами (1977) также отмечали сильную неравномерность в динамике нападения комаров на добычу. В этой связи в предлагаемой работе была поставлена задача измерить в непрерывном режиме интенсивность нападений комаров на имитатор прокормителя с использованием различных методов регистрации поведения кровососов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика данного исследования основана на использовании устройства "искусственное животное" (далее в тексте "Устройство"), привлекающего самок кровососущих комаров теплом и запахом. В системе регистрации реализованы ранее предложенные идеи использовать звуки полета нападающих комаров в качестве признака их активности (Jones, 1964; Raman et al., 2007). Конечным результатом цифровой обработки акустических сигналов являлись графики изменения во времени интенсивности нападений (количество

нападений комаров на Устройство за текущий пятиминутный интервал).

Устройство для привлечения комаров (рис. 1) состояло из четырех основных систем: нагревателя мощностью 2.5 Вт для имитации присутствия теплокровного животного, нагретого марлевого экрана, пропитанного мясным соком говядины, микрофона с усилителем, которые предназначены для регистрации звуков комаров, садившихся или взлетающих с марлевого экрана, и измерителя текущей освещенности. Частота выходного сигнала измерителя в Герцах численно была равна освещенности в люксах. Марлевые экраны перед опытом просушивали. Нагреватель Устройства включали за 15 мин до начала регистрации. Питание установки осуществлялось от аккумулятора напряжением 6.3 В и емкостью 4 Ач. Габариты Устройства без штатива и подсоединенных электрических разъемов 8 x 7 x 7 см.

Эксперименты проводили в вечерние и утренние часы в период с 01 по 18 июня 2011–2013 гг. в смешанных елово-березовых лесах Подмосковья в нескольких десятках метров от границ лес – поле. Всего было выполнено 12 сеансов измерений длительностью 2.5 ч каждое, из них 10 в вечернее время (19:00–21:40) и два ранним утром (5:00–7:30). Координаты мест проведения экспериментов и названия ближайших к ним населенных пунктов: 55°41' с.ш., 36°41' в.д., Звенигородская биостанция МГУ; 55°19' с.ш., 36°40' в.д., деревня Башкино; 56°12' с.ш., 36°50' в.д., деревня Замятино; 55°30' с.ш., 36°53' в.д., деревня Рассудово; 55°14' с.ш., 37°44' в.д., деревня Юсупово.

В восьми сеансах одновременно были использованы два идентичных Устройства, разнесенных в пространстве на расстояние порядка 20 м. В таких опытах проводили двухканальную аудиозапись звуков нападавших комаров. Устройства располагали на высоте 25 см от плоскости марлевого экрана до поверхности почвы. Расстояние от палатки с людьми и аппаратурой до ближайшего Устройства составляло не менее 12 м. Обязательным было использование палатки с защитным тентом, иначе комары чувствовали присутствие людей, что могло отразиться на получаемых результатах.

Для экспериментов выбирали дни с безветренной сухой погодой. Температура воздуха во время проведения экспериментов составляла 11–19°C. Влажность на уровне расположения Устройства во время вечерних сеансов работы менялась в среднем от 60 до 75%, в утренние часы – от 90 до 70%. Контроль температуры и влажности воздуха в местах проведения экспериментов осуществляли с помощью многофункционального измерителя DT-8820 (CEM, China).

В ходе работы проводили видео- и акустическую регистрацию нападающих на Устройство насекомых. Сигнал с выхода микрофонного уси-

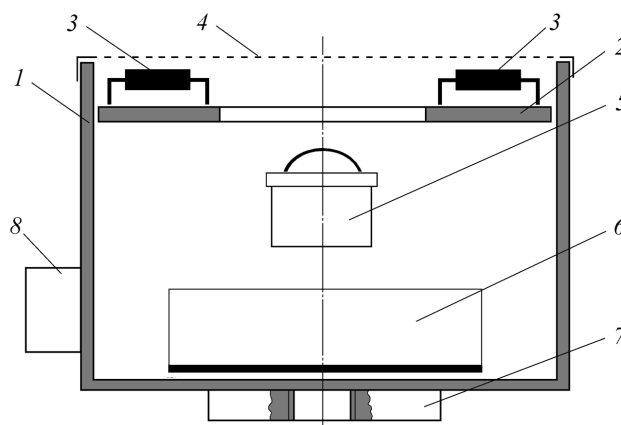


Рис. 1. Схема устройства "искусственное животное": 1 – корпус; 2 – плата с нагревательными элементами; 3 – нагревательные элементы; 4 – марлевый экран, пропитанный мясным соком; 5 – микрофон; 6 – микрофонный усилитель; 7 – металлическая пластина с резьбой для фиксации устройства на штативе; 8 – электрические разъемы.

лителя, дополненный сигналом датчика освещенности, поступал по электрическому кабелю на вход цифрового магнитофона ZOOM H2 (Zoom Corp., China). Видеосигнал от камеры также транслировался в палатку по кабелю на малогабаритный монитор или ноутбук через устройство видеозахвата. Система акустической регистрации оказалась чувствительной к шумам различного происхождения (шум железнодорожных поездов, автомобилей и самолетов). С учетом этого обстоятельства места для экспериментов выбирали вдали от шоссе и дорог с интенсивным движением, вдали от железнодорожных путей и аэропортов.

На первом этапе обработки акустических записей с помощью частотной фильтрации (программа Sound Forge 10 Pro (Sony, Japan)) выделяли спектральные компоненты, соответствующие второй гармонике звуков полета самок около марлевого экрана (500–900 Гц, рис. 2а). Такая фильтрация позволила существенно увеличить отношение сигнала к шуму перед последующей обработкой. Затем амплитудным дискриминатором (порог дискриминации +8 дБ от среднего уровня шума) выделяли пики, отражавшие акустическую активность комаров, с одновременной регистрацией моментов их превышения над уровнем дискриминации (программа Spike-C3, Россия). Выделенные пики соответствовали моментам начала посадки комаров на экран Устройства, их взлета или коротким перелетам в пределах площадки экрана. После завершения операции выделения пиков для ускорения последующих этапов обработки частоту квантования снижали до значения 11.025 кГц (Sound Forge 10). Данные

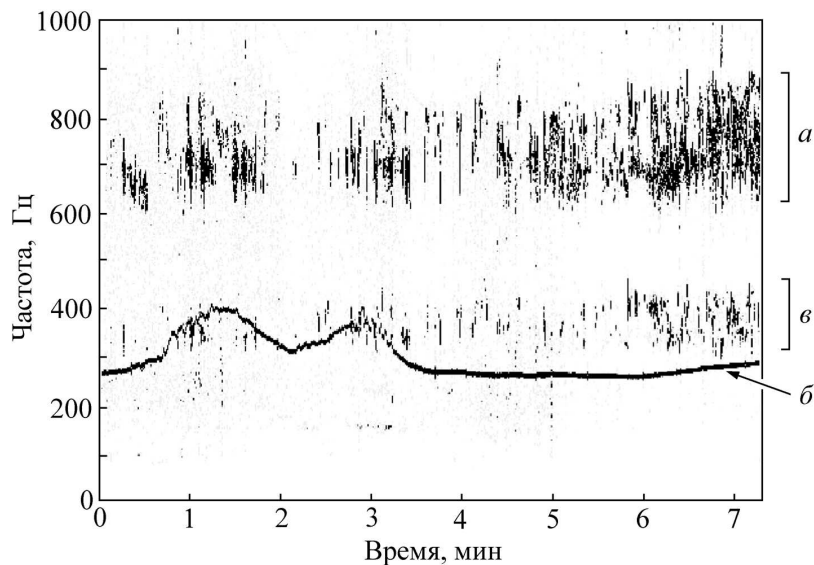


Рис. 2. Сонаграмма фрагмента записи: *а* – диапазон изменчивости второй гармоники звуков полета комаров, нападавших на Устройство; *б* – частотный трек сигнала с выхода датчика освещения; *в* – диапазон изменчивости первой гармоники звуков полета комаров.

По горизонтальной оси – текущее время в минутах, по вертикальной оси – частота гармонических составляющих зарегистрированных сигналов, Гц.

для графиков вариаций текущей интенсивности нападений комаров на Устройство вычисляли в программе Average Plot.2.04 (Россия). Обработка заключалась в подсчете зарегистрированных акустических пиков на пятиминутном интервале. При последующих итерациях интервал анализа последовательно сдвигали на 20 с по временной шкале и повторяли операцию подсчета числа пиков. Результаты по перекрывающимся интервалам затем усредняли. Сходный алгоритм был предложен ранее для анализа временной структуры последовательности нейронных спайков (Szűcs, 1981). В нескольких частных случаях для увеличения временного разрешения интервал анализа уменьшали до одной минуты. Шаг последовательных сдвигов интервала при этом устанавливали равным 4 с.

Видеорегистрацию поведения комаров на марлевом экране Устройства осуществляли с помощью камеры NV-G5500 (Panasonic, Япония) параллельно с записью звуков нападавших на Устройство комаров. Анализ полученной видеoinформации позволил определить статистическую связь между числом нападений и количеством амплитудных пиков на осциллограмме акустической записи. Это соотношение оказалось близким к 1:2, т.е. конечный результат достигался простым делением на два данных программного усреднения. Такое соотношение представляется вполне логичным, так как каждое отдельное нападение включает посадку и взлет. Неизбежные пропуски слабых сигналов от комаров, летавших

на периферии марлевого экрана, или взаимное маскирование звуков от нескольких комаров при программном учете компенсировались регистрацией коротких перелетов насекомых в пределах экрана.

Динамику вариаций уровня освещения в месте расположения Устройства визуализировали с помощью сонограмм, построенных по соответствующим участкам записи акустических сигналов (Sound Forge 10). Текущее значение освещенности на сонограммах отображалось в виде непрерывной линии (рис. 2б). Отклонение линии вверх соответствовало увеличению уровня освещения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Через 10–15 мин после включения нагревателя Устройства самки комаров начинали активно нападать на марлевый экран. Каждый комар в процессе поиска 7–14 раз пытался достать хоботком до несуществующей поверхности кожи животного, после чего либо улетал из поля зрения видеокамеры, либо перелетал на новый участок в пределах экрана. Обычно на экране одновременно находились 5–12 особей (рис. 3).

По результатам контрольных отловов энтомологическим сачком нападавших на Устройство комаров видовой состав был представлен типичным для Подмосковья набором: *Aedes (Ochlerotatus) communis* (De Geer 1776), *A. (Och.) dianiaetus* (Howard 1913), *A. (Och.) punctator* (Kibry 1837), *A. (Och.) excrucians* (Walker 1856), *A. (Och.) dorsalis*



Рис 3. Фотография марлевого экрана Устройства в момент нападения комаров.

(Meigen 1830), *A. (Och.) riparius* (Dyar et Knab 1907) (определение видов по: Горностаева, Данилов, 1999).

По данным непрерывных наблюдений была выявлена существенная неравномерность в динамике нападений комаров на приманку (рис. 4). Со средним интервалом 30 мин (20–50 мин в разные сеансы регистрации) наблюдались подъемы активности комаров, чередовавшиеся со спадами. Квазирегулярные колебания интенсивности нападений были зафиксированы во всех опытах. На основании этих наблюдений была высказана гипотеза о том, что начало формирования первого пика инициируется самим фактом появления Устройства на местности. Однако статистическая проверка эту гипотезу не подтвердила. Не было выявлено также значимой корреляции между двумя параллельными записями сигналов с разных Устройств. Несмотря на то, что пики активности комаров в двух каналах регистрации внешне могли выглядеть взаимно упорядоченно, корреляционный анализ такую упорядоченность не подтвердил – это указывает на независимость процессов инициирования подъемов интенсивности нападений комаров на двух Устройствах, разнесенных в пространстве.

На процесс колебаний интенсивности нападений комаров накладывались тенденции постепенного нарастания в вечернее время или спада интенсивности на рассвете (рис. 5), которые можно связать с проявлениями общей закономерности

суточной динамики активности комаров (Виноградова, Карпова, 2010).

На рис. 6а приведена осциллограмма фрагмента записи звуков, издаваемых комарами, нападавшими на Устройство (при построении рис. 2 и рис. 6 использован один и тот же фрагмент записи). После обработки информации по принятой в данной работе методике был получен график вариаций частоты нападений, но в пересчете на интервал анализа длительностью в одну минуту (рис. 6б). При визуальном сравнении двух форм представления данных рис. 6а и рис. 6б нет очевидного соответствия: области наибольшей амплитуды сигналов на осциллограмме не совпада-

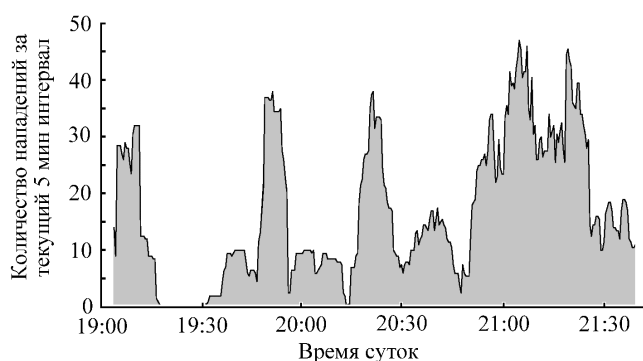


Рис 4. График изменения интенсивности нападений комаров на "искусственное животное" в вечернее время. За время наблюдения освещенность плавно снижалась от 1100 до 430 лк.

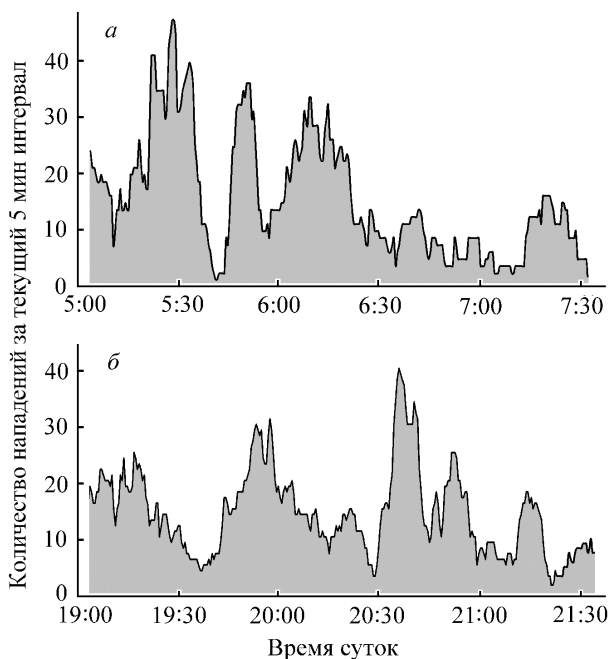


Рис 5. Примеры графиков колебаний интенсивности нападений комаров в утреннее (а) и вечернее (б) время.

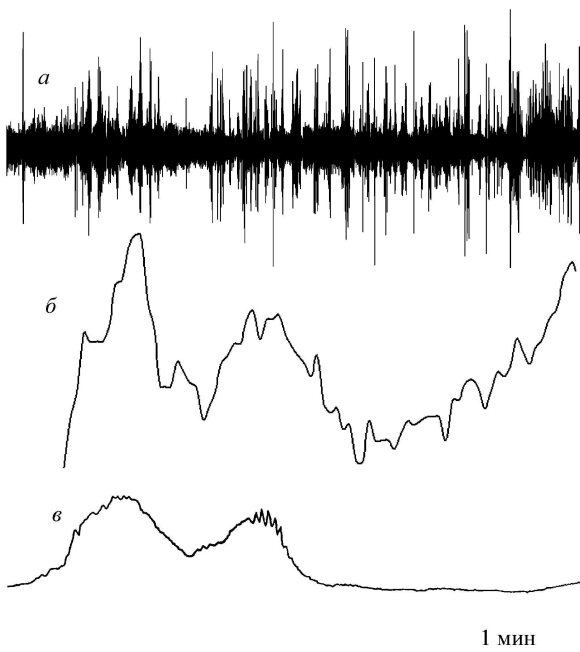


Рис 6. Синхронная регистрация акустических сигналов комаров, нападавших на "искусственное животное" и уровня освещенности: а – осциллограмма фрагмента акустической записи; б – график изменения интенсивности нападений комаров, полученный при обработке акустического сигнала (а) (минимальное значение в начале графика – два нападения в мин, максимальное значение – 16 нападений в мин); в – график изменения уровня освещенности (минимальное значение в начале графика – 270 лк, максимальное – 410 лк).

юг с максимумами функции интенсивности нападений. Такое расхождение связано с тем, что при формировании графика рис. 6б пики с малой амплитудой учитывались так же эффективно, как и высокоамплитудные.

На рис. 6в приведен график изменения освещенности в пределах того же интервала времени. Неравномерность уровня в виде зубчатых краев на максимумах графика можно связать с движением веток в верхнем листовном ярусе под воздействием кратковременного порыва ветра, которые при своих колебаниях периодически затеняли место расположения Устройства.

В этом и нескольких других частных случаях связь между вариациями освещенности и активностью комаров выглядела вполне определенно: увеличение освещенности вызывало рост интенсивности нападений на приманку. Однако по всему массиву полученных данных статистически не удалось подтвердить влияние кратковременных изменений освещенности на амплитуду и фазу колебаний интенсивности нападений. При регистрации одновременно двумя Устройствами изменения общей освещенности не вызывали идентичных реакций комаров на каждом из Устройств.

В ходе анализа видеозаписей, выполненных синхронно с аудиорегистрацией звуков комаров около марлевого экрана, были обнаружены характерные акустические признаки, которые можно было использовать для интерпретации поведения комаров около Устройства. При взлете комары резко повышали частоту взмахов. Такой маневр хорошо определялся "на слух" и при визуализации на сонограмме выглядел как знак "♫". При посадке комара на экран наблюдалась обратная картина: звук постепенно понижался по частоте, при этом его амплитуда, как правило, возрастала. Звуки коротких перелетов комаров над экраном обычно не содержали фрагменты с выраженной частотной модуляцией. Эти наблюдения позволили в качестве дополнительного контроля произвести подсчет количества взлетов и посадок комаров по двум каналам записи без использования данных видеорегистрации.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показал анализ наших данных, за время порядка 10 мин последовательно могли наблюдаться два противоположных процесса: развитие массового нападения комаров на экран Устройства и их последующий отлет от экрана. Сопреженные во времени подъемы и спады активности проще всего объяснить тем, что эти процессы определялись поведением преимущественно одних и тех же особей. Такой вывод, естественно, допускает возможность прилета в зону эксперимента новых комаров, не участвовавших в преды-

дущих циклах подъема активности. В частности, этим можно объяснить тенденцию в нарастании частоты нападений в вечерние часы.

Ранее при исследовании поведения самок комаров около прокормителя был описан эффект "приглашения" (Алексеев и др., 1977). Суть эффекта заключалась в том, что ищущие добычу самки дополнительно привлекались теми особями, которые добычу уже нашли, причем чем большее число самок уже участвовало в нападении, тем большее их число привлекалось к этому же месту в последующем. Таким образом, два скопления комаров – уже севших на прокормителя и комаров, находящихся в воздухе около него или поблизости на растительности – представляют собой, по сути, систему с положительной обратной связью. Однако сигнальный компонент, с помощью которого передавалась информация между двумя группами самок комаров, пока не определен.

Применительно к нашим данным резкое нарастание активности комаров около Устройства (рис. 4) можно объяснить влиянием положительной обратной связи, основанной на эффекте "приглашения". В то же время, периодичность изменений интенсивности нападений комаров должна контролироваться какими-то другими процессами. Можно предположить, что комары, не сумев получить порцию крови на приманке, теряли к ней интерес и скапливались на растительности в непосредственной близости от места эксперимента. Затем, спустя 20–50 мин, след от полученного опыта в их памяти постепенно угасал, и комары вновь начинали слетаться к приманке. Запуск очередного цикла могли также инициировать другие самки, прилетавшие к Устройству после окончания очередного пика активности. Далее включался механизм "приглашения" и процесс повторялся вновь. Однако в утренние часы на фоне постепенного спада интенсивности нападения комаров (рис. 5а) колебания активности происходили сходным образом. С учетом этих наблюдений можно сделать вывод, что период квазипериодических подъемов и спадов интенсивности нападений комаров на Устройство определялся, в первую очередь, эндогенными факторами.

Из-за неустойчивости процесса, охваченного положительной обратной связью, на него должны оказывать влияние даже малые возмущения, такие, например, как локальное изменение освещенности при переменной облачности. Действенность таких факторов существенно зависит от их временного соотношения с фазой очередного цикла активности комаров. Например, минимальную чувствительность к внешним влияниям следует ожидать на пике активности и последующем его спаде. Максимальная чувствительность к внешним воздействиям возможна в период, непосредственно предшествующий очередному

пику. В этом случае дестабилизирующие факторы могли инициировать новый подъем и, тем самым, приводить к укорочению периода автоколебаний. Переменной чувствительностью к внешним воздействиям можно объяснить противоречия в полученных нами данных, когда выраженные реакции комаров на усиление освещения (рис. 6) не находили статистического подтверждения в другие интервалы времени.

Феноменология, открывшаяся по результатам непрерывного измерения интенсивности нападения комаров на имитатор прокормителя, ставит определенные вопросы. Например, как на поведение самок влияет недоступность крови объекта нападения? Недоступность крови по определению свойственна "искусственному животному", но в большой мере относится также и к человеку в плотной одежде. Осталось пока также неясным, как размеры прокормителя влияют на динамику нападения комаров? Можно предположить, что большое количество насекомых, скопившихся около крупного животного, будет обладать большей инерционностью и, следовательно, период спонтанных колебаний интенсивности нападений в целом возрастет. Кроме того, в такой ситуации может возникнуть определенная стратегия по видам. Например, по данным Попова (1953), самки комаров *Aedes cinereus* Meig. не поднимаются над поверхностью земли выше 50 см, в то время как *Ae. excrucians* Walk. склонны нападать на верхнюю часть тела человека. Существенные различия в поведении разных видов комаров около объекта нападения должны приводить к смазыванию результирующей картины. С другой стороны, если периодические колебания суммарной активности были выражены достаточно контрастно, можно сделать вывод, что видовая специфика поведения комаров в экспериментальных условиях не оказывала существенного влияния на полученные результаты.

В работе Детиновой с соавторами (1978) было указано, что при использовании метода вылова комаров "на себе" (т.е. на открытой голени), 30–40 экз. за 5-минутный интервал соответствует невысокой активности кровососов. Тогда среднюю активность комаров, типичную для подмосковных лесов, можно охарактеризовать в два-три раза большей величиной, т.е. около 100 нападений за 5 мин. На нашем Устройстве за такой же интервал времени можно было зарегистрировать примерно 40 нападений (рис. 4; 5), т.е. в 2.5 раза меньше. Однако с учетом того, что площадь поверхности голени человека, как минимум, на порядок больше площади марлевого экрана Устройства, эффективность привлечения комаров в наших опытах можно считать вполне приемлемой. К сказанному следует добавить, что в случае ловли комаров "на себе" привлекающим объектом является также и сам хозяин голени.

При сравнительной оценке потенциальной эффективности Устройства и экспериментальных животных в качестве объектов, привлекающих комаров, необходимо учитывать, что даже представители одного вида различаются собственным одорантным комплексом по полу, возрасту, физиологическому состоянию и т.д. Кроме того, помещение животного в экспериментальную установку, скорее всего, вызовет у него стресс. Из-за неопределенности одорантных характеристик объектов привлечения могут возникнуть сложности с организацией контрольных экспериментов и интерпретацией полученных результатов. В то же время, на марлевый экран Устройства можно нанести биологические материалы в произвольном сочетании либо их синтетические аналоги, и далее, в условиях свободного выбора между двумя Устройствами, проверить значимость веществ или их смесей для привлечения комаров.

Таким образом, областью практического применения Устройства могут стать рутинные измерения эффективности химических аттрактантов и репеллентов. В естественных условиях разработанная нами методика позволяет объективно определить влияние на активность комаров коордирующих природных факторов.

До наших исследований не было данных о быстрых (с характерным временем нарастания и спада порядка 10 мин) изменениях активности комаров около объекта нападения. Первые же опыты показали, что в естественных условиях варибельность интенсивности нападений кровососов на приманку не только высокая, но и носит характер, близкий к периодическому. Теперь, исходя из полученных результатов, дальнейшие оценки влияния различных факторов на поведение комаров следует проводить, учитывая возможность возникновения колебаний их активности в процессе измерений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ашофф Ю.*, 1984. Биологические ритмы. В 2-х томах. Т. 1. Пер. с англ. М.: Мир. 414 с.
- Алексеев А.Н., Расницын С.П., Витлин Л.М.*, 1977. О групповом поведении самок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae, Aedes). Обнаружение "эффекта приглашения" // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Т. 46. № 1. С. 23–24.
- Барашкова А.И., Решетников А.Д.*, 2012. Экология кровососущих комаров центральной таежной зоны Якутии // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 14. № 5. С. 143–144.
- Безжонова О.В., Иваницкий А.В., Федорова М.В.*, 2004. Ночная активность нападения комаров (Diptera, Culicidae) в Волгограде и его окрестностях // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Вып. 4. С. 25–27.
- Виноградова Е.Б., Карпова С.Г.*, 2010. Сезонные и суточные ритмы кровососущих комаров. СПб: Труды Зоологического института РАН. 132 с.
- Горностаева Р.М., Данилов А.В.*, 1999. Комары (сем. Culicidae) Москвы и Московской области. М.: КМК Scientific Press. 342 с.
- Детинова Т.С., Расницын С.И., Маркович Н.Я., Куприянова Е.С., Аксенова А.С. и др.*, 1978. Унификация методов учета численности кровососущих двукрылых насекомых // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Т. 47. № 5. С. 84–92.
- Кухарчук Л.И.*, 1980. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск: Наука. 221 с.
- Лапшин Д. Н.*, 2012. Устройство для определения активности кровососущих комаров. Патент № 2447657.
- Лопатина Ю.В., Безжонова О.В., Федорова М.В., Булгакова Т.В., Платонов А.Е.*, 2007. Комплекс кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в очаге лихорадки Западного Нила в Волгоградской области. III Виды, питающиеся на птице и человеке, и ритмы их ночной активности // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Вып. 4. С. 37–43.
- Методические указания МУ 3.5.2.1759-03,2007. Методы определения эффективности инсектицидов, акарицидов, регуляторов развития и репеллентов, используемых в медицинской дезинсекции. М: Минздрав России. 87 с.
- Методические указания МУ 3.1.3012-12, 2012. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней. М: Минздрав России. 73 с.
- Мончадский А.С.*, 1950. Нападение комаров на человека в природных условиях Субарктики и факторы его регулирующие // Паразитология. Сб. ЗИН АН СССР. Вып. 12. С. 123–166.
- Попов В.М.*, 1953. Материалы по экологии комаров *Aedes excrucians* Walk., *Aedes cinereus* Meig. в условиях лесной зоны Западной Сибири // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Т. 22. Вып. 6. С. 521–528.
- Редькина Н.В., Островерхова Г.П.*, 2007. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) города Стрежевого Томской области // Труды Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург Т. 78. № 1. С. 97–106.
- Решетников А.Д., Прокопьев З.С., Барашкова А.И., Семенова К.Е.*, 2009. К суточной активности компонентов гнуса северо-восточной Якутии // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 11. № 1 (2). С. 147–149.
- Хлызова Т.Л.*, 2006. Суточный ритм активности кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в условиях южной тайги (Т.А. Хлызова, Р.П. Павлова) // Труды Всероссийского научно-исследовательского института ветеринарной энтомологии и арахнологии. Сборник научных трудов. Тюмень. № 48. С. 201–212.
- Чернышев В.Б.*, 1984. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ. 216 с.

- Barrozo R.B., Schilman P.E., Minoli S.A., Lazzari C.R.*, 2004. Daily rhythms in disease-vector insects // *Biological Rhythm Research*. V. 35. № 1/2. P. 79–92.
- Gündüz Y.K., Aldemir A., Alten B.*, 2009. Seasonal dynamics and nocturnal activities of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the Aras Valley, Turkey // *Turkish Journal of Zoology*. V. 33. P. 267–276.
- Jones M.D.R.*, 1964. The automatic recording of mosquito activity // *Journal of Insect Physiology*. V. 10. № 2. P. 343–348.
- Jones M.D.R., Cubbin C.M., Marsh D.*, 1972. Light-on effects and the question of bimodality in the circadian flight activity of the mosquito *Anopheles gambiae* // *Journal of Experimental Biology*. V. 57. P. 347–357.
- Kawada H., Takagi M.*, 2004. Photoelectric sensing device for recording mosquito host-seeking behavior in the laboratory // *Journal of Medical Entomology*. V. 41. № 5. P. 873–881.
- Klun J.A., Kramer M., Debboun M.*, 2013. Four simple stimuli that induce host-seeking and blood-feeding behaviors in two mosquito species, with a clue to DEET's mode of action // *Journal of Vector Ecology*. V. 38. № 1. P. 143–153.
- Raman D.R., Gerhardt R.R., Wilkerson J.B.*, 2007. Detecting insect night sounds in the field: implications for acoustical counting of mosquitoes // *American Society of Agricultural and Biological Engineers*. V. 50. № 4. P. 1481–1485.
- Szücs A.*, 1981. Applications of the spike density function in analysis of neuronal ring patterns // *Journal of Neuroscience Methods*. V. 81. P. 159–167.

TEMPORAL DYNAMICS OF HOST-LANDING RATE IN MOSQUITOES ATTACKING THE IMITATION OF A HOST

D. N. Lapshin¹, D. D. Vorontsov²

¹*Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow 127994, Russia
e-mail: lapshin@iitp.ru*

²*Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 119334, Russia
e-mail: colupaika@gmail.com*

The rates of mosquito landing on a host-imitating device, which attracted them, were measured. The device contained an electric heater to imitate the presence of a warm-blooded animal, a gauze screen impregnated with meat juice, a microphone with an amplifier to record sounds, which accompany mosquito landings and take-offs, and a light meter to control the ambient illumination. In addition, the behavior of mosquitoes near the device by means of video recording was controlled. All experiments were conducted in the first half of June in evening and morning hours in mixed spruce birch forests of Moscow region. Audio recordings were digitally analyzed to estimate the landing rates. Significant (more than 50% of the average) quasi-periodic oscillations of the mosquito landing rate were found. The peaks of the mosquito activity alternated with drops and had an average period of 30 min (20–50 min in different recording sessions). These oscillations were recorded in calm weather during the gradual change of illumination. Experiments with two similar devices positioned 20 m apart showed that oscillations of the mosquito activity developed independently at each of the two sites. The fluctuations in the mosquito landing rate are proposed to be determined primarily by the endogenous factors: mosquito females, being unsuccessful in sucking blood when probing the host-imitating device, lost their interest to it and landed to rest on the nearby vegetation. After 20–50 min, the memory trace of the previous experience gradually faded, and mosquitoes returned to the attracting device thus starting the next peak of activity.

Keywords: mosquito, *Aedes*, landing rate, sound recording