

Обзорная статья / Review article
УДК: 595.771 (591.38)
DOI: 10.18470/1992-1098-2025-1-3



К вопросу о межвидовой гибридизации инвазивных видов *Aedes aegypti* и *Ae. albopictus*

Надежда Ю. Оюн^{1, 2, 3}, Герман А. Шипулин²

¹Институт медицинской паразитологии, тропических и трансмиссивных заболеваний им. Е.И. Марциновского Первого МГМУ им. И.М. Сеченова, Москва, Россия

²ФГБУ «Центр стратегического планирования и управления медико-биологическими рисками здоровью» Федерального медико-биологического агентства, Москва, Россия

³Кафедра энтомологии Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова, Москва, Россия

Контактное лицо

Надежда Ю. Оюн, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт медицинской паразитологии, тропических и трансмиссивных заболеваний им. Е.И. Марциновского Первого Московского государственного медицинского университета имени И.М. Сеченова; 119435 Россия, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 20.
Тел. +79647790239
Email nad_oyun@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0001-9279-4386>

Формат цитирования

Оюн Н.Ю., Шипулин Г.А. К вопросу о межвидовой гибридизации инвазивных видов *Aedes aegypti* и *Ae. albopictus* // Юг России: экология, развитие. 2025. Т.20, N 1. С. 24-35.
DOI: 10.18470/1992-1098-2025-1-3

Получена 9 декабря 2024 г.
Прошла рецензирование 16 января 2025 г.
Принята 20 января 2025 г.

Резюме

Цель – обобщение результатов исследований, посвященных проблеме межвидовой гибридизации кровососущих комаров *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* и вероятных последствий данного явления. В обзоре рассмотрены направленность процесса гибридизации, механизмы посткопулятивной изоляции, вопрос выживаемости гибридов, а также влияние межвидовой гибридизации на представленность переносчиков в зоне симпатрии.

Изучение межвидовой гибридизации комаров *Aedes aegypti*, *Ae. albopictus* началось в первой половине XX века. В результате спаривания *Ae. aegypti* с *Ae. albopictus* самки обоих видов откладывают нежизнеспособные яйца. Спаривание девственных самок *Ae. aegypti* с самцами *Ae. albopictus* стерилизует самок посредством белков придаточных желез самца, но обратное межвидовое скрещивание не влияет на фертильность самок *Ae. albopictus*. Данное явление получило название сатиризации (репродуктивного вмешательства). Эффект сатира вызывает ассимметричные параметры популяции *Aedes aegypti*, что может привести к уменьшению популяции или исчезновению вида на данной территории. Однако, в ходе длительного взаимодействия в зоне симпатрии самки *Ae. aegypti* становятся резистентными к сатиризации.

Сатиризация является наиболее вероятной причиной конкурентных вытеснений местных комаров инвазивными видами, особенно *Ae. albopictus*. Даже низкие уровни ассимметричного вмешательства в спаривание способны вызывать конкурентное вытеснение вида или сокращение его популяции. Популяции *Ae. aegypti*, подвергшиеся сатиризации, быстро вырабатывают устойчивость к межвидовому спариванию, что частично снимает отрицательное действие репродуктивного вмешательства и способствует сосуществованию с *Ae. albopictus*. Комары *Ae. albopictus* способны сатиризовать самок других видов, что может привести к конкурентным смещениям и возможным вымираниям, особенно эндемичных видов. Таким образом, успешная сатиризация способствует экологическому успеху инвазивного вида *Ae. albopictus*.

Ключевые слова

Кровососущие комары, *Aedes aegypti*, *Ae. albopictus*, трансмиссивные заболевания, межвидовое скрещивание, сатиризация, конкуренция.

On the intraspecific hybridization of two invasive mosquito species *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*

Nadezhda Yu. Oyun^{1, 2, 3} and German A. Shipulin²

¹Martsynovski Institute of Medical Parasitology, Tropical and Vector-Borne Diseases, Sechenov University, Moscow, Russia

²Federal State Budgetary Institution «Centre for Strategic Planning and Management of Biomedical Health Risks», Moscow, Russia

³Entomology Department, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Principal contact

Nadezhda Yu. Oyun, PhD, Senior Researcher, Martsynovski Institute of Medical Parasitology, Tropical and Vector-Borne Diseases, Sechenov University; 20 Malaya Pirogovskaya St, Moscow, Russia 119435.

Tel. +79647790239

Email nad_oyun@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-9279-4386>

How to cite this article

Oyun N.Yu., Shipulin G.A. On the intraspecific hybridization of two invasive mosquito species *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. *South of Russia: ecology, development*. 2025; 20(1):24-35. (In Russ.)
DOI: 10.18470/1992-1098-2025-1-3

Received 9 December 2024

Revised 16 January 2025

Accepted 20 January 2025

Abstract

Aim. To summarise the results of studies of the problem of interspecific hybridization of blood-sucking mosquitoes *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* and probable consequences of this phenomenon. The review considers the direction of the hybridization process, mechanisms of postcopulatory isolation, hybrid survival and the effect of interspecific hybridisation on the representation of vectors in the sympatry zone.

The study of interspecific hybridization of mosquitoes *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* began in the first half of the 20th century. As a result of *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* mating, females of both species lay nonviable eggs. Mating of virgin females of *Ae. aegypti* with males of *Ae. albopictus* sterilizes females by means of proteins of accessory glands of the male, but the reverse interspecific crossing does not affect the fertility of females of *Ae. albopictus*. This phenomenon is called satyrization (reproductive interference). The satyr effect causes asymmetric parameters of the *Ae. aegypti* population, which can lead to a decrease in the population or extinction of the species in a given territory. However, during long-term interaction in the sympatry zone, females of *Ae. aegypti* become resistant to satyrization.

Satyrization is the most likely cause of competitive displacement of native mosquitoes by invasive species, especially *Ae. albopictus*. Even low levels of asymmetric mating interference can cause competitive displacement of a species or its population decline. Satyrized *Ae. aegypti* populations quickly develop resistance to interspecific mating, which partially offsets the negative effects of reproductive interference and facilitates coexistence with *Ae. albopictus*. *Ae. albopictus* mosquitoes are capable of satyrizing females of other species, which can lead to competitive displacement and possible extinctions, especially of endemic species. Thus, successful satyrization contributes to the ecological success of the invasive *Ae. albopictus*.

Key Words

Bloodsucking mosquitoes, *Aedes aegypti*, *Ae. albopictus*, vector-borne diseases, interspecific crossing, satyrization, competition.

ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день во всем мире наблюдается расширение ареала комаров-переносчиков трансмиссивных заболеваний. Наибольший интерес вызывает распространение инвазивных видов *Aedes aegypti* и *Ae. albopictus*, активно захватывающих новые местообитания, в том числе Черноморское побережье России.

Азиатский тигровый комар *Ae. albopictus* за полвека распространился из тропических лесов Юго-Восточной Азии на все континенты, адаптировавшись к большинству климатических зон [1]. *Ae. albopictus* приурочен в основном к жилым территориям и активно нападает на человека в поисках прокормителя. В Европе этот вид был впервые зарегистрирован в 1979 г. в Албании, позже в Италии и других европейских странах, постоянно расширяя ареал [2]. На территории России *Ae. albopictus* впервые обнаружен на Черноморском побережье в 2011 году [3], далее он довольно быстро заселил все побережье от Новороссийска до Адлера и продвинулся вглубь до Краснодара и гор Кавказа [4-10]. *Ae. albopictus* является переносчиком 22 арбовирусов, включая вирус чикунгунья (CHIKV), четыре серотипа денге (DENV), вирус жёлтой лихорадки (YFV), Росс-Ривер (Ross River) [11]. Так, *Ae. albopictus* ответственен за передачу лихорадки денге на острове Реюньон, на Гавайях, в Габоне и на Маврикии [12-14], а в Южной Азии была отмечена крупная вспышка лихорадки чикунгунья [15].

На европейском континенте *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti* встречаются одновременно лишь на территории России [16]. Отметим, что *Ae. aegypti* ранее обитал в России, однако, был истреблен в рамках борьбы с лихорадкой денге [17]. В 2001 году данный вид заселил Черноморское побережье [18, 19], а в 2016 обнаружен на полуострове Крым [20]. Комар *Ae. aegypti*, является основным переносчиком вируса денге и Зика. С ним связывают крупные вспышки лихорадки Зика в Азии, в Малайзии и Бразилии [21, 22]. Данный вид также является переносчиком вируса чикунгунья, и жёлтой лихорадки [7, 23].

В связи с активным расселением инвазивных видов *Ae. albopictus*, *Ae. aegypti* существует угроза возникновения очагов трансмиссивных заболеваний. Поскольку данные виды хорошо приспособлены к обитанию вблизи населенных пунктов, а их личинки способны развиваться в искусственных и временных водоемах, ареалы переносчиков могут перекрываться. Обитая на одной территории, данные виды вступают во взаимодействие, что приводит к разным формам конкуренции. Поскольку *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* являются довольно близкими видами, в зоне вероятной симпатрии довольно высока вероятность их межвидовой гибридизации. Данной проблеме посвящен ряд исследований, в том числе рассматривающих вопросы выживаемости гибридов, механизмы посткопулятивной изоляции, направленность и особенности процесса скрещивания между видами, вероятное влияние межвидового скрещивания на представленность переносчиков в зоне симпатрии.

Целью данного обзора является обобщение результатов исследований, посвященных проблеме межвидовой гибридизации кровососущих комаров *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* и вероятных последствий данного явления.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из истории изучения вопроса гибридизации эволюционно близких видов *Aedes aegypti* и *Ae. albopictus* до нас дошли сообщения и публикации, начиная с первой половины XX века. Отметим, что в публикациях разных лет можно встретить старые названия видов *Stegomyia fasciata*, *St. albopicta* и соответственно современные *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus*. Далее при цитировании работ мы будем использовать исключительно современные общепринятые названия видов. Первое известное нам сообщение датируется 1913 годом, в котором была описана копуляция комаров *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* из Калькутты, однако, результат ее был непродуктивным [24]. В статье 1930 года, посвященной вопросу передачи лихорадки денге комарами *Ae. albopictus* на Филиппинских островах, сообщается об отсутствии гибридного потомства при скрещивании местных комаров *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* [25]. В 1937–1939 годах опубликованы исследования, согласно которым удалось получить гибриды при реципрокном скрещивании комаров *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* из Индокитая. По наблюдениям автора, гибриды по внешним морфологическим признакам походили на материнских самок в зависимости от варианта скрещивания (*Ae. aegypti* или *Ae. albopictus*). Вместе с тем, скрещивание комаров *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus*, происходящих из Калькутты и Индокитая, оказалось непродуктивным [26-29]. В 1939 году сообщалось об успешном скрещивании самки *Ae. albopictus* с самцом *Ae. aegypti*, где потомство по внешним признакам напоминало *Ae. albopictus*, за исключением одного экземпляра [30]. Однако, иных публикаций данного автора, подтверждающих результат в дальнейшем, нами не обнаружено. В 1950 году проведен ряд реципрокных скрещиваний лабораторных линий комаров *Ae. aegypti* X *Ae. albopictus*, где были получены гибридные оплодотворенные яйца и живые личинки от самок *Ae. aegypti* [29]. В результате установлено, что генитальный аппарат гибридного самца не отличается от такового у самца *Ae. albopictus*, а внешняя морфология гибридной личинки четвертой стадии идентична личинке *Ae. albopictus* [29]. В противовес исследованиям, в которых было получено жизнеспособное гибридное потомство, с каждым годом накапливается все больше свидетельств, доказывающих, что межвидовое скрещивание, несмотря на успешную копуляцию, является непродуктивным, поскольку из яиц не вылупляются жизнеспособные личинки [31-34]. Известно, что некоторые из заявленных успехов были результатом ошибок в ходе экспериментов, в то время как другие были приписаны эффекту партеногенетического развития яйцеклетки [35]. Исследование в Малайзии в 1973 году показало, что в экспериментах по массовому спариванию комаров *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* некоторое количество самок от обоих реципрокных скрещиваний производили жизнеспособные яйца, а взрослые особи напоминали своих родителей-самок [36]. Однако, более тщательное обследование показало, что в эксперименте имело место случайное заражение *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus*. В результате чистых экспериментов, в которых реципрокно скрещивали самку с гетероспецифическим самцом, самки обоих видов отложили мало яиц, при этом ни одно из яиц не

было жизнеспособным. Однако, было замечено, что скрещивание *Ae. aegypti* X *Ae. albopictus* производит большее количество яиц по сравнению с *Ae. albopictus* X *Ae. aegypti* [36].

Исследование механизма посткопулятивной изоляции и жизнеспособности гибридов, полученных в ходе реципрокного скрещивания лабораторных штаммов *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* началось с 1942 года [31]. Микроскопическое исследование сперматек у самок обоих видов подтвердило в них наличие сперматозоидов. Однако, в яйцах, отложенных самкой *Ae. albopictus*, не наблюдалось эмбрионального развития, а несколько личинок из яиц, отложенных *Ae. aegypti*, погибли в течение нескольких часов после вылупления [31]. В дальнейшем было показано, что между *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* действительно существует сильная репродуктивная изоляция, препятствующая производству жизнеспособных яиц [34, 37]. Так, в лабораторных условиях проведены эксперименты по реципрокному скрещиванию малазийских комаров *Ae. albopictus* с трансгенной линией *Ae. aegypti* RIDL-513A-Malaysian, несущей доминантный летальный ген (Release of Insect Carrying Dominant Lethal) [37, 38]. Эксперимент предполагал два метода скрещивания: искусственную копуляцию и естественное спаривание в клетке. Проверка сперматек у самок обоих видов по результатам искусственного (принудительного) спаривания выявила в них наличие сперматозоидов (рис. 1). Доля осемененных самок *Ae. albopictus*, участвовавших в скрещивании с самцами *Ae. aegypti* RIDL, составила 33,33 %, а в реципрокном варианте данный показатель для самок *Ae. aegypti* RIDL составил 26,67 %. Суммарное количество яиц от каждого скрещивания насчитывало 340 и 351 соответственно, однако, из яиц личинки так и не

развились. С помощью метода обесцвечивания оболочки яйца было выявлено, что эмбрионизация может происходить в некоторых случаях, но исключительно в яйцах, полученных от самки *Ae. aegypti*, которая спаривалась с самцом *Ae. albopictus* (рис. 2) [37]. В рамках второй части эксперимента проведено естественное реципрокное скрещивание *Ae. albopictus* X *Ae. aegypti* RIDL, в результате которого ни одна из самок *Ae. albopictus* не была оплодотворена, а среди самок *Ae. aegypti* RIDL было осеменено всего 2,22 %. В результате показано, что в эксперименте по естественному спариванию в клетке самка *Ae. aegypti* RIDL, взаимодействовавшая с самцами *Ae. albopictus*, отложила в среднем 295 яиц, что значительно превышает среднее количество яиц, отложенных самкой в эксперименте по принудительному спариванию [37]. Данный результат согласуется с предыдущим исследованием, в котором было получено в среднем 271 яйцо на спаривавшуюся самку [34]. Таким образом, показано, что гибридизация между самками *Ae. aegypti* и самцами *Ae. albopictus* дает больше яиц, нежели между самками *Ae. albopictus* и самцами *Ae. aegypti* как в результате искусственного спаривания, так и при естественной копуляции в клетке. Соотношение производства яиц между самками *Ae. aegypti* и самками *Ae. albopictus* при естественном спаривании составило 10:1. Это также наблюдалось при искусственном спаривании. Эти результаты аналогичны выводам из более ранних работ [33, 36]. Отмечено, что ни одно из скрещиваний не привело к производству жизнеспособных яиц и получению гибридного потомства. Эмбрион в некоторых случаях наблюдался на ранних этапах развития в яйцах, полученных от самок *Ae. aegypti* (рис. 2), однако, последующей дифференциации и развития не происходило [37].

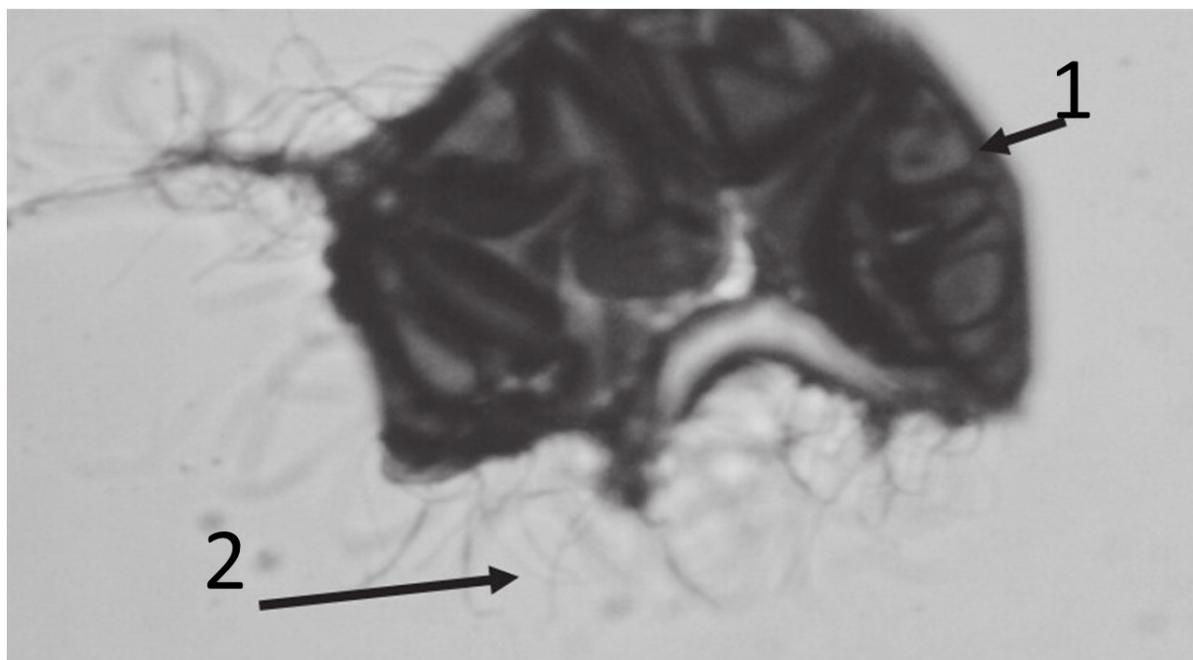


Рисунок 1. Оплодотворенные сперматеки со сперматозоидами [37]: 1 – сперматека; 2 – сперматозоиды
Figure 1. Fertilized spermathecae with spermatozoa [37]: 1 – spermathecae; 2 – spermatozoa

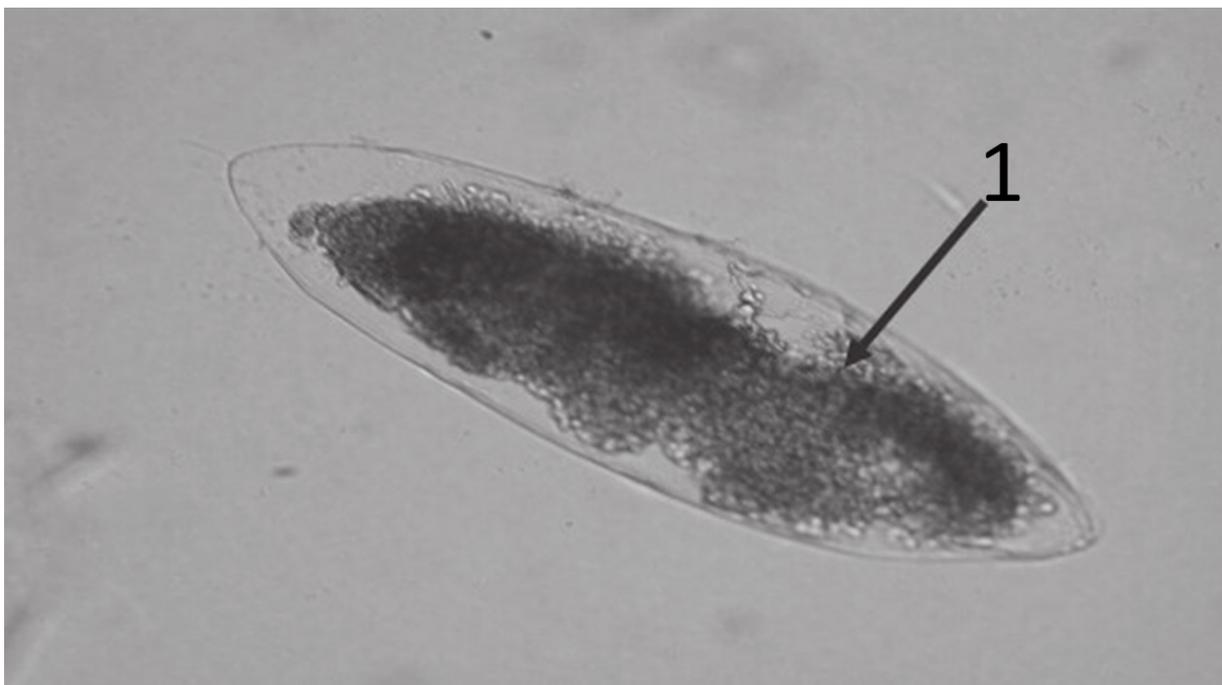


Рисунок 2. Обесцвеченное яйцо, отложенное путем спаривания *Ae. aegypti* X *Ae. albopictus* [37]:

1 – недифференцированный эмбрион

Figure 2. Bleached egg oviposited by mating *Ae. aegypti* X *Ae. albopictus* [37]:

1 – undifferentiated embryo

Согласно результатам ряда исследований, межвидовые скрещивания *Ae. aegypti* X *Ae. albopictus* приводят к появлению нежизнеспособного потомства, но также делают самок невосприимчивыми к дальнейшему спариванию [39-43]. Это обусловлено тем, что придаточные железы самцов вырабатывают белки Acps (Accessory gland proteins), которые во время копуляции передаются вместе со спермой и вызывают у самок противоположного вида рефрактерность к дальнейшему спариванию [39]. Белки Acps оказывают существенное влияние на физиологию и поведение самок: подавляют брачное поведение, исключая возможность последующего спаривания, стимулируют инстинкт поиска прокормителя и откладывание яиц. Кроме того, отмечено изменение циркадных ритмов у самок, а их метаболические процессы перестраиваются, повышая вероятность размножения [44].

Со временем стали появляться данные о различиях в перекрестной реактивности белков Acps между двумя видами, которые по-разному влияют на физиологию самок. Поскольку при спаривании самцы комаров передают белки Acps, которые вызывают рефрактерность к дальнейшему спариванию у самок, этот механизм может объяснить конкурентное вытеснение *Ae. aegypti* с исконных территорий инвазивными комарами *Ae. albopictus*, где они встречаются совместно. Так, в результате видовой диагностики с помощью метода полимеразной цепной реакции (ПЦР) образцов спермы, выделенных из брюшка 304 осемененных диких самок, собранных в полях Флориды, показано двунаправленное перекрестное спаривание у 5 (1,6 %) особей (рис. 3). Кроме того, перекрестные инъекции самкам белка Acps показали, что, в отличие от самцов *Ae. aegypti*, самцы *Ae. albopictus* индуцируют моногамию у гетероспецифичных самок *Ae. aegypti*. Таким образом, несмотря на низкую частоту встречаемости в исследуемых

районах Флориды, первые свидетельства гетероспецифического скрещивания в природе и асимметричное влияние белков Acps на спаривание позволяют предположить, что межвидовые скрещивания могли способствовать наблюдаемому конкурентному сокращению численности *Ae. aegypti* инвазивным видом *Ae. albopictus* во многих районах [39].

В лабораторных экспериментах в ходе реципрокных скрещиваний комаров показано, что самки *Ae. aegypti* откладывают стерильные яйца после спаривания с самцами *Ae. albopictus* [31, 45]. Это свидетельство того, что белки Acps самца *Ae. albopictus* запускают у самок *Ae. aegypti* реакцию, в результате которой происходит изменение паттерна поведения, характерного периода после оплодотворения – поиск хозяина, питание кровью, оогенез и откладка яиц. Однако, у самок *Ae. albopictus*, взаимодействовавших с самцом *Ae. aegypti*, подобных изменений в поведении не наблюдается [39]. В контролируемом лабораторном исследовании в случае конспецифичного (внутривидового) скрещивания отмечено, что самки *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* демонстрируют высокие показатели осеменения – 98 % и 94 % соответственно [40]. Однако, межвидовое спаривание демонстрирует интересную асимметрию, где самцам *Ae. albopictus* удалось успешно спариться с самками *Ae. aegypti* в 28 % случаев, в то время как самцы *Ae. aegypti* с самками *Ae. albopictus* по данному показателю достигли лишь 8 %. Межвидовое скрещивание привело к производству нежизнеспособных яиц в малом количестве по сравнению с конспецифическим, в результате которого успешно получено потомство с высокой численностью. Таким образом, *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* могут асимметрично мешать воспроизводству друг друга, вызывая эффект сатира [40].

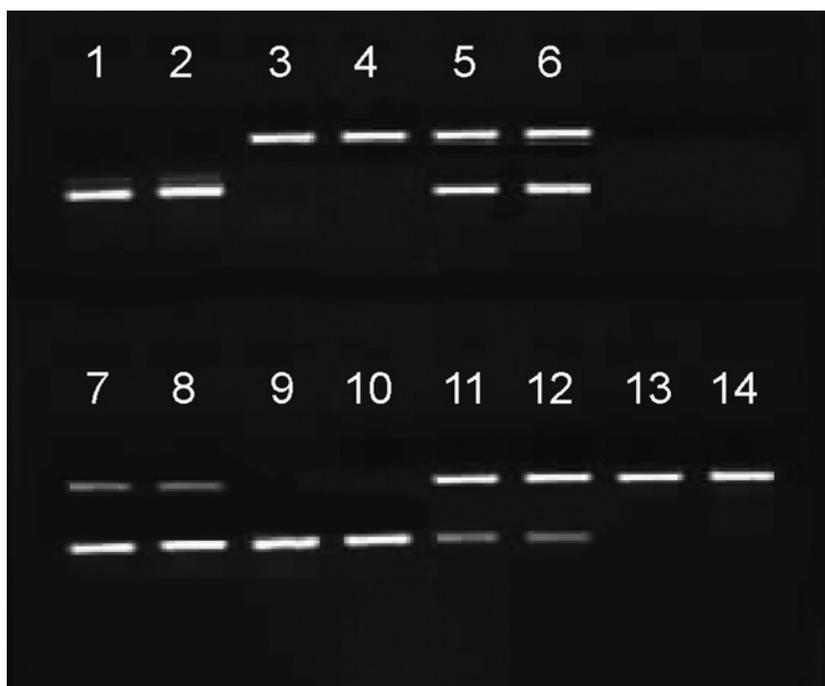


Рисунок 3. Тест чувствительности видоспецифичной полимеразной цепной реакции (ПЦР) [39]: дорожки 1 и 2 содержат ДНК только *Ae. aegypti*; 3, 4 – *Ae. albopictus*; 5, 6 – ДНК *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* в равных количествах; 7–10 – ДНК *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti* в соотношении 1/10 и 1/100; 11–14 – ДНК *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* в тех же соотношениях

Figure 3. Test of the sensitivity of the species-specific polymerase chain reaction (PCR) [39]: lanes 1 and 2 contain DNA from *Ae. aegypti* alone; 3, 4 – *Ae. albopictus*; 5, 6 – DNA from *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* in equal amounts; 7–10 – DNA from *Ae. albopictus* and *Ae. aegypti* in 1/10 and 1/100; 11–14 – DNA from *Ae. aegypti* and *Ae. albopictus* in the same ratios

Сатиризация, или репродуктивная интерференция – форма вмешательства в спаривание, при которой самцы одного вида спариваются с самками другого вида, что приводит к снижению репродуктивного успеха одного или обоих видов и не приводит к образованию гибридов. Данное явление часто встречается у близких видов, которые эволюционно разошлись относительно недавно. Наиболее важным следствием репродуктивной интерференции является сокращение размеров популяции. Понятие «сатира» было введено в 1986 году в рамках модели, предсказывающей вероятность парапатрии и вымирания вида [46]. Под сатиром понимается любой самец, который успешно спаривается и снижает репродуктивный успех самки другого вида или популяции. Модель описывает вероятность взаимодействий потенциально скрещивающихся видов, которые изначально были изолированы в пространстве, но в итоге стали занимать перекрывающиеся ниши. Модель включает в себя межвидовую конкуренцию Лотки-Вольтерры, логистические кривые роста, эффект сатиры и учитывает расселение популяций. Параметр сатиры определяет степень перекрытия ниш спаривания между двумя видами таким же образом, как константы Лотки-Вольтерры описывают соответствующие степени перекрытия трофических ниш [47]. Как парапатрия, так и вымирание могут происходить при наличии асимметричных параметров популяции в зависимости от характеристик расселения взаимодействующих видов: при малых константах миграции прогнозируется парапатрия, тогда как вымирание происходит при больших значениях. Вымирание вида может быть

результатом только репродуктивной конкуренции вследствие сатиризации [46, 47]. Таким образом, сатиризация подчеркивает довольно сложную динамику взаимодействий между видами и влияние экологической конкуренции между комарами-переносчиками.

Поскольку два вида не могут одновременно занимать одну нишу, то вследствие межвидовой конкуренции неизбежно происходит сокращение популяции одного из них. Примером конкурентного вытеснения между переносчиками является быстрое сокращение ареала и численности *Ae. aegypti* [48, 49] после вторжения и распространения *Ae. albopictus* в юго-восточной части США в 1980-х годах [50]. Среди возможных механизмов выдвигалась гипотеза личиночной конкуренции за ресурсы [51, 52], которая, однако, она не может приводить к столь быстрому сокращению *Ae. aegypti* в течение 1–3 лет [33, 39, 50]. Аналогичная картина конкурентного смещения была отмечена на Бермудских островах, где *Ae. albopictus* вытеснил *Ae. aegypti* с сопоставимой скоростью [53]. В дополнение к личиночной конкуренции, выдвигались другие гипотезы, объясняющие эти смещения следствием репродуктивной эффективности *Ae. albopictus* [54], а также гипотеза асимметричной репродуктивной интерференции (сатиризации) между *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* [33, 55]. Отметим, что репродуктивная эффективность *Ae. albopictus* не объясняет в полной мере столь быстрое снижение численности *Ae. aegypti*, поскольку полезна в долгосрочной перспективе. Напротив, сатиризация, при которой самцы одного вида спариваются с самками

близкородственного вида, не производя жизнеспособного потомства [46, 47], как было показано, является наиболее сильным механизмом подавления популяции и при определенных обстоятельствах может привести к вымиранию популяции [46]. Особенно заметен механизм репродуктивной интерференции у видов рода *Aedes*, а именно *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* [39, 56-59]. Наиболее важным следствием репродуктивной интерференции являлось сокращение размеров популяции. Во Флориде, США, замена *Ae. aegypti* на *Ae. albopictus* произошла из-за репродуктивной интерференции [33, 39, 60]. Аналогичным образом в США и Бермудских островах сокращение популяции комаров *Ae. aegypti* было связано с появлением комаров *Ae. albopictus* [33, 53]. В Афинах местный вид *Ae. cretinus* был смещен инвазивным *Ae. albopictus*, который расширял свой ареал [59]. На территории России с 2011 года инвазивный *Ae. albopictus* активно распространяется вдоль и вглубь Черноморского побережья, конкурируя с *Ae. aegypti* [4, 5, 8]. Регистрируемое падение численности и встречаемости *Ae. aegypti* связывают с личиночной конкуренцией, а также не исключают вероятность сатиризации [7]. Вместе с тем, *Ae. albopictus* не смог установить свое превосходство над *Ae. aegypti* в некоторых тропических местах, таких как Бангкок, Куала-Лумпур, Манила, южный Тайвань и колумбийский порт Летисия [61].

Поскольку гетероспецифичное спаривание с самцом *Ae. albopictus* является чрезвычайно затратным для самок *Ae. aegypti*, так как приводит к их стерилизации и потере репродуктивного потенциала, эволюционно появлялись механизмы устойчивости к сатиризации. Так, в эксперименте [62] самки *Ae. aegypti* из аллопатрических или симпатрических популяций подвергались воздействию самцов *Ae. albopictus* из аллопатрических или симпатрических популяций, и наоборот. После 3 недель воздействия межвидовых или внутривидовых самцов самки были вскрыты для подтверждения осеменения. В результате установлено, что самки *Ae. aegypti* из популяций во Флориде, находящиеся в симпатрии с *Ae. albopictus* в течение последних 20 лет, были значительно менее склонны к спариванию с гетероспецифическими самцами, чем близлежащие аллопатрические популяции [62]. Таким образом, симпатрические популяции *Ae. aegypti* обладают определенной степенью устойчивости к межвидовому скрещиванию, нежели географически изолированные популяции. Схожие результаты были получены при скрещивании *Ae. albopictus* и *Ae. aegypti*, собранных в аллопатрических и симпатрических районах Китая [63]. Показано, что в этих популяциях происходит асимметричное межвидовое спаривание, причем спаривания между аллопатрическими самцами *Ae. albopictus* и самками *Ae. aegypti* были значительно выше (55,2 %), чем между самцами *Ae. aegypti* и самками *Ae. albopictus* (27,0 %), в то время как симпатрические популяции показали схожее, но более низкое значение – 25,7 % против 6,2 % соответственно. В эксперименте по скрещиванию аллопатрической линии *Ae. aegypti* из Аризоны (США), где *Ae. albopictus* не встречается, самки *Ae. aegypti* были изначально восприимчивы к сатиризации [42]. Однако, в данной линии, наблюдалось быстрое снижение частоты репродуктивной интерференции в течение 1–3 поколений. Кроме того, самки *Ae. aegypti*, отобранные

по устойчивости к сатиризации, значительно медленнее спаривались с самцами своего вида, что указывает на высокую стоимость эволюции устойчивости к сатиризации. Результаты показывают, как быстро развиваются межвидовые взаимодействия между этими видами-переносчиками [42].

Сложное взаимодействие между межвидовым спариванием и репродуктивным вмешательством у комаров *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* имеет глубокие последствия для их сосуществования и динамики популяций, что в свою очередь распространяется на более широкую проблему общественного здравоохранения [64]. Основные последствия спаривания между этими двумя видами: снижение показателей осеменения, снижение производства яиц, снижение показателей вылупления яиц. Показатель осеменения служит для оценки производительности самцов, однако, влияние предпочтений самок на результаты спаривания остается менее понятным [40]. Самки *Ae. aegypti* демонстрируют более высокую эффективность в спаривании с самцами *Ae. albopictus* по сравнению с обратным сценарием [34]. Поведение самцов играет ключевую роль в межвидовом спаривании, при этом самцы *Ae. albopictus* демонстрируют более высокую активность чем *Ae. aegypti*. Межвидовое спаривание приводит к формированию бесплодных яиц. Спаривание между самкой *Ae. aegypti* и самцом *Ae. albopictus* дает больше яиц по сравнению с обратным спариванием. Самцы *Ae. albopictus* могут спариваться с самками обоих видов, хотя и с предпочтением к партнерам своего вида, что указывает на способность самок *Ae. albopictus* различать самцов своего и другого вида. Самки *Ae. aegypti*, по-видимому, лишены этой способности к различению. Результат межвидового спаривания имеет решающее значение, поскольку приводит к образованию бесплодных яиц, особенно когда самки *Ae. aegypti* спариваются с самцами *Ae. albopictus*. Таким образом, репродуктивное вмешательство налагает значительные издержки на приспособленность, потенциально приводя к перемещению популяции [41].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ae. aegypti и *Ae. albopictus* – два наиболее важных переносчика вирусов денге и чикунгунья для людей, часто контактируют в своих инвазивных диапазонах. Имея общий ареал обитания, эти близкие виды могут вступать в межвидовое скрещивание, которое приводит к откладке нежизнеспособных яиц. Сатиризация является наиболее вероятной причиной конкурентных вытеснений местных комаров инвазивными видами, особенно *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus*.

Математические модели предсказывают, что даже низкие уровни асимметричного вмешательства в спаривание способны вызывать конкурентное вытеснение вида или сокращение его популяции. Спаривание девственных самок *Ae. aegypti* с самцами *Ae. albopictus* эффективно стерилизует самок посредством белков придаточных желез самца, но обратное межвидовое скрещивание не влияет на фертильность самок *Ae. albopictus*. Популяции *Ae. aegypti*, подвергшиеся сатиризации, быстро вырабатывают устойчивость к межвидовому спариванию, что снимает отрицательное действие репродуктивного вмешательства и способствует сосуществованию с *Ae. albopictus*. Формирование

резистентности к эффекту сатиризации у *Ae. aegypti* сопровождается снижением плодовитости и более медленной восприимчивостью к самцам своего вида. Лабораторные эксперименты и полевые наблюдения показывают, что самцы *Ae. albopictus* способны сатиризовать самок других видов, что может привести к конкурентным смещениям и возможным вымираниям, особенно эндемичных видов. Изучение других примеров репродуктивного вмешательства у комаров-переносчиков выявляет мало параллелей с механизмом и результатами столь успешной сатиризации *Ae. albopictus*, которая, судя по результатам многочисленных исследований, способствует экологическому успеху данного инвазивного вида.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-25-00533, <https://rscf.ru/project/23-25-00533/>.

ACKNOWLEDGMENT

The work was carried out with the support of Russian Science Foundation grant № 23-25-00533, <https://rscf.ru/en/project/23-25-00533/>.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Campbell L.P., Luther C., Moo-Llanes D., Ramsey J.M., Danis-Lozano R., Peterson A.T. Climate change influences on global distributions of dengue and chikungunya virus vectors // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2015. V. 370. N 20140135. <https://www.doi.org/10.1098/rstb.2014.0135>
- Medlock J.M., Hansford K.M., Versteirt V., Cull B., Kampen H., Fontenille D., Hendrickx G., Zeller H., Van Bortel W., Schaffner F. An entomological review of invasive mosquitoes in Europe // *Bull Entomol Res*. 2015. V. 105. N 6. P. 637-663. <https://www.doi.org/10.1017/S0007485315000103>
- Ganushkina L.A., Tanygina E. Iu., Bezzhonova O.V., Sergiev V.P. Detection of *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. mosquitoes in the Russian Federation // *Med Parazitol (Mosk)*. 2012. N 1. C. 3-4. (In Russian)
- Ganushkina L.A., Bezzhonova O.V., Patraman I.V., Tanygina E.Iu., Sergiev V.P. Distribution of *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. and *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. mosquitoes on the Black Sea coast of the Caucasus // *Med Parazitol (Mosk)*. 2013. N 1. C. 45-46. (In Russian)
- Ganushkina L.A., Morozova L.F., Patraman I.V., Sergiev V.P. Assessment of the risk of expansion of the habitats of the mosquitoes *Aedes aegypti* L. and *Aedes albopictus* Skus. in Russia // *Med Parazitol (Mosk)*. 2014. N 4. C. 8-10. (In Russian)
- Konorov E.A., Yurchenko V.Yu., Patraman I.V., Lukashev A.N., Oyun N.Yu. The effects of genetic drift and genomic selection on differentiation and local adaptation of the introduced populations of *Aedes albopictus* in southern Russia // *PeerJ*. 2021. V. 9. P. e11776 <https://www.doi.org/10.7717/peerj.11776>
- Shaikevich E.V., Patraman I.V., Bogacheva A.S., Rakova V.M., Zelya O.P., Ganushkina L.A. Invasive mosquito species *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* on the Black Sea coast of the Caucasus: genetics (COI, ITS2), *Wolbachia* and *Dirofilaria imfections* // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018. V. 22. N 5. P. 574-585. <https://www.doi.org/10.18699/VJ18.397>
- Ganushkina L.A., Patraman I.V., Rezza G., Migliorini L., Litvinov S.K., Sergiev V.P. Detection of *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes koreicus* in the Area of Sochi, Russia // *Vector Borne Zoonotic Dis*. 2016. V. 16. N 1. P. 58-60. <https://www.doi.org/10.1089/vbz.2014.1761>
- Fedorova M.V., Shvets O.G., Yunicheva Yu.V., Medyanik I.M., Ryabova T.E., Otstavnova A.D. Dissemination of invasive Mosquito species, *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) and *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) in the South of Krasnodar region, Russia // *Problems of Particularly Dangerous Infections*. 2018. N 2. C. 101-105. (In Russian) <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-2-101-105>
- Fedorova M.V., Shvez O.G., Patraman I.V., Medyanik I.M., Otstavnova A.D., Lenshin S.V., Vyshemirsky O.I. Invasive mosquito species of the Black Sea coast of the Caucasus: current ranges. *Med Parazitol (Mosk)*. 2019. N 1. C. 47-55. (In Russian) <https://www.doi.org/10.33092/0025-8326mp2019.1.47-55>
- Gratz N.G. Critical review of the vector status of *Aedes albopictus* // *Med Vet Entomol*. 2004. V. 18. N 3. P. 215-27. <https://www.doi.org/10.1111/j.0269-283X.2004.00513.x>
- Effler P.V., Pang L., Kitsutani P. Dengue fever, Hawaii, 2001-2002 // *Emerg Infect Dis*. 2005. V. 11. N 5. P. 742-749. <https://www.doi.org/10.3201/eid1105.041063>
- Pierre V., Thiria J., Rachou E., Sissoko D., Lassalle C., Renault P. Epidémie de dengue 1 à la Réunion en 2004. *Paris. Journées de veille sanitaire*. 2005. Abstract book pp64. Available at: http://www.invs.sante.fr/publications/2005/jvs_2005/poster_13.pdf.
- Ramchurn S.K., Moheeput K., Goorah S.S. An analysis of a short-lived outbreak of dengue fever in Mauritius // *Euro Surveill*. 2009. V. 14. N 34. P. 19314. <https://www.doi.org/10.2807/ese.14.34.19314-en>
- Burt F.J., Rolph M.S., Rulli N.E., Mahalingam S., Heise M.T. Chikungunya: a re-emerging virus // *Lancet*. 2012. V. 379. N 9816. P. 662-671. [https://www.doi.org/10.1016/S0140-6736\(11\)60281-X](https://www.doi.org/10.1016/S0140-6736(11)60281-X)
- Ganushkina L.A., Morozov E.N., Patraman I.V., Vyshemirsky O.I., Agumava A.A. Assessment of risk for arbovirus infections in Russia // *Med Parazitol (Mosk)*. 2017. N 1. C. 9-14. (In Russian)
- Marzinovsky E.I. Measures against dengue fever in Russia // *Russian Journal of Tropical Medicine, Medical and Veterinary Parazitology*. 1929. V. 7. N 3. C. 162-165. (In Russian)
- Riabova T.E., Iunicheva Iu.V., Markovich N.Ia., Ganushkina L.A., Orabeĭ V.G., Sergiev V.P. Detection of *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. mosquitoes in Sochi city // *Med Parazitol (Mosk)*. 2005. N 3. C. 3-5. (In Russian)
- Yunicheva Yu.V., Ryabova T.Ye., Markovich N.Ya., Bezzhonova O.V., Ganushkina L.A. First evidence for breeding *Aedes aegypti* L. in the area of Greater Sochi and in some towns of Abkhazia // *Med Parazitol (Mosk)*. 2008. N 3. C. 40-43. (In Russian)
- Ganushkina L., Lukashev A., Patraman I., Razumeyko V., Shaikevich E. Detection of the Invasive Mosquito Species *Aedes (Stegomyia) aegypti* and *Aedes (Hulecoeteomyia) koreicus* on the Southern Coast of the Crimean Peninsula // *J Arthropod Borne Dis*. 2020. V. 14. N 3. P. 270-276. <https://www.doi.org/10.18502/jad.v14i3.4560>
- Olson J.G., Ksiazek T.G., Suhandiman, Triwibowo. Zika virus, a cause of fever in Central Java, Indonesia // *Trans R Soc Trop Med Hyg*. 1981. V. 75. no 3. P. 389-393. [https://www.doi.org/10.1016/0035-9203\(81\)90100-0](https://www.doi.org/10.1016/0035-9203(81)90100-0)

22. Yakob L., Walker T. Zika virus outbreak in the Americas: the need for novel mosquito control methods // *Lancet Glob Health*. 2016. V. 4. N 3. P. e148-e149. [https://www.doi.org/10.1016/S2214-109X\(16\)00048-6](https://www.doi.org/10.1016/S2214-109X(16)00048-6)
23. Jeffries C.L., Walker T. *Wolbachia* biocontrol strategies for arboviral diseases and the potential influence of resident *Wolbachia* strains in mosquitoes // *Curr Trop Med Rep*. 2016. V. 3. P. 20-25. <https://www.doi.org/10.1007/s40475-016-0066-2>
24. MacGilchrist A.C. *Stegomyia* Survey, Port, of Calcutta Proc. // 3rd Meeting General Malaria Comm. Madras. 18-20 Nov. 1912. Simla. 1913. P. 193-196.
25. Bhatt S., Gething P.W., Brady O.J., Messina J.P., Farlow A.W. The global distribution and burden of dengue // *Nature*. 2013. V. 496. N 7446, P. 504-547. <https://www.doi.org/10.1038/nature12060>
26. Toumanoff C. Essais Preliminaires de'intercroisement de *St. albopicta* Sk. avec. *St. argentea* Poiret. // *Bull. Soc. Med. Chr. Indochine*. 1937. V. 15. N 8. P. 964-970.
27. Toumanoff C. Nouveaux faits au sujet de l'intercroisement de *St. albopicta* Skuse avec. *St. argentea* (*S. fasciata*), Theob. // *Rev. Med. franc. Extr. Orient*. 1938. V. 17. N 4. P. 365-368.
28. Toumanoff C. Les. races geographiques de *St. fasciatus* et *St. albopictus* et leur intercroisement // *Bull. Soc. Path. exot*. 1939. V. 32. N 5. P. 505-509.
29. Bonnet D.D. The hybridization of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Hawaii // *Proceedings of Hawaii Entomology Society*. 1950. V. 14. N 1. P. 35-39.
30. Try. H.T. Essai de croisement de *St. albopicta de St. fasciata*, en espace restraints // *Bull. Soc. Path. exot*. 1939. V. 32. N 5. P. 511-513.
31. De Buck A. Kreuzungsversuche mit *Stegomyia fasciatus* Fabricius und *S. albopicta*, Skuse // *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 1942. V. 29. N 2. P. 309-312.
32. Rozeboom L.E., Kitzmiller J.B. Hybridization and speciation in mosquitoes // *Annual Reviews of Entomology*. 1959. V. 3. P. 231-248.
33. Nasci R.S., Hare S.G., Willis F.S. Interspecific mating between Louisiana strains of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in the field and laboratory // *J Am Mosq Control Assoc*. 1989. V. 5. N 3. P. 416-421.
34. Nazni W.A., Lee H.L., Dayang H.A.B., Azahari A.H. Cross-mating between Malaysian strains of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in the laboratory // *Southeast Asian J Trop Med Public Health*. 2009. V. 40. N 1. P. 40-6.
35. Thomas V., Leng Y.P. Hybridization between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Malaysia // *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*. 1973. V. 4. N 2. P. 226-230.
36. Downs W.G., Baker R.H. Experiments in crossing *Aedes (Stegomyia) aegypti* Linnaeus and *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse // *Science*. 1949. V. 109. N 2826. P. 200-201.
37. Lee H.L., Aramu M., Nazni W.A., Selvi S., Vasan S. No evidence for successful interspecific cross-mating of transgenic *Aedes aegypti* (L.) and wild type *Aedes albopictus* Skuse // *Trop Biomed*. 2009. V. 26. N 3. P. 312-9. <https://www.doi.org/10.1093/jmedent/32.4.554>.
38. Alphey L. Re-engineering the sterile insect technique // *Insect Biochem Mol Biol*. 2002. V. 32. N 10. P. 1243-1247. [https://www.doi.org/10.1016/S0965-1748\(02\)00087-5](https://www.doi.org/10.1016/S0965-1748(02)00087-5)
39. Triplet F., Lounibos L.P., Robbins D., Moran J., Nishimura N., Blosser E.M. Competitive reduction by satyriation? Evidence for interspecific mating in nature and asymmetric reproductive competition between invasive mosquito vectors // *Am. J. Trop. Med. Hyg*. 2011. V. 85. N 2. P. 265-270. <https://www.doi.org/10.4269/ajtmh.2011.10-0677>
40. Hasan T., Afrin S., Sultana A., Islam A. Asymmetrical reproductive interference between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*: Implications for coexistence // *J Vector Borne Dis*. 2024. V. 61. N 4. P. 547-554. https://www.doi.org/10.4103/JVBD.JVBD_40_24
41. Bargielowski I., Blosser E., Lounibos L.P. The Effects of interspecific courtship on the mating success of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) males // *Annals of the Entomological Society of America*. 2015. V. 108. N 4. P. 513-518. <https://doi.org/10.1093/aesa/sav037>
42. Bargielowski I., Lounibos L.P. Rapid evolution of reduced receptivity to interspecific mating in the dengue vector *Aedes aegypti* in response to satyriation by invasive *Aedes albopictus* // *EV. Ecol*. 2014. V. 28. N 1. P. 193-203. <https://www.doi.org/10.1007/s10682-013-9669-4>
43. Bargielowski I.E., Lounibos L.P. Satyriation and satyriation-resistance in competitive displacements of invasive mosquito species // *Insect Sci*. 2016. V. 23. N 2. P.162-174. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12291>
44. Klowden M.J. The check is in the male: male mosquitoes affect female physiology and behavior // *J Am Mosq Control Assoc*. 1999. V. 15. N 2. P. 213-220.
45. Leahy M.G., Craig G.B., Accessory gland substance as a stimulant for oviposition in *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* // *Mosq News*. 1965. V. 21. P. 448-452.
46. Ribeiro J.M., Spielman A. The satyr effect: a model predicting parapatry and species extinction // *Am Nat*. 1986. V. 128. P. 513 - 528.
47. Ribeiro J.M. Can satyrs control pests and vectors? // *Journal of Medical Entomology*. 1988. V. 25. N 6. P. 431-440. <https://doi.org/10.1093/jmedent/25.6.431>
48. Hobbs J.H., Hughes E.A., Eichold B.H., 2nd, Replacement of *Aedes aegypti* by *Aedes albopictus* in Mobile, Alabama // *J Am Mosq Control Asso*. 1991. V. 7. N. 3. P. 488-489.
49. O'Meara G.F., Evans L.F. Jr, Gettman A.D., Cuda J.P. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida // *J Med Entomol*. 1995. V. 32. N 4. P.554-562. <https://www.doi.org/10.1093/jmedent/32.4.554>.
50. Hawley W.A., Reiter P., Copeland R.S., Pumpuni C.B., Craig G.B. Jr. *Aedes albopictus* in North America: probable introduction in used tires from northern Asia // *Science*. 1987. V. 236. N. 4805. P. 1114-1116. <https://www.doi.org/10.1126/science.3576225>
51. Juliano, S.A., Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? // *Ecology*. 1998. V. 79. N 1. P. 255-268.
52. Juliano S.A., Lounibos L.P. Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health // *Ecol Lett*. 2005. V. 8. N 5. P. 558-574. <https://www.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00755>
53. Kaplan L., Kendell D., Robertson D., Livdahl T., Khatchikian C. *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Bermuda: extinction, invasion, invasion and extinction // *Biological Invasions*. 2010. V. 12. P. 3277-3288. <https://www.doi.org/10.1007/s10530-010-9721-z>
54. Klowden M.J., Chambers G.M. Reproductive and metabolic differences between *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* (Diptera: Culicidae) // *J Med Entomol*. 1992. V. 29. N 3. P. 467-71. <https://www.doi.org/10.1093/jmedent/29.3.467>.
55. Lounibos L.P. Competitive displacement and reduction // *J Am Mosq Control Assoc*. 2007. V. 23. N 2. P. 276-82.

56. Mitchell C., Leigh S., Alphey L., Haerty W., Chapman T. Reproductive interference and satyrization: mechanisms, outcomes and potential use for insect control // *J Pest Sci.* (2004). 2022. V. 95. N 3. P. 1023-1036. <https://www.doi.org/10.1007/s10340-022-01476-6>
57. Paton R.S., Bonsall M.B., The ecological and epidemiological consequences of reproductive interference between the vectors *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* // *J R Soc Interface.* 2019. V. 16. N 156. P. 20190270. <https://www.doi.org/10.1098/rsif.2019.0270>
58. Bargielowski I.E., Lounibos L.P., Shin D., Smartt C.T., Carrasquilla M.C., Henry A., Navarro J.C., Paupy C., Dennett J.A. Widespread evidence for interspecific mating between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in nature // *Infect Genet Evol.* 2015. V. 36. P. 456-461. <https://www.doi.org/10.1016/j.meegid.2015.08.016>
59. Giatropoulos A., Papachristos D.P., Koliopoulos G., Michaelakis A., Emmanouel N. Asymmetric mating interference between two related mosquito species: *Aedes (Stegomyia) albopictus* and *Aedes (Stegomyia) cretinus* // *PLoS One.* 2015. V. 10. N. 5. P. e0127762. <https://www.doi.org/10.1371/journal.pone.0127762>
60. Sultana A., Sunahara T., Tsurukawa C., Tuno N. Reproductive interference between *Aedes albopictus* and *Aedes flavopictus* at a place of their origin // *Med Vet Entomol.* 2021. V. 35. N 1. P. 59-67. <https://www.doi.org/10.1111/mve.12469>
61. Lounibos L.P., Juliano S.A. Where Vectors Collide: the importance of mechanisms shaping the realized niche for modeling ranges of invasive *Aedes* mosquitoes // *Biol Invasions.* 2018. V. 20. N 8. P. 1913-1929. <https://www.doi.org/10.1007/s10530-018-1674-7>
62. Bargielowski I.E., Lounibos L.P., Carrasquilla M.C. Evolution of resistance to satyrization through reproductive character displacement in populations of invasive dengue vectors // *Proc Natl Acad Sci USA.* 2013. V. 110. N 8. P. 2888-2892. <https://www.doi.org/10.1073/pnas.1219599110>
63. Zhou J., Liu S., Liu H., Xie Z., Liu L. Interspecific mating bias may drive *Aedes albopictus* displacement of *Aedes aegypti* during its range expansion // *PNAS Nexus.* 2022. V. 1. N 2. P.:pgac041. <https://www.doi.org/10.1093/pnasnexus/pgac041>
64. Weetman D., Kamgang B., Badolo A., Moyes C.L., Shearer F.M. *Aedes* mosquitoes and *Aedes*-borne arboviruses in Africa: current and future threats // *Int J Environ Res Public Health.* 2018. V. 15. N 2. P. 220. <https://www.doi.org/10.3390/ijerph15020220>
- REFERENCES**
1. Campbell L.P., Luther C., Moo-Llanes D., Ramsey J.M., Danis-Lozano R., Peterson A.T. Climate change influences on global distributions of dengue and chikungunya virus vectors. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2015, vol. 370, no. 20140135. <https://www.doi.org/10.1098/rstb.2014.0135>
2. Medlock J.M., Hansford K.M., Versteirt V., Cull B., Kampen H., Fontenille D., Hendrickx G., Zeller H., Van Bortel W., Schaffner F. An entomological review of invasive mosquitoes in Europe. *Bull Entomol Res*, 2015, vol. 105, no 6, pp. 637-663. <https://www.doi.org/10.1017/S0007485315000103>
3. Ganushkina L.A., Tanygina E.Iu., Bezzhonova O.V., Sergiev V.P. Detection of *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. mosquitoes in the Russian Federation. *Med Parazitol (Mosk)*, 2012, no. 1, pp. 3-4. (In Russian)
4. Ganushkina L.A., Bezzhonova O.V., Patraman I.V., Tanygina E.Iu., Sergiev V.P. Distribution of *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. and *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skus. mosquitoes on the Black Sea coast of the Caucasus. *Med Parazitol (Mosk)*, 2013, no. 1, pp. 45-46. (In Russian)
5. Ganushkina L.A., Morozova L.F., Patraman I.V., Sergiev V.P. Assessment of the risk of expansion of the habitats of the mosquitoes *Aedes aegypti* L. and *Aedes albopictus* Skus. in Russia. *Med Parazitol (Mosk)*, 2014, no. 4, pp. 8-10. (In Russian)
6. Konorov E.A., Yurchenko V.Yu., Patraman I.V., Lukashev A.N., Oyun N.Yu. The effects of genetic drift and genomic selection on differentiation and local adaptation of the introduced populations of *Aedes albopictus* in southern Russia. *PeerJ.* 2021. V. 9. P. e11776 <https://www.doi.org/10.7717/peerj.11776>
7. Shaikovich E.V., Patraman I.V., Bogacheva A.S., Rakova V.M., Zelya O.P., Ganushkina L.A. Invasive mosquito species *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* on the Black Sea coast of the Caucasus: genetics (COI, ITS2), *Wolbachia* and *Dirofilaria* infections. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2018, vol. 22, no. 5, pp. 574-585. <https://www.doi.org/10.18699/VJ18.397>
8. Ganushkina L.A., Patraman I.V., Rezza G., Migliorini L., Litvinov S.K., Sergiev V.P. Detection of *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Aedes koreicus* in the Area of Sochi, Russia. *Vector Borne Zoonotic Dis*, 2016, vol. 16, no. 1, pp. 58-60. <https://www.doi.org/10.1089/vbz.2014.1761>
9. Fedorova M.V., Shvets O.G., Yunicheva Yu.V., Medyanik I.M., Ryabova T.E., Otstavnova A.D. Dissemination of invasive Mosquito species, *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L., 1762) and *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse, 1895) in the South of Krasnodar region, Russia. *Problems of Particularly Dangerous Infections*, 2018, no. 2, pp. 101-105. (In Russian) <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-2-101-105>
10. Fedorova M.V., Shvez O.G., Patraman I.V., Medyanik I.M., Otstavnova A.D., Leshin S.V., Vyshemirsky O.I. Invasive mosquito species of the Black Sea coast of the Caucasus: current ranges. *Med Parazitol (Mosk)*, 2019, no. 1, pp. 47-55. (In Russian) <https://www.doi.org/10.33092/0025-8326mp2019.1.47-55>
11. Gratz N.G. Critical review of the vector status of *Aedes albopictus*. *Med Vet Entomol*, 2004, vol. 18, no. 3, pp. 215-27. <https://www.doi.org/10.1111/j.0269-283X.2004.00513.x>
12. Effler P.V., Pang L., Kitsutani P. Dengue fever, Hawaii, 2001–2002. *Emerg Infect Dis*, 2005, vol. 11, no. 5, pp. 742-749. <https://www.doi.org/10.3201/eid1105.041063>
13. Pierre V., Thiria J., Rachou E., Sissoko D., Lassalle C., Renault P. Epidémie de dengue 1 à la Réunion en 2004. Paris, Journées de veille sanitaire, 2005, Abstract book pp64. Available at: http://www.invs.sante.fr/publications/2005/jvs_2005/poster_13.pdf.
14. Ramchurn S.K., Moheput K., Goorah S.S. An analysis of a short-lived outbreak of dengue fever in Mauritius. *Euro Surveill*, 2009, vol. 14, no. 34, pp. 19314. <https://www.doi.org/10.2807/ese.14.34.19314-en>
15. Burt F.J., Rolph M.S., Rulli N.E., Mahalingam S., Heise M.T. Chikungunya: a re-emerging virus. *Lancet*, 2012, vol. 379, no. 9816, pp. 662–671. [https://www.doi.org/10.1016/S0140-6736\(11\)60281-X](https://www.doi.org/10.1016/S0140-6736(11)60281-X)
16. Ganushkina L.A., Morozov E.N., Patraman I.V., Vyshemirsky O.I., Agumava A.A. Assessment of risk for arbovirus infections in Russia. *Med Parazitol (Mosk)*, 2017, no. 1, pp. 9-14. (In Russian)

17. Marzinovsky E.I. Measures against dengue fever in Russia. *Russian Journal of Tropical Medicine, Medical and Veterinary Parasitology*, 1929, vol. 7, no. 3, pp. 162-165. (in Russian)
18. Riabova T.E., Lunicheva Iu.V., Markovich N.Ia., Ganushkina L.A., Orabeĭ V.G., Sergiev V.P. Detection of *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. mosquitoes in Sochi city. *Med Parazitol (Mosk)*, 2005, no. 3, pp. 3-5. (In Russian)
19. Yunicheva Yu.V., Ryabova T.Ye., Markovich N.Ya., Bezzhonova O.V., Ganushkina L.A. First evidence for breeding *Aedes aegypti* L. in the area of Greater Sochi and in some towns of Abkhazia. *Med Parazitol (Mosk)*, 2008, no. 3, pp. 40-43. (In Russian)
20. Ganushkina L., Lukashev A., Patraman I., Razumeyko V., Shaikovich E. Detection of the Invasive Mosquito Species *Aedes (Stegomyia) aegypti* and *Aedes (Hulecoeteomyia) koreicus* on the Southern Coast of the Crimean Peninsula. *J Arthropod Borne Dis*, 2020, vol. 14, no. 3, pp. 270-276. <https://www.doi.org/10.18502/jad.v14i3.4560>
21. Olson J.G., Ksiazek T.G., Suhandiman, Triwibowo. Zika virus, a cause of fever in Central Java, Indonesia. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1981, vol. 75, no 3, pp. 389-393. [https://www.doi.org/10.1016/0035-9203\(81\)90100-0](https://www.doi.org/10.1016/0035-9203(81)90100-0)
22. Yakob L., Walker T. Zika virus outbreak in the Americas: the need for novel mosquito control methods. *Lancet Glob Health*, 2016, vol. 4, no. 3, pp. e148-e149. [https://www.doi.org/10.1016/S2214-109X\(16\)00048-6](https://www.doi.org/10.1016/S2214-109X(16)00048-6)
23. Jeffries C.L., Walker T. *Wolbachia* biocontrol strategies for arboviral diseases and the potential influence of resident *Wolbachia* strains in mosquitoes. *Curr Trop Med Rep*, 2016, vol. 3, pp. 20-25. <https://www.doi.org/10.1007/s40475-016-0066-2>
24. MacGilchrist A.C. *Stegomyia* Survey, Port, of Calcutta Proc. 3rd Meeting General Malaria Comm. Madras, 18-20 Nov, 1912. Simla, 1913, pp. 193-196.
25. Bhatt S., Gething P.W., Brady O.J., Messina J.P., Farlow A.W. The global distribution and burden of dengue. *Nature*, 2013, vol. 496, no. 7446, pp. 504-547. <https://www.doi.org/10.1038/nature12060>
26. Toumanoff C. Essais Preliminaires de'intercroisement de *St. albopicta* Sk. avec. *St. argentea* Poirer. *Bull. Soc. Med. Chr. Indochine*, 1937, vol. 15, no. 8, pp. 964-970.
27. Toumanoff C. Nouveaux faits au sujet de l'intercroisement de *St. albopicta* Skuse avec. *St. argentea (S. fasciata)*, Theob. *Rev. Med. franc. Extr. Orient*, 1938, vol. 17, no. 4, pp. 365-368.
28. Toumanoff C. Les. races geographiques de *St. fasciatus* et *St. albopictus* et leur intercroisement. *Bull. Soc. Path. exot*, 1939, vol. 32, no. 5, pp. 505-509.
29. Bonnet D.D. The hybridization of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Hawaii. *Proceedings of Hawaii Entomology Society*, 1950, vol. 14, no. 1, pp. 35-39.
30. Try. H.T. Essai de croisement de *St. albopicta* de *St. fasciata*, en espace restraint. *Bull. Soc. Path. exot*, 1939, vol. 32, no. 5, pp. 511-513.
31. De Buck A. Kreuzungsversuche mit *Stegomyia fasciatus* Fabricius und *S. albopicta*, Skuse. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 1942, vol. 29, no. 2, pp. 309-312.
32. Rozeboom L.E., Kitzmiller J.B. Hybridization and speciation in mosquitoes. *Annual Reviews of Entomology*, 1959, vol. 3, pp. 231-248.
33. Nasci R.S., Hare S.G., Willis F.S. Interspecific mating between Louisiana strains of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* in the field and laboratory. *J Am Mosq Control Assoc*, 1989, vol. 5, no. 3, pp. 416-21.
34. Nazni W.A., Lee H.L., Dayang H.A.B., Azahari A.H. Cross-mating between Malaysian strains of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in the laboratory. *Southeast Asian J Trop Med Public Health*, 2009, vol. 40, no. 1, pp. 40-6.
35. Thomas V., Leng Y.P. Hybridization between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Malaysia. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 1973, vol. 4, no. 2, pp. 226-230.
36. Downs W.G., Baker R.H. Experiments in crossing *Aedes (Stegomyia) aegypti* Linnaeus and *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse. *Science*, 1949, vol. 109, no. 2826, pp. 200-201.
37. Lee H.L., Aramu M., Nazni W.A., Selvi S., Vasan S. No evidence for successful interspecific cross-mating of transgenic *Aedes aegypti* (L.) and wild type *Aedes albopictus* Skuse. *Trop Biomed*, 2009, vol. 26, no. 3, pp. 312-319.
38. Alphey L. Re-engineering the sterile insect technique. *Insect Biochem Mol Biol*, 2002, vol. 32, no. 10, pp. 1243-1237. [https://www.doi.org/10.1016/s0965-1748\(02\)00087-5](https://www.doi.org/10.1016/s0965-1748(02)00087-5)
39. Triplet F., Lounibos L.P., Robbins D., Moran J., Nishimura N., Blosser E.M. Competitive reduction by satyriation? Evidence for interspecific mating in nature and asymmetric reproductive competition between invasive mosquito vectors. *Am. J. Trop. Med. Hyg*, 2011, vol. 85, no. 2, pp. 265-270. <https://www.doi.org/10.4269/ajtmh.2011.10-0677>
40. Hasan T., Afrin S., Sultana A., Islam A. Asymmetrical reproductive interference between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*: Implications for coexistence. *J Vector Borne Dis*, 2024, vol. 61, no. 4, pp. 547-554. https://www.doi.org/10.4103/JVBD.JVBD_40_24
41. Bargielowski I., Blosser E., Lounibos L.P. The Effects of interspecific courtship on the mating success of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) males. *Annals of the Entomological Society of America*, 2015, vol. 108, no. 4, pp. 513-518. <https://doi.org/10.1093/aesa/sav037>
42. Bargielowski I., Lounibos L.P. Rapid evolution of reduced receptivity to interspecific mating in the dengue vector *Aedes aegypti* in response to satyriation by invasive *Aedes albopictus*. *Evol. Ecol*, 2014, vol. 28, no. 1, pp. 193-203. <https://www.doi.org/10.1007/s10682-013-9669-4>
43. Bargielowski I.E., Lounibos L.P. Satyriation and satyriation-resistance in competitive displacements of invasive mosquito species. *Insect Sci*, 2016, vol. 23, no. 2, pp.162-174. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12291>
44. Klowden M.J. The check is in the male: male mosquitoes affect female physiology and behavior. *J Am Mosq Control Assoc*, 1999, vol. 15, no. 2, pp. 213-220.
45. Leahy M.G., Craig G.B., Accessory gland substance as a stimulant for oviposition in *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. *Mosq News*, 1965, vol. 21, pp. 448-452.
46. Ribeiro J.M., Spielman A. The satyr effect: a model predicting parapatry and species extinction. *Am Nat*, 1986, vol. 128, pp. 513 - 528.
47. Ribeiro J.M. Can satyrs control pests and vectors? *Journal of Medical Entomology*, 1988, vol. 25, no. 6, pp. 431-440. <https://doi.org/10.1093/jmedent/25.6.431>
48. Hobbs J.H., Hughes E.A., Eichold B.H., 2nd, Replacement of *Aedes aegypti* by *Aedes albopictus* in Mobile, Alabama. *J Am Mosq Control Asso*, 1991, vol. 7, no. 3, pp. 488-4889.
49. O'Meara G.F., Evans L.F. Jr, Gettman A.D., Cuda J.P. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. *J Med Entomol*, 1995, vol. 32,

- no. 4, pp. 554-562.
<https://www.doi.org/10.1093/jmedent/32.4.554>.
50. Hawley W.A., Reiter P., Copeland R.S., Pumpuni C.B., Craig G.B. Jr. *Aedes albopictus* in North America: probable introduction in used tires from northern Asia. *Science*, 1987, vol. 236, no. 4805, pp.1114-1116.
<https://www.doi.org/10.1126/science.3576225>
51. Juliano S.A. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? *Ecology*, 1998, vol. 79, no. 1, pp. 255-268.
52. Juliano S.A., Lounibos L.P. Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecol Lett*, 2005, vol. 8, no. 5, pp. 558-74.
53. Kaplan L., Kendell D., Robertson D., Livdahl T., Khatchikian C. *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Bermuda: extinction, invasion, invasion and extinction. *Biological Invasions*, 2010, vol. 12, pp. 3277-3288.
54. Klowden M.J., Chambers G.M. Reproductive and metabolic differences between *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol*, 1992, vol. 29, no. 3, pp. 467-71.
55. Lounibos L.P. Competitive displacement and reduction. *J Am Mosq Control Assoc*, 2007, vol. 23, no. 2 Suppl, pp. 276-82.
56. Mitchell C., Leigh S., Alphey L., Haerty W., Chapman T. Reproductive interference and Satyrization: mechanisms, outcomes and potential use for insect control. *J Pest Sci (2004)*, 2022, vol. 95, no. 3, pp. 1023-1036.
57. Paton R.S, Bonsall M.B. The ecological and epidemiological consequences of reproductive interference between the vectors *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. *J R Soc Interface*, 2019, vol. 16, no. 156, pp. 20190270.
58. Bargielowski I.E., Lounibos L.P., Shin D., Smartt C.T., Carrasquilla M.C., Henry A., Navarro J.C., Paupy C., Dennett J.A. Widespread evidence for interspecific mating between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in nature. *Infect Genet Evol*, 2015, vol. 36, pp. 456-461.
59. Giatropoulos A., Papachristos D.P., Koliopoulos G., Michaelakis A., Emmanouel N. Asymmetric mating interference between two related mosquito species: *Aedes (Stegomyia) albopictus* and *Aedes (Stegomyia) cretinus*. *PLoS One*, 2015, vol. 10, no. 5, pp. e0127762.
<https://www.doi.org/10.1371/journal.pone.0132862>
60. Sultana A., Sunahara T., Tsurukawa C., Tuno N. Reproductive interference between *Aedes albopictus* and *Aedes flavopictus* at a place of their origin. *Med Vet Entomol*, 2021, vol. 35, no. 1, pp. 59-67.
<https://www.doi.org/10.1111/mve.12469>.
61. Lounibos L.P., Juliano S.A. Where Vectors Collide: The importance of mechanisms shaping the realized niche for modeling ranges of invasive *Aedes* mosquitoes. *Biol Invasions*, 2018, vol. 20, no. 8, pp. 1913-1929.
<https://www.doi.org/10.1007/s10530-018-1674-7>.
62. Bargielowski I.E., Lounibos L.P., Carrasquilla M.C. Evolution of resistance to satyrization through reproductive character displacement in populations of invasive dengue vectors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, vol. 110, no. 8, pp. 2888-2892.
63. Zhou J., Liu S., Liu H., Xie Z., Liu L. Interspecific mating bias may drive *Aedes albopictus* displacement of *Aedes aegypti* during its range expansion. *PNAS Nexus*, 2022, vol. 1, no. 2, pp. pgac041.
<https://www.doi.org/10.1093/pnasnexus/pgac041>
64. Weetman D., Kamgang B., Badolo A., Moyes C.L., Shearer F.M. *Aedes* mosquitoes and *Aedes*-borne arboviruses in Africa: current and future threats. *Int J Environ Res Public Health*, 2018, vol. 15, no. 2, pp. 220.
<https://www.doi.org/10.3390/ijerph15020220>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Надежда Ю. Оюн осуществила поиск и анализ литературных источников. Надежда Ю. Оюн и Герман А. Шипулин сформировали выводы. Оба автора в равной степени участвовали в написании рукописи и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Nadezhda Yu. Oyun carried out the search and analysis of literary sources. Nadezhda Yu. Oyun and German A. Shipulin formed conclusions. Both authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Надежда Ю. Оюн / Nadezhda Yu. Oyun <https://orcid.org/0000-0001-9279-4386>
 Герман А. Шипулин / German A. Shipulin <https://orcid.org/0000-0002-3668-6601>