

Н. В. Хелевин

**ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ВОЗНИКНОВЕНИЕ
ЭМБРИОНАЛЬНОЙ ДИАПАУЗЫ И НА КОЛИЧЕСТВО ПОКОЛЕНИЙ
У *AËDES CASPIUS DORSALIS* MG. (DIPTERA, CULICIDAE)
В ТЕЧЕНИЕ СЕЗОНА**

[N. V. CHELEVIN. THE EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE
EMBRYONIC DIAPAUSE AND ON THE NUMBER OF GENERATIONS DURING ONE SEASON
IN *AËDES CASPIUS DORSALIS* MG. (DIPTERA, CULICIDAE)]

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ
ДИАПАУЗЫ У *AËDES CASPIUS DORSALIS* MG.**

Рядом лабораторных опытов и наблюдений в природе нами было доказано наличие осенней эмбриональной диапаузы у *Aëdes caspius dorsalis* Mg. (Хелевин, 1946). Однако при изучении сезонности отрождения личинок из яиц мы заметили, что полный охват яиц эмбриональной диапаузой в одни годы наблюдается в кладках последних чисел августа, в другие — в кладках первых чисел сентября (1947, 1949, 1950 гг.). Годы, в которые наблюдалось отрождение личинок из небольшого количества яиц, отложенных в сентябре, отличались более теплой осенью (август—первая половина сентября) или яйцекладки находились в комнате, хорошо освещаемой солнцем (1950 г.). Следовательно, развитие диапаузы зависит от внешних условий. Однако этот вывод показался нам мало аргументированным, требующим для своего обоснования более убедительного фактического материала. Мы рассуждали следующим образом: если развитие диапаузы у *Aë. caspius dorsalis* зависит от естественного осеннего понижения температуры, то, создав искусственно повышенную летнюю температуру, можно предотвратить развитие диапаузы. Чтобы проверить это предположение, пойманных в сентябре 1949 г. в естественных условиях самок *Aë. caspius dorsalis*, находящихся на последних стадиях гонотрофического цикла, мы помещали в термостаты с температурой 25 и 30° С. Самки в условиях термостатов завершали гонотрофический цикл и откладывали яйца, которые развивались в условиях сравнительно высоких летних температур. Затем полученные яйцекладки затапливались водой. Ежедневно отрождавшиеся личинки вылавливались и подсчитывались. Результаты поставленного опыта сведены в табл. 1.

Из этой таблицы видно, что яйца сентябрьских кладок, полученные в условиях термостата, сразу после затопления дают дружное отрождение личинок. Отрождение личинок в термостате, где температура равнялась 30° С, приближается к летнему типу, при этом сохраняется асинхронность в отрождении личинок из яиц. Отрождение личинок из яйцекладок, полученных в термостате с температурой 25° С, было менее дружным. Это наглядно можно видеть на примере отрождения из яйцекладок №№ 100 и 102. В этих кладках налицо явная задержка в отрождении личинок из яиц.

Таблица 1

Отрождение личинок из сентябрьских яйцекладок *Ae. caspius dorsalis*, полученных в условиях термостата

№№ яйце- кладок	Число отло- жен- ных яиц	Дата яйце- кладки	Дата затоп- ления	Отродилось личинок						
				до 1 X	ок- тябрь	но- ябрь	де- кабрь	в после- дующие месяцы	всего	% отрож- дения
I — температура 30° С										
92	234	5 IX	19 IX	207	12	0	0	0	219	93.6
93	169	5 IX	19 IX	99	9	10	30	0	148	87.6
127	188	12 IX	19 IX	184	0	0	0	0	184	97.9
129	94	12 IX	19 IX	78	1	0	0	0	79	84.0
130	162	12 IX	19 IX	153	0	0	0	0	153	94.4
140	106	14 IX	19 IX	64	2	8	1	2	77	72.6
Итого	953	—	—	685	24	18	31	2	860	90.2
II — температура 25° С										
95	86	7 IX	19 IX	48	23	0	1	0	72	83.7
100	108	7 IX	19 IX	1	8	32	41	4	86	79.6
102	142	8 IX	19 IX	12	51	20	26	3	112	78.9
136	178	14 IX	19 IX	146	4	6	1	0	157	88.2
137	152	14 IX	19 IX	133	0	9	1	0	143	94.1
138	115	14 IX	19 IX	105	1	0	4	0	110	95.6
144	98	15 IX	19 IX	56	12	3	0	0	71	72.4
Итого	879	—	—	501	99	70	74	7	751	85.4

Таким образом, яйца осенних кладок *Ae. caspius dorsalis*, полученные в условиях искусственно созданных летних температур, при дальнейшем содержании в этих условиях развиваются без диапаузы. Однако даже при относительно высокой температуре в 25° С имеет место задержка в развитии части яиц в некоторых кладках. Это заставляет нас сделать предварительный вывод, что диапауза *Ae. caspius dorsalis* в осенних кладках, в процессе эволюции вида, получила наследственное закрепление, но каждый раз в онтогенезе она развивается в зависимости от тех условий, под влиянием которых она возникла в процессе истории развития вида. Для предотвращения развития диапаузы у яиц осенних кладок *Ae. caspius dorsalis* требуются более высокие, чем среднелетние температуры, при которых происходит нормальное развитие и отрождение личинок из яиц летних кладок. (Средние температуры в июне, июле, по данным метеорологической станции, даже на протяжении отдельных декад, как правило, не достигают 25° С, а среднемесячные температуры 20° С. Однако максимальные температуры нередко выше 30° С). Из разобранной серии опытов можно сделать вывод, что развитие диапаузы у сентябрьских яиц *Ae. caspius dorsalis* зависит от условий окружающей среды (температуры) и что, изменяя условия, мы можем предотвратить развитие диапаузы, но эта серия опытов не дает ответа, на какой стадии развивающегося организма создаются условия для возникновения диапаузы.

Проведенное нами ранее вскрытие диапаузирующих яиц (Хелевин, 1946) показало, что в яйцах находятся сформированные личинки. Однако это еще не позволяет утверждать, что диапауза предопределяется на последней стадии эмбрионального развития. Возможно, что пониженная температура, действуя на развивающиеся яйца еще в половых железах, определяет возникновение диапаузы или влияет на ранние стадии эм-

бриогенеза, придавая развитию определенный характер. Предыдущая серия опытов не в состоянии ответить на поставленные вопросы. Для решения вопроса о том, на какую стадию эмбрионального развития влияет температура (осенняя), приводящая к развитию 'диапаузы, в состоянии которой находится заключенная в скорлупе личинка, мы поставили другой опыт. 7 яйцекладок *Aë. caspius dorsalis*, полученных в условиях лаборатории в сентябре 1949 г., мы разделили на две группы. Одна часть каждой яйцекладки содержалась в лаборатории, другая ставилась в термостат. Температура в термостатах, как и в предшествующем опыте, равнялась 25° и 30° С. Одни группы яиц помещались в термостат через несколько часов после кладки, другие же предварительно выдерживались в лаборатории от двух до шести суток, а затем помещались в термостат. Отродившиеся после затопления в обеих группах личинки ежедневно подсчитывались. Цифровые данные, характеризующие указанную серию опытов, сведены в табл. 2 и 3.

Таблица 2

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* из яиц с неразвившейся диапаузой, отложенных в условиях лаборатории и помещенных на разных стадиях эмбрионального развития в термостат

№№ яйце- кладок	Число яиц, взятых под опыт	Дата яйце- кладки	Дата по- меще- ния в тер- мостат	Дата за- топ- ления	Отродилось личинок						% отрож- дения
					до 1 X	октябрь	ноябрь	декабрь	в после- дующие месяцы	всего	
I — температура 30° С											
133	127	14 IX	14 IX	19 IX	125	0	0	0	0	125	98.4
149	91	17 IX	23 IX	27 IX	83	4	1	0	0	88	96.7
153	48	17—18 IX	23 IX	27 IX	39	2	0	0	0	41	85.0
157	56		20 IX	23 IX	27 IX	49	2	1	0	0	52
Итого	322	—	—	—	296	8	2	0	0	306	95.0
II — температура 25° С											
135	92	14 IX	14 IX	19 IX	61	8	8	3	4	84	91.3
155	87	19 IX	23 IX	27 IX	76	5	0	4	0	85	97.7
158	106	21 IX	23 IX	27 IX	58	17	16	0	2	93	87.7
Итого	285	—	—	—	195	30	24	7	6	262	91.9

Из табл. 2, как и из предшествующей серии опытов, ясно, что эмбриональную диапаузу у *Aë. caspius dorsalis* можно предотвратить и что отрождение личинок из яиц при температуре 30° С происходит более дружно, чем при температуре 25° С. Однако в группе кладок, помещенных в термостат с температурой 25° С, хотя и наблюдалась большая растянутость периода отрождения, чем в кладках, которые содержались при температуре 30° С, но все же здесь наблюдать яйцекладки с ясно выраженной задержкой в отрождении личинок, как и в предыдущем опыте, нам не удалось. Очевидно, это объясняется простой случайностью, так как в термостат, отрегулированный на температуру, равную 25° С, было поставлено в данной серии опытов незначительное количество яйцекладок — всего 3 кладки.

Поставленные опыты показывают, что диапауза в яйцах *Aë. caspius dorsalis* развивается не в результате воздействия пониженных темпера-

Таблица 3

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* из сентябрьских кладок 1949 г. в условиях лаборатории

№№ яйце- кладок	Число яиц, взятых под опыт	Дата яйце- кладки	Дата затоп- ления	Отродилось личинок						
				до 1 X	октябрь	ноябрь	декабрь	в после- дующие месяцы	всего	% отрож- дения
133	100	14 IX	19 IX	0	0	1	3	72	76	76.0
149	91	17 IX	27 IX	0	0	0	1	58	59	64.8
153	48	17—18 IX	27 IX	0	0	0	0	37	37	77.1
157	56	20 IX	27 IX	0	0	0	0	46	46	82.1
Итого	295	—	—	0	0	1	4	213	218	73.9
135	92	14 IX	19 IX	0	0	0	4	69	73	79.3
155	87	19 IX	27 IX	0	0	0	0	71	71	81.6
158	106	21 IX	27 IX	0	0	0	1	79	80	75.5
Итого	285	—	—	0	0	0	5	119	224	78.6

тур на материнский организм на последних стадиях гонотрофического цикла или развивающиеся в этот период времени в половых железах яйцекладки. Она может быть предотвращена даже в кладках, которые в течение 6 суток содержались в условиях лаборатории, т. е. в условиях, вполне благоприятных для развития диапаузы. К этому времени в яйцах, как показали контрольные вскрытия, уже начинают формироваться личинки (при средней температуре в лаборатории в 15.6°C).

Сопоставляя материалы, приведенные в табл. 2 и 3, легко прийти к выводу, что в диапаузу впадает личинка, заключенная в скорлупе яйца. Условия, при которых происходит завершающая часть эмбрионального развития, определяют возникновение диапаузы. Температура, при которой происходит предшествующее эмбриональное развитие, не имеет существенного влияния на задержку отрождения личинок из яиц. Развивающийся организм комара на разных стадиях своего развития по-разному реагирует на одни и те же внешние факторы. Одна и та же яйцекладка (например, № 149), отложенная и содержащаяся в течение 6 суток в условиях, благоприятных для развития диапаузы, даст различный характер отрождения личинок из яиц в зависимости от температурных условий последующего развития. В одной части яйцекладки № 149 (в термостате) уже 27 IX 1949, через 3—4 часа после затопления водой, появились отдельные личинки, а к 28 IX в ней отродилось 69 личинок. В другой группе яиц этой же кладки, которая содержалась в условиях лаборатории, развилась хорошо выраженная диапауза, и первая личинка в ней появилась только в последней декаде декабря.

Специальными опытами нами установлено, что если яйцекладку выдержать в условиях лаборатории в течение 11 суток, то в яйцах разовьется диапауза, и помещение яйцекладки в термостат уже не даст сколько-нибудь значительного отрождения личинок в первые 20—30 дней пребывания кладки в термостате. Таким образом, сопоставляя две упомянутые серии опытов, можно с большой долей вероятности утверждать, что диапауза в сентябрьских яйцах *Aë. caspius dorsalis* развивается в условиях лаборатории в промежутке времени между 6 и 11 днями (при средней температуре $15.6\text{—}16.8^{\circ}\text{C}$).

При изучении осенней эмбриональной диапаузы у *Aë. caspius dorsalis* мы обратили внимание на следующие вопросы:

- 1) возможность отрождения личинок из осенних яиц с предотвращенной диапаузой в условиях пониженных температур;
- 2) способность к вторичному развитию прерванной диапаузы.

Для изучения этих вопросов был поставлен специальный опыт. 5 самок *Aë. caspius dorsalis*, пойманных на различных стадиях гонотрофического цикла методом кошения в середине сентября 1949 г., были помещены в термостат с температурой 30° С. Самки 16—18 IX отложили яйца. 23 IX из каждой яйцекладки взято по 20 яиц, которые были затоплены водой. Последовало отрождение личинок. В среднем из взятой пробы яиц в течение 2 дней отродилось 74% личинок. Это дало нам основание считать, что развитие диапаузы предотвращено. 25 IX яйцекладки взяты из термостата и поставлены для дальнейшего содержания в условиях лаборатории. Средняя температура воздуха в лаборатории равнялась 17.2° С. В этих условиях яйцекладки содержались в течение 12 суток, затем они были затоплены водой. Последовало отрождение небольшого количества личинок. Из 539 яиц отродилось 33 личинки, т. е. 6.1% (табл. 4).

Таблица 4

Влияние пониженной температуры на процесс отрождения личинок *Aë. caspius dorsalis* из яиц осенних кладок с предотвращенной диапаузой

Первый период содержания в термостате (температура 30°)			Период содержания в лаборатории (средняя температура воздуха 17.2°, воды 14.2°)				Второй период содержания в термостате (температура 30°)					
число отложенных яиц	отрождение личинок из пробы яиц		продолжительность содержания в лаборатории до затопления (в сутках)	продолжительность содержания в лаборатории после затопления (в сутках)	число отродившихся личинок	% отрождения	отродилось личинок					
	число яиц	число отродившихся личинок					октябрь		ноябрь	в последующие месяцы	всего	% отрождения
							до 20 X	с 20 по 31 X				
639	100	74	12	7	33	6.1	3	126	182	39	350	69.1

Отрождение личинок наблюдалось только в первые 2 дня после затопления; в дальнейшем оно совершенно прекратилось (температура воды в лаборатории равнялась 14.2° С). Следовательно, задержка в развитии была полностью устранена лишь у небольшого числа яиц (6.1%). Однако из поставленного опыта еще нельзя сделать вывод, что устраненная диапауза возобновилась. Возможно, что причиной, препятствующей вылуплению личинок, является высокий температурный порог отрождения из яиц осенних кладок. Поэтому, убедившись в том, что дальнейшего отрождения личинок из яиц в условиях лаборатории не происходит даже при сменах воды, мы 14 X 1949 все яйцекладки поставили вновь в термостат. В первые дни при температуре 30° С отродились лишь единичные личинки (табл. 4). После смены воды 20 X произошло массовое отрождение личинок, которое продолжалось

не только в последней декаде октября, но и в ноябре (вода неоднократно менялась). В третьей декаде октября отродилось 24.9% личинок, а в ноябре 36%. В декабре отрождение было уже незначительным (5.7%), а в январе 1950 г. — 1.8%. Одна личинка в кладке № 151 отродилась только 4 III 1950 г. Таким образом, отрождение личинок из основной массы яиц возобновилось не сразу после возвращения в термостат. Большинство личинок отродилось из яиц только в ноябре (36%), а вылупление личинок из 7.7% яиц падает на более позднее время. Поэтому отмеченную задержку в развитии нельзя отождествлять с состоянием оцепенения.

Физиологические процессы, обеспечивающие задержку в развитии, в какой-то мере способны к своему возобновлению при понижении температуры. Это явление наблюдается только у яиц, в которых развитие диапаузы предотвращено действием высокой температуры, а не у особей, нормально закончивших процесс реактивации. Следует указать, что в опытах с помещением диапаузирующих яиц в термостат интенсивное отрождение личинок начиналось только через 20 дней после пребывания при температуре 30°, а в опытах с яйцами, у которых диапауза в свое время была предотвращена, оно началось через 6 суток (табл. 4). Одновременно необходимо напомнить, что содержание яиц с неразвитой диапаузой в термостате (температура 30°C) приводит к отрождению основной массы личинок в течение первой декады или даже нескольких дней (табл. 1 и 2).

Совершенно очевидно, что продолжительность задержки отрождения из яиц, в которых в той или иной мере восстановилась предотвращенная диапауза, представляет нечто среднее между характером отрождения личинок из диапаузирующих яиц при высокотемпературном содержании и отрождением личинок из яиц с предотвращенной диапаузой при той же температуре.

Очевидно, это свойство осенних яиц *Ae. caspius dorsalis* имеет значение для жизни комаров. В немногие теплые осенние дни диапауза у значительной части яиц могла бы не развиваться. В последующий затем холодный, но дождливый период вылупилась бы масса обреченных на гибель личинок.

Дополнением к опытам с сентябрьскими кладками является анализ отрождения личинок из яиц, отложенных во второй половине августа.

Было установлено, что средний процент личинок, вылупившихся из яиц во второй половине августа, в течение ряда лет колебался в пределах от 6.7 до 19.2%. Отрождаемость личинок из яиц в отдельных кладках резко отличается. В одних случаях она приближается к летнему проценту отрождения, в других — равняется нулю. Одновременно нетрудно заметить и тенденцию к падению отрождаемости из кладок второй половины августа по мере приближения к сентябрю. Создается впечатление, что количество яиц в кладках, находящихся в состоянии диапаузы, постепенно нарастает, что в каждой кладке, или, точнее, в большинстве кладок, яйца имеют двух родов: одни активные, способные к отрождению, другие — находящиеся в состоянии диапаузы. Однако, применяя этот метод изучения, мы были в состоянии констатировать факт, но не объяснить его, показать статистические закономерности в узко конкретных условиях, но не выяснить причинные связи в этом явлении. Когда речь шла об отрождении из летних или сентябрьских яйцекладок, то этот метод давал вполне определенные и правильные результаты. Применение же его к яйцекладкам второй половины августа могло послужить основанием к неверному утверждению, что эти кладки представляют летне-осеннюю смесь яиц и что чем позже во второй половине августа будет получена яйцекладка, тем выше в ней процент неактивных яиц.

Порочность применяемого метода была вскрыта совершенно случайно. Из одной яйцекладки, полученной 20 VIII 1946, было взято 10 яиц. Эти

яйца 26 VIII 1946 были затоплены водой. На следующий день отродилось 8 личинок, а через день еще 1 личинка. Учитывая высокую отрождаемость, мы решили эту яйцекладку сохранить для других опытов. 17 IX эта яйцекладка была затоплена водой и к нашему удивлению совершенно не дала отрождения личинок из яиц. Первые личинки из этой кладки отродились лишь в декабре. Было совершенно очевидно, что основная масса яиц, затопленных 17 IX, находилась в состоянии диапаузы. Встал вопрос, почему в первой группе яиц, затопленных 26 VIII, был высокий процент отрождения, а во второй группе яиц этой же кладки, затопленной 17 IX, он равнялся нулю до декабря 1946 г.? На этот вопрос могло быть два ответа:

1) случайно были взяты активные, не находящиеся в состоянии диапаузы яйца;

2) яйцекладки второй половины августа обладают свойством при понижении температуры впадать в состояние диапаузы.

Этот вопрос мы решили изучить осенью 1947 г. Во второй половине августа 1947 г. было получено 6 яйцекладок *Aë. caspius dorsalis*. Каждая из этих яйцекладок была разделена на 2 равные части. Обе части яиц содержались в условиях лаборатории. Одна из них была затоплена водой 16 сентября, другая — через 6 дней после кладки. (Результаты опыта сведены в табл. 5).

Таблица 5

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* из яйцекладок второй половины августа при разных сроках затопления

№№ яйце- кладок	Число яиц, взя- тых под опыт	Дата яйце- кладки	Дата затоп- ления	Отродилось личинок								
				до 1 IX	декады сентября			октябрь	ноябрь	в после- дующие месяцы	всего	% отрож- дения
					I	II	III					
113	77	18 VIII	24 VIII	16	4	0	0	0	11	32	63	83.1
114	119	18 VIII	24 VIII	23	11	0	0	0	6	52	92	77.3
115	96	19 VIII	25 VIII	12	0	0	0	1	4	61	78	81.2
116	63	20 VIII	26 VIII	1	0	0	0	0	0	53	54	86.7
118	74	20 VIII	26 VIII	0	0	0	0	0	2	50	52	70.3
119	59	20 VIII	26 VIII	4	0	0	0	0	1	38	43	72.9
Итого	488	—	—	56	15	0	0	1	24	286	382	78.3
113	77	18 VIII	16 IX	—	—	0	0	0	15	42	57	74.0
114	119	18 VIII	16 IX	—	—	1	0	0	5	88	94	78.9
115	96	19 VIII	16 IX	—	—	0	0	0	3	69	72	75.0
116	63	20 VIII	16 IX	—	—	0	0	0	4	50	54	86.7
118	74	20 VIII	16 IX	—	—	0	0	0	2	47	49	66.2
119	59	20 VIII	16 IX	—	—	0	0	0	1	49	50	84.7
Итого	488	—	—	—	—	1	0	0	30	345	376	77.0

В первой части таблицы размещены данные, относящиеся к группе яиц, затопленных водой через 6 дней после кладки, когда температура в лаборатории была еще относительно высокой (средняя температура воздуха 21.2° С, средняя температура воды 20.7° С). В этот период времени в ряде кладок произошло частичное отрождение личинок. Всего до 1 IX 1947 отродилось 56 личинок, т. е. 14.6% от числа яиц, давших отрождение до 1 VI 1948 г. Отрождение личинок в двух кладках продол-

жалось и в первые дни сентября. Отродилось еще 15 личинок. Таким образом, диапауза не развилась у 18.6% яиц.

Результаты этого опыта вполне согласуются с материалами, приведенными в табл. 1 и 2, когда, получая кладки в термостате при температуре 25—30° С или помещая их на разных стадиях эмбрионального развития в термостат, нам удавалось предотвратить развитие диапаузы в яйцах. В данном случае температура в лаборатории была ниже, чем в предыдущих опытах, но и результаты получились далеко не тождественные. Уже во второй декаде сентября отрождение личинок из яиц *Aë. caspius dorsalis* прекратилось и не наблюдалось практически в течение 50 дней, т. е. до ноября. Развитие диапаузы в оставшейся части яиц стало очевидным.

Из сопоставления данных, приведенных в первой части табл. 5, с материалом табл. 1 и 2 вытекает два вывода:

1) яйца *Aë. caspius dorsalis* из кладок второй половины августа качественно не отличаются от сентябрьских яиц;

2) отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* из яиц осенних кладок возрастает с повышением температур.

Вывод о том, что яйца из кладки второй половины августа качественно не отличаются от сентябрьских яиц, находит свое подтверждение в опытах, данные которых приведены во второй части табл. 5. Совершенно тождественная группа яиц, взятая из тех же кладок, которые дали частичное отрождение в конце августа и первых числах сентября, не заливались водой до 16 IX 1947 и сохранялась в условиях лаборатории на сырой фильтровальной бумаге. Это исключило отрождение личинок при относительно благоприятных температурных условиях и поставило яйцекладки второй половины августа, в части воздействия пониженных температур, в относительно близкие условия к сентябрьским яйцекладкам. Следует при этом отметить, что эти условия нельзя назвать тождественными, так как яйца сентябрьских кладок никогда не подвергались воздействию повышенных (по сравнению с сентябрьскими) температур третьей декады августа. Поэтому условия становления диапаузы в яйцах, отложенных во второй половине августа, и в сентябрьских кладках несколько отличались. Различие в условиях, однако, не помешало развитию диапаузы к 16 сентября у подавляющего большинства яиц (сразу после затопления отродилась только 1 личинка). Отрождение личинок из яиц в этой группе началось в ноябре и достигало своего максимума в декабре и январе. Сравнение результатов этих опытов с отрождением личинок *Aë. caspius dorsalis* из сентябрьских кладок 1947 г. в тех же условиях показывает на некоторые, хотя и несущественные, отличия. Отрождение личинок из яиц сентябрьской группы в ноябре было единичным: отродилось 3 личинки, что составляет 0.18% общего отрождения. Отрождение личинок из яйцекладок второй половины августа в ноябре приняло значительные размеры: отродилось 30 личинок, что составляет 8% общего отрождения. Отрождение личинок из яиц сентябрьской группы достигло своего максимума в феврале, а из яйцекладок второй половины августа — уже в декабре и январе. Однако эти количественные отличия, выражающиеся в более раннем отрождении, могут быть объяснены, во-первых, более ранним сроком развития диапаузы в части яиц, отложенных во второй половине августа, а отсюда и более ранним сроком окончания ее; во-вторых, диапауза в яйцах из кладок второй половины августа развивалась в условиях относительно повышенных температур, т. е. в условиях, не вполне благоприятных для этого процесса, поэтому она могла иметь и меньшую стойкость; наконец, в определенном проценте случаев развилась ранее предотвращенная диапауза, имеющая, как известно, меньшую стойкость. Предположение о мень-

шей стойкости диапаузы в яйцах из кладок второй половины августа бесспорно нуждалось в проверке. Для этой цели 27 IX 1949 пять яйцекладок, полученных во второй половине августа, были разделены на две равные части. Одна половина каждой яйцекладки была поставлена в термостат, другая содержалась в условиях лаборатории. Еще до деления на группы (12 IX 1949) взятые под опыт яйцекладки были затоплены водой. Только в одной из кладок (№ 85) 13 IX 1949 г. была обнаружена личинка. Остальные из затопленных яиц не дали отрождения. Результаты поставленного опыта по отрождению личинок *Aë. caspius dorsalis* из яйцекладок второй половины августа, в условиях термостата (температура 25—30° C), сведены в табл. 6. Данные по контрольной группе яиц (содержащихся в условиях лаборатории) приведены в табл. 7.

Таблица 6

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* в условиях термостата (при температуре 25 и 30° C) из яиц, отложенных во 2-й половине августа

№№ яйце- кладок	Число яиц, взя- тых под опыт	Дата помеще- ния в термо- стат	Темпе- ратура в термо- стате	Отродилось личинок								
				до 1 X	декады октября			ноябрь	декабрь	последу- ющие ме- сяцы	всего	% отрож- дения
					I	II	III					
83	67	28 IX	25°	0	0	1	3	18	16	2	40	59.7
86	102	28 IX	25°	0	5	0	0	9	57	0	71	69.6
84	69	28 IX	30°	0	0	0	21	12	17	1	51	73.9
85	98	28 IX	30°	1	3	0	27	10	25	1	67	68.4
87	82	28 IX	30°	0	2	12	18	11	20	2	65	79.3
Итого	418	—	—	1	10	13	69	60	135	6	294	70.3

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* из яйцекладок второй половины августа имеет ряд особенностей. Прежде всего обращают на себя внимание данные, из которых следует, что кривая отрождения личинок носит двувершинный характер; отмечалось два подъема отрождения личинок из яиц: первый подъем в конце октября—начале ноября, второй — в первой декаде декабря. Первый подъем кривой отрождения, очевидно, объясняется более ранним вылуплением личинок из яиц, диапауза в которых была предотвращена. Наивысший подъем отрождаемости из яйцекладок второй половины августа падает на первую декаду декабря. Это позволяет говорить о стойкости отмеченной диапаузы.

Однако процент отрождения личинок из яиц, отложенных во второй половине августа, в первый период содержания в условиях термостата почти в 2 раза выше процента отрождения из яиц сентябрьской группы, находящихся в тождественных условиях. Так, до 1 ноября 1949 г. из яиц сентябрьской группы в условиях термостата (температура 25—30° C) отродилось 95 личинок, что составляет 16.3% к общему числу отродившихся. Из яиц, отложенных во второй половине августа, до 1 ноября 1949 г. отродилось 93 личинки, что составляет 31.6% к общему числу отродившихся личинок в этой группе. Повторение опыта с отрождением личинок в условиях термостата из яиц, отложенных во второй половине августа, в 1950 г. дало аналогичные результаты.

Отрождение личинок из яиц в контрольной группе (табл. 7) не имело существенных отличий от отрождения личинок из аналогичной группы яиц в опыте 1947 г. (табл. 5).

Таблица 7

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* в условиях лаборатории из диапаузирующих яиц, отложенных во второй половине августа

№№ яйце- кладок	Число яиц, взятых под опыт	Дата затоп- ления	Отродилось личинок						
			до 1 X	ок- тябрь	но- ябрь	де- кабрь	в после- дующие месяцы	всего	% отрож- дения
83	67	12 IX	0	0	2	8	36	46	68.6
86	102	12 IX	0	0	3	13	56	72	70.6
84	69	12 IX	0	0	6	26	17	49	71.0
85	97	12 IX	0	0	7	23	41	71	73.2
87	82	12 IX	0	0	4	43	21	63	82.9
Итого	417	—	0	0	22	113	171	306	73.4

Основная масса личинок отродилась в обоих случаях в декабре, январе и феврале. Однако общий процент отрождения личинок из яиц, отложенных во второй половине августа 1949 г., был несколько ниже по сравнению с отрождением из яиц, отложенных в этот же период в 1947 г. Процент отрождения личинок из яиц, отложенных во второй половине августа 1947 г., равнялся 77, а процент отрождения личинок из яиц аналогичной группы, отложенной в 1949 г., был равен 73.4.

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ОТРОЖДЕНИЕ ЛИЧИНОК *AËDES CASPIUS DORSALIS* ИЗ ЯИЦ ЛЕТНИХ КЛАДОК

Материалы, изложенные в предыдущем разделе настоящей работы, со всей очевидностью доказывают, что температура влияет на становление диапаузы в яйцах *Aë. caspius dorsalis* осенних кладок. Ранее было установлено, что даже при относительно высокой средней температуре (17.4—18.3° С) у яиц *Aë. caspius dorsalis* осенних кладок может развиваться эмбриональная диапауза. Подобные средние и даже более низкие температуры обычны в районе г. Иванова в июне и июле. Вместе с тем известно (Хелевич, 1946), что самки этого вида комаров уже в первой половине июня откладывают свои яйца. Если летние яйцекладки под влиянием пониженной температуры также впадают в состояние диапаузы, то это приспособление вряд ли может быть названо для полициклического вида целесообразным, поскольку оно задерживает развитие и тем самым сокращает число поколений в течение сезона. Встал вопрос: нет ли каких-либо качественных отличий в адаптациях различных поколений комаров к пониженным температурам? Для решения этого вопроса мы поставили ряд опытов. В первую очередь было необходимо осветить вопрос о влиянии пониженной температуры на развивающиеся в половых железах самок яйца. Может быть, на формирование яиц у самок летнего поколения окажет влияние пониженная температура, и самки отложат диапаузирующие яйца?

Следует напомнить, что этот вопрос для яиц *Aë. caspius dorsalis* осенних кладок получил свое освещение. Было доказано, что диапауза в яйцах этого вида развивается не в результате воздействия пониженных температур на материнский организм или развивающиеся в половых железах яйцеклетки. Условия, при которых происходит завершающая часть эмбрионального развития, определяют возникновение диапаузы.

Установлено для осенних яиц, что диапауза развивается после кладки в условиях пониженной температуры в период между 6—11-м днем и что в состоянии диапаузы находится сформированная личинка. Однако отождествлять свойства летнего и осеннего поколений комаров мы не имели никакого основания, поэтому и поставили серию опытов; имеющих целью изучить влияние пониженной температуры на формирование у летних самок *Aë. caspius dorsalis* яиц и на отрождение из них личинок. Для этой цели в июне 1948 г. были собраны в природных условиях на разных стадиях гонотрофического цикла 16 комаров, которые для завершения гонотрофического цикла были помещены в ледник. В леднике комары ставились на различном уровне от снега, что создавало неодинаковые температурные условия для прохождения гонотрофического цикла у самок комаров. Одни комары размещались непосредственно под потолком ледника, где температура колебалась в этот период в пределах 2.5° (от 11 до 13.5°). Другие находились, примерно, на уровне среднего расстояния между потолком и снегом. Здесь температура колебалась в пределах $8-9.5^{\circ}\text{C}$. Третьи размещались непосредственно на снегу, где температура держалась в пределах $1-2^{\circ}\text{C}$. Таким образом, для завершения гонотрофического цикла комарам были созданы в различной степени пониженные температуры; около $\frac{2}{3}$ комаров погибло, не отложив яиц. 5 самок дали яйцекладки, при этом одна из них, которая содержалась в нижнем ярусе (на снегу), отложила яйца только после возвращения ее в лабораторию (в тот же день). Отложенные яйца через 6—9 дней после возвращения в лабораторию были затоплены водой и дали немедленное отрождение личинок. Следует отметить, что самка № 82, которая в течение 8 суток содержалась на снегу и дала яйцекладку в день возвращения в лабораторию, в тот же день напилась крови. Из описанного опыта видно, что отрождение личинок из яиц имело типично летний характер, диапаузы осеннего типа не наблюдалось, хотя у самок гонотрофический цикл заканчивался в условиях пониженной температуры.

Одновременно этим опытом доказано, что даже самки летнего поколения, у которых в половых железах формируются яйца, способны переносить в течение 9 суток понижения температуры до $+1^{\circ}\text{C}$ (средняя 1.4°C) и при повышении температуры откладывать вполне жизнеспособные яйца. Однако яйцекладку при температуре $1-2^{\circ}\text{C}$ самки летнего поколения, очевидно, произвести не могут. Всего на снег было поставлено 5 самок, находящихся на последних стадиях гонотрофического цикла. Четыре из них через 5—8 дней погибли, не отложив яиц. Такая же участь, очевидно, ожидала и пятую самку (№ 82), но она была возвращена в условия повышенной температуры, где и произвела кладку.

Поставленный опыт позволяет также сделать вывод, что самки *Aë. caspius dorsalis*, поставленные на разных стадиях гонотрофического цикла в ледник, где температура равнялась $8-9.5^{\circ}\text{C}$ (среднее расстояние между потолком и снегом) способны не только закончить формирование яиц, но и произвести в этих условиях яйцекладку. Отложенные ими яйца вполне жизнеспособны и дают после завершения эмбрионального развития немедленное отрождение личинок. Аналогичные опыты, поставленные в верхнем ярусе ледника, где температура колебалась в пределах $11-13.5^{\circ}\text{C}$, дали сходные результаты. Однако на основании только этого опыта никак нельзя прийти к выводу о неспособности яиц летних кладок впадать в состояние диапаузы, так как известно, что в осенних яйцах диапауза развивается после кладки в условиях пониженной температуры в период между 6—11-м днем и что в состоянии диапаузы находится сформированная личинка. Поэтому параллельно с предыдущими опытами мы и решили провести изучение воздействия пониженных (по сравнению

с летними) температур на уже отложенные самками яйца. Для этого от самок, пойманных около личиночных биотопов и находящихся на последних стадиях гонотрофического цикла, мы получили яйцекладки в лабораторных условиях. Затем через некоторый промежуток времени отложенные яйца выносились в ледник и содержались в различных ярусах этого ледника до 15 дней, после этого кладки возвращались в лабораторию и затапливались водой. Количество отродившихся личинок и не давших отрождения яиц подсчитывалось. Опыт показал, что отрождение личинок из яиц носит типично летний характер с ясно выраженной асинхронностью в отрождении.

Яйцекладки, взятые для данной серии опытов, как уже указывалось, получались в условиях лаборатории и выдерживались здесь от 1 до 6 суток, а затем выносились в ледник. Таким образом, в ледник выносились яйца на разных стадиях эмбрионального развития. В яйцах кладок, которые выдерживались в лаборатории в течение 5—6 суток, личинки были вполне сформированы и способны к вылуплению сразу же после затопления. Это было доказано контрольными опытами с небольшими группами яиц, взятыми из тех же кладок.

Яйца, которые выдерживались в лаборатории только в течение суток, не могли закончить своего эмбрионального развития в условиях летних температур и вынуждены были его продолжать при пониженной температуре — в леднике. В обоих случаях в яйцах *Ae. caspius dorsalis* не развилась осенняя эмбриональная диапауза, хотя температурные условия благоприятствовали ее развитию.

Характерно, что в сосудах, где содержались яйцекладки №№ 2 и 8 (1950 г.), из яиц, которые случайно попали в воду, налитую на дно стаканчика для увлажнения фильтровальной бумаги, в условиях пониженных температур в леднике (температура 11.6—11.7° С) отродились личинки.

Если даже допустить, что яйца упали на дно стаканчика еще в лаборатории и имел место просмотр, то и тогда в условиях лаборатории отрождение личинок произойти не могло, так как личинки в этих яйцах еще не могли сформироваться. Кладки №№ 2 и 8 содержались в лаборатории всего одни сутки. Следовательно, яйца в данном случае, не только закончили свое эмбриональное развитие в условиях пониженных температур, но и дали отрождение личинок (отродилось всего 27 личинок).

Из предыдущих опытов известно, что в яйцах осенних кладок этого же вида комаров, погруженных под слой воды, эмбриональная диапауза развивается так же, как и при обычных условиях. Все эти опыты доказывают, что яйца *Ae. caspius dorsalis* летних и осенних кладок качественно отличаются друг от друга.

У летнего поколения *Ae. caspius dorsalis* нельзя вызвать развитие эмбриональной диапаузы ни воздействием пониженных температур на самок, совершающих свой гонотрофический цикл, ни содержанием яиц в условиях пониженной температуры.

Для полного освещения данного вопроса, при организации опытов мы предусмотрели вариант, при котором и яйцекладка, и развитие яиц происходили в условиях пониженной температуры. Это продолжительное воздействие пониженных температур должно было бы вызвать, при отсутствии качественных отличий у летнего и осеннего поколений комаров, эмбриональную диапаузу, однако и в последнем варианте опытов развития диапаузы получить не удалось. Эти опыты были начаты также в 1948 г. и продолжены в 1950 г. В конце мая 1948 г. и в середине июня 1950 г. около личиночных биотопов было поймано 23 самки *Ae. caspius dorsalis*, находящихся на разных стадиях гонотрофического цикла. Пойманные комары были помещены в верхний ярус ледника, где тем-

пература в конце мая и июне (с 1-го по 26-е) 1948 г. колебалась в пределах 10.7—14.0° С и в среднем для разных комаров и яйцекладок равнялась 12.6—12.9° С. Средняя температура за период пребывания самок и отложенных яиц в условиях верхнего яруса ледника в 1950 г. составляла 11.6° С и колебалась в пределах 10.2—13.3° С. Только 6 из 23 самок дали в условиях пониженных температур яйцекладки, остальные погибли, не закончив гонотрофического цикла. Отложенные комарами в условиях ледника яйца выдерживались там же в течение 9—19 суток. Затем яйцекладки затапливались в условиях ледника водой и в течение первых суток произошло массовое отрождение личинок (табл. 8, графа 5 справа, «в первые сутки»).

Таблица 8

Влияние пониженной температуры на развитие эмбриональной диапаузы у летнего поколения *Aë. caspius dorsalis*

№№ яйце- кладок	Дата выноса комара в лед- ник	Дата яйце- кладки	Число отло- жен- ных яиц	Средняя темпе- ратура в период охлажде- ния	Число дней охла- ждения отло- женных яиц	Отродилось личинок после затопления				
						в первые сутки	во вторые сутки	в после- дующее время	всего	% отрож- дения
63	30 V 48	6 VI 48	123	12.6	19	89	16	6	111	90.2
77	30 V 48	9 VI 48	86	12.7	16	67	8	2	77	89.5
81	30 V 48	10 VI 48	165	12.7	15	93	69	2	164	99.4
90	1 VI 48	16 VI 48	104	12.9	9	72	18	9	99	95.2
4	15 VI 50	24 VI 50	132	11.6	13	83	23	20	126	95.5
5	15 VI 50	26 VI 50	78	11.6	11	45	17	9	71	91.0
Итого	—	—	688	—	—	449	151	48	648	94.2

Это свидетельствует о том, что диапауза в летних яйцах *Aë. caspius dorsalis* опять не развилась. Для удобства подсчета вылупившихся в условиях ледника личинок, сосуды с личинками и яйцами были вынесены в лабораторию, где и проводились дальнейшие наблюдения за ходом отрождения личинок из оставшихся яиц. Цифровые показатели, характеризующие условия проведения, и результаты данной серии опытов, сведены в табл. 8. Таким образом, все попытки вызвать осеннюю эмбриональную диапаузу в яйцах *Aë. caspius dorsalis* летних кладок посредством содержания в условиях пониженных температур дали отрицательный результат.

Однако по мере приближения опытов данной серии к концу у нас возникло подозрение, что помещая яйца в температурные условия различных ярусов ледника, мы содержим их в условиях, не тождественных тем, которые встречаются в природе или лаборатории осенью. Можно предположить, что отсутствие света и другие трудно поддающиеся учету факторы могли сказаться на результатах опытов с летними кладками. В литературе есть указания о действии фотопериодов на становление и продолжительность диапаузы у насекомых. Действие света на развитие диапаузы весьма разнообразно, не говоря уже о случаях, где это действие установить совершенно не удастся. Влажность также играет определенную роль у некоторых видов в становлении диапаузы.

Световому фактору в развитии эмбриональной диапаузы у *Aë. caspius dorsalis* мы не придавали особого значения в силу особенностей объекта, над которым работали.

Экологические условия развития не могли способствовать выработке в процессе эволюции особой чувствительности к световому фактору. В условиях природы самки *Aë. caspius dorsalis* и летнего, и осеннего поколений откладывают яйца, как правило, на сырую землю в непосредственной близости от кромки воды пересыхающего личиночного биотопа. Поэтому они нередко могут быть запылены землей, илом, а по мере прорастания трав, создающих тень, находятся в условиях сильного затенения.

Известно также, что фотопериодическая реакция зависит от температуры (Kogure, 1933; Way a. Hopkins, 1950). Световые воздействия при температуре ниже 15°C обычно не воспринимаются (Данилевский, 1950; Данилевский и Глиняная, 1950). В наших опытах по выяснению влияния пониженной температуры на развитие диапаузы у комаров первого поколения температура никогда не поднималась выше 14° , а средние температуры были значительно ниже порога, отмеченного для некоторых насекомых, при котором еще воспринимаются световые воздействия. Однако эти теоретические доводы не могут иметь решающего значения, поэтому возникла необходимость в постановке специального опыта.

Aë. caspius dorsalis является поливольтинным видом и при наличии одинаковой реакции на свет у сформированной в яйце личинки комара с гусеницами некоторых поливольтинных бабочек (Данилевский и Гейспиц, 1948) яйца осеннего поколения комаров, содержащиеся в условиях полной темноты, должны были дать после затопления немедленное отрождение личинок. Однако этого не произошло. В 1950 г. шесть яйцекладок, полученных в период с 6 по 22 IX, после двухдневного пребывания в условиях лаборатории, были вынесены в ледник. К этому времени снег в леднике растаял; прогретая за лето земля медленно отдавала тепло, и в верхнем ярусе ледника держалась средняя температура, равная $11.9-12.1^{\circ}\text{C}$, т. е. близкая к летней на, примерно, такой же высоте от дна ледника. В леднике, как и в летнее время, стояла полная темнота. Прочие условия оставались, насколько можно установить, теми же. Во всяком случае, трудно предположить резкое изменение условий за столь незначительный промежуток времени, так как опыты с летними яйцекладками в этом же леднике закончились 19 августа. Взятые под опыт яйцекладки осеннего поколения комаров выдерживались в леднике в течение 11—12 суток, после чего затопливались водой и ставились в термостат с температурой в 26°C . Если бы яйца осеннего поколения *Aë. caspius dorsalis* качественно не отличались от яиц летнего поколения, то следовало ожидать немедленного массового отрождения личинок из яиц, но этого не произошло (табл. 9). Если бы яйца взятого под опыт поколения комаров имели сходную реакцию на отсутствие света с гусеницами бабочек (*Pieris brassicae* L. и др.), то и в этом случае нужно было бы ожидать дружного отрождения личинок. Следовательно, из этого опыта можно сделать заключение, что отсутствие света, по крайней мере в условиях температур, существовавших в леднике, не влияет на развитие эмбриональной диапаузы у *Aë. caspius dorsalis* и что яйца осеннего поколения этого вида комаров качественно отличаются от яиц летнего поколения. Анализ табл. 8 и 9 показывает резкую разницу в характере отрождения личинок из яиц летнего и осеннего поколений комаров даже при условии, примерно, одинакового содержания отложенных яиц, т. е. при условиях пониженной температуры. Основная масса личинок из яиц летнего поколения отрождалась в течение 5—6 дней, а из яиц осеннего поколения, даже в условиях термостата (температура 26°C), отродилась за этот период времени только одна личинка из 848 яиц. Сколько-нибудь значительное отрождение личинок из яиц в некоторых кладках этой группы начинается с третьей декады октября, когда отродилось 22 личинки (т. е. 2.6%). Основная же масса личи-

Таблица 9

Развитие диапаузы в яйцах *Aë. caspius dorsalis* осенних кладов в условиях ледника

№№ яйцекладок	Число взятых под опыт яиц	Дата помещения яйцекладки в ледник	Продолжительность содержания при пониженной температуре (в сутках)	Дата затопления и помещения в термостат (t° 26°)	Отродилось личинок							
					до 1 X	декады октября			ноябрь	в последующие месяцы	всего	% отрождения
						I	II	III				
12	109	8 IX	12	20 IX	0	2	0	0	1	76	79	72.5
13	130	9 IX	11	20 IX	0	1	0	3	7	102	113	86.9
16	188	9 IX	11	20 IX	1	0	8	6	38	84	137	72.9
17	171	9 IX	11	20 IX	0	0	0	13	95	20	128	74.8
24	97	23 IX	12	5 X	—	0	0	0	27	35	62	63.9
26	153	24 IX	11	5 X	—	0	1	0	71	53	125	81.7
Итого	848	—	—	—	1	3	9	22	239	370	644	75.9

нок из осенних яиц в этом опыте вылупилась только в ноябре и декабре: в ноябре отродилось 239 личинок, а в декабре 282.

Результаты описанного опыта позволяют утверждать, что диапауза осенних яиц *Aë. caspius dorsalis* может развиваться как в условиях естественного осеннего светового дня, так и в темноте; ведущим условием для развития диапаузы в осенних яйцах, очевидно, является температура. Яйца летних кладок качественно отличаются от осенних яиц. В условиях, при которых в осенних яйцах развивается диапауза, развитие диапаузы в летних яйцах не происходит. Однако полностью отрицать возможное влияние фотопериодизма на развитие диапаузы у *Aë. caspius dorsalis* на основании описанных опытов нельзя. Возможно, что воздействие фотопериодизма на осенних самок *Aë. caspius dorsalis* обуславливает развитие яиц, способных впадать в состояние диапаузы. Поставить опыты, окончательно решающие этот вопрос, весьма трудно, так как копуляция комаров *Aë. caspius dorsalis* в лабораторных условиях не происходит.

Вывод о том, что воздействия фотопериодизма на яйца не определяют развитие в них диапаузы, подтверждается рядом других наблюдений и опытов. Так, еще в 1942 г. нам удалось наблюдать, что яйцекладки, полученные в июле и начале августа, давали отрождение личинок и в сентябре, и в октябре. Наблюдения 1946 г. так же показали возможность отрождения личинок из летних яиц осенью. Так, в июне 1946 г. было получено в условиях лаборатории 18 яйцекладок *Aë. caspius dorsalis*, которые были разбиты на 2 группы (каждая яйцекладка делилась на 2 равные части). Одна группа яиц была залита водой 6 VII, другая — только 15 XI. В первой группе сразу же после затопления произошло массовое отрождение личинок из яиц, которое носило типичный летний характер. Во второй группе после затопления 15 XI также появилось много личинок, но асинхронность в отрождении оказалась более выраженной и отрождение затянулось вплоть до июня 1947 г. (наблюдения за яйцекладками продолжались до августа 1947 г.).

Увеличение степени асинхронности в отрождении может быть объяснено возрастными изменениям в яйцах или неблагоприятными условиями хранения яйцекладок в летнее время: появлением на влажной фильтровальной бумаге плесени по мере хранения яйцекладок, порчей воды и другими неблагоприятными химическими и биологическими изменениями

Т а б л и ц а 10

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* из яиц летних кладок при осеннем затоплении

Число яиц, взятых под опыт	Период яйце-кладки	Отродилось личинок после осеннего затопления (15 IX)											% отро-ждения
		до 1 X	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	всего	
1237	Июнь	314	37	26	42	31	25	30	21	44	118	683	55.2

воды в сосудах, которые неизбежны при хранении яиц. Эти изменения, как указывалось при описании опытов с летними яйцекладками, приводят всегда к увеличению степени асинхронности. Из табл. 10 видно, что отрождение личинок из яиц продолжалось до июня 1947 г. включительно. Однако около 46% личинок из числа яиц, давших отрождение, вылупилось из скорлупы после первых затоплений в сентябре. В период с октября по май отмечалось некоторое падение отрождаемости личинок с некоторым подъемом в июне. Объяснять такой характер отрождения личинок *Aë. caspius dorsalis* из летних яиц только понижением температуры нельзя, так как температура в лаборатории в апреле и мае была вполне благоприятна для отрождения даже в естественных условиях.

С другой стороны, параллельно поставленные опыты с сентябрьскими яйцекладками дали типичную осеннюю диапаузу с максимальным отрождением личинок из яиц в феврале. Таким образом, возникла ясно выраженная задержка в отрождении личинок, очевидно вызванная неблагоприятными условиями хранения яиц в среде, где происходили гнилостные процессы. Указанную задержку в отрождении ни в какой мере нельзя отождествлять с осенней эмбриональной диапаузой, так как она может наблюдаться и в летнее время при аналогичном хранении яиц. Эта задержка, видимо, является приспособлением к среде, неблагоприятной для развития личинок, и выражается в увеличении степени асинхронности отрождения личинок. Быть может, здесь имеет место простое угнетение процессов жизнедеятельности сформированных в яйце личинок неблагоприятной средой обитания. В пользу этого взгляда, в частности, говорит низкий процент отрождения личинок из яиц, равный 55.2. В этих кладках гибель личинок под скорлупой яиц наиболее значительна по сравнению с другими сериями опытов. Однако при сколько-нибудь продолжительном хранении яиц не исключается возможность соответствующих возрастных изменений, которые могут привести к задержке в отрождении. Возможно также и совместное действие неблагоприятных условий среды и возрастных изменений.

Поставленный опыт не дает возможности решить вопрос о причинах задержки отрождения личинок из некоторой части летних яиц до июня следующего года, но он убедительно показывает качественные отличия яиц летних кладок от яиц осенних кладок. Летние кладки способны дать отрождение личинок из яиц и в сентябре, и в октябре, тогда как яйца осенних кладок находятся в состоянии диапаузы. С этими данными вполне согласуются материалы, полученные нами в 1940 г. (Хелсвин, 1946). В личиночном биотопе *Aë. caspius dorsalis* 29 VIII 1940 взято четыре куска дерна общей площадью около 0.2 кв. м. Этот биотоп (яма) имел незначительную водосборную площадь и летом редко в сколько-нибудь

значительной мере наполнялся водой, личинки в нем появлялись, как правило, только в весеннее время. В некоторые годы, поздней осенью, хотя водоем и наполнялся в какой-то мере водой, но личинки в нем опять не могли отрождаться в силу низкой температуры воды. Поэтому большая часть яиц, отложенных самками комаров в июне, вынужденно сохранялась до осени и зимовала. В нашем опыте взятый с биотопа дерн был распределен по четырем аквариумам и в течение $7\frac{1}{2}$ месяцев периодически 7 раз затопливался водой и снова просушивался. Каждое затопление дерна давало отрождение новых групп личинок, однако основная масса их вылупилась после первого затопления дерна. Из общего числа отродившихся личинок 58.8% *Аё. caspius dorsalis* и 48.3% *Аё. vexans* Mg. вылупились после первого затопления. Однако 0.6% *Аё. caspius dorsalis* отродилось только после пятого затопления, а 3.3% *Аё. vexans* Mg. отродилось после шестого затопления. Затопления дерна и отрождение личинок происходило в период между 31 VIII 1940 и 8 III 1941 (31 VIII, 14 X, 18 XI 1940; 14 I, 10 II, 8 III 1941).

Таким образом, яйца *Аё. caspius dorsalis* летних кладок и в этом опыте дали отрождение личинок в осенние месяцы (в частности, в октябре), когда яйца осенних кладок обычно находятся в состоянии диапаузы.

Следует отметить, что в опытах с затоплением дерна отрождение, в основном, происходит по убывающей кривой, т. е. после первого затопления отродилось максимальное количество личинок и при последних затоплениях — минимальное. Этого никак нельзя сказать об опытах, сведенных в табл. 10, когда около 46% личинок из числа яиц, давших отрождение, вылупилось после первых затоплений в сентябре. В период с октября по май отмечалось падение отрождаемости с некоторым подъемом в июне. Отдельные яйцекладки этой серии опытов дали отрождение, по характеру кривой напоминающее опыт с кусками дерна (например, отрождение из кладок №№ 44 и 50). Однако в целом отрождение носило более затяжной характер с подъемом кривой в июне. Разница в характере отрождения личинок из яиц летних кладок в указанных опытах легко может быть объяснена различными условиями хранения яиц. В опыте 1940 г. дерн, вместе с отложенными на него яйцами, до 31 VIII находился в естественных условиях, затем 7 раз затопливался и просушивался в условиях лаборатории. Опыты, сведенные в таблице 10, были поставлены с июньскими яйцекладками, которые содержались на сырой фильтровальной бумаге. Вода, увлажняющая бумагу, быстро испортилась, в ней развились гнилостные процессы, а сама бумага покрылась плесенью. Таким образом, о тождестве условий в этих опытах говорить не приходится, что, очевидно, и определило различный характер отрождения личинок из яиц.

КОЛИЧЕСТВО ПОКОЛЕНИЙ *AЕDES CASPIUS DORSALIS* В ТЕЧЕНИЕ СЕЗОНА

В литературе нет указаний на биологические адаптации, регулирующие число поколений *Аё. caspius dorsalis* в течение сезона; обычно число поколений ставится в зависимость только от чередования засушливых и влажных периодов сезона выплода.

Первые указания о наличии у *Аё. caspius dorsalis* осенней эмбриональной диапаузы и температурного порога в отрождении личинок из яиц были сделаны нами в 1943, 1946 гг. В это же время были высказаны соображения, что указанные биологические особенности имеют адаптивное значение: они спасают вид от гибели потомства при заполнении биотопа водой поздней осенью или во время оттепелей зимой.

Таким образом, число поколений *Aë. caspius dorsalis* определяется не только состоянием водоемов, но и осенним понижением температуры в природе, на которую вид реагирует задержкой в развитии. В предыдущем разделе мы указывали, что на понижение температуры отвечают развитием эмбриональной диапаузы только осенние поколения комаров, и в этом состоит качественное отличие летних яиц *Aë. caspius dorsalis* от яиц осенних поколений.

Однако общеизвестно, что число отрождений личинок даже в одной и той же местности у *Aë. caspius dorsalis* не постоянно, и в течение сезона бывает 2—3 вылета комаров. Если допустить, что свойством реагировать на понижение температуры развитием эмбриональной диапаузы обладают комары третьего поколения, тогда надо объяснить, почему не погибает потомство комаров в годы, когда бывает только два поколения *Aë. caspius dorsalis*. Наоборот, если свойством к развитию диапаузы обладают яйца второго поколения комаров, то почему появляется третье поколение комаров? Наконец, можно допустить мысль, что комары любого поколения, дожившие до осени, отложат яйца, способные впасть в состояние диапаузы, так как осенью создаются особые, еще не выясненные нами условия. Последнее предположение будет находиться в противоречии с уже изложенными нами опытами, поставленными в условиях ледника с летними и осенними яйцекладками. Однако в виде редкого исключения можно допустить появление среди массы комаров, принадлежащих ко второму и даже третьему поколению, отдельных особей, развившихся из перезимовавших яиц, т. е. принадлежащих к первому поколению. Но при этом необходимо помнить, что перезимовавшие в естественных условиях яйца *Aë. caspius dorsalis*, так же как и яйца других видов *Aedes*, при затоплении дают дружное отрождение личинок, причем в условиях многочисленных опытов никогда не наблюдалась длительная задержка в отрождении из яиц этой группы. Переживание отдельных окрыленных особей весеннего вышлoda до осени также возможно, но и здесь следует учитывать, что основная масса комаров, проделав 2—3 гонотрофических цикла, погибает.

Этого нельзя сказать о комарах второго поколения. В зависимости от состояния водоемов и наполнения их водой, второе поколение по срокам вышлoda может быть или летним, или осенним. Таким образом, особи второго поколения не только переживают до осени, но часто появляются только осенью и являются осенним поколением комаров.

Следует отметить, что определение числа поколений *Aë. caspius dorsalis* представляет большие трудности и, в зависимости от типа водоемов, заселяемых личинками комаров, не во всякой местности возможно. Среди летней популяции можно встретить личинок: вылупившихся из яиц новой генерации, новой яйцекладки весенних самок, повторных отрождений из яйцекладок первых гонотрофических циклов весеннего поколения, а в отдельных случаях и из яиц, отложенных самками около года тому назад. Однако если проводить наблюдения на биотопе, редко пересыхающем, с большой водосборной площадью, то легко заметить, даже при наличии асинхронности отрождения, как запас перезимовавших яиц постепенно иссякает и, несмотря на атмосферные осадки, количество отрождающихся личинок становится все меньше и меньше.

Когда же через несколько недель водоем вновь заселяется массой личинок этого же вида, то здесь невозможно сомневаться, что основная масса личинок принадлежит второму поколению. Если нельзя говорить о чистоте поколений, о том, что во втором поколении нет особей первого, то все же на подобных биотопах легко заметить массовость отрождения личинок после периода яйцекладки, что легко установить методом систематического кошения вокруг личиночных биотопов.

Наши наблюдения показывают, что число поколений *Aë. caspius dorsalis* в различные годы в одной и той же местности колеблется от 2 до 3 в зависимости от количества атмосферных осадков и температурных условий года. Так, в 1952 г. наблюдалось три поколения комаров. 3 VI 1952 личинки, вылупившиеся из перезимовавших яиц, в основной массе превратились в куколок, вслед за этим началось единичное, а затем и массовое окрыление комаров первого поколения. 7 VI обнаружено в траве у личиночного биотопа большое количество свежеекрылившихся особей. Двукратное кошение 18 и 24 VI показало, что у этого водосма сконцентрировалось для яйцекладки большое количество самок на последних стадиях гонотрофического цикла. В первой декаде июля прошли обильные дожди (выпало 100.3 мм осадков). Биотоп значительно пополнился водой. Появилось огромное количество личинок *Aë. caspius dorsalis*, принадлежащих ко второму поколению. Кошением 12 и 14 VII было установлено, что только единичные самки первого поколения, завершающие процесс переваривания крови и созревания яиц, находились к этому времени в траве у личиночного биотопа. Это были, очевидно, самки проделавшие повторные гонотрофические циклы. Кошения 16 и 18 VII не дали результатов: комаров обнаружено не было. К 16 VII личинки второго поколения окуклились, 20 VII происходило окрыление комаров. В третьей декаде июля опять выпали обильные осадки (69.9 мм), но массового отрождения личинок не последовало, отрождение личинок было немногочисленным (3—4 личинки на взмах сачка). Вероятно, это были личинки, вылупившиеся из яиц, отложенных самками первого поколения при повторных гонотрофических циклах или задержавшиеся отрождением при первом затоплении яиц (асинхронность отрождения). Отдельные самки второго поколения если и смогли закончить свой гонотрофический цикл, то в отложенных на сырую землю (около биотопа) яйцах не успели бы сформироваться личинки. В первую декаду августа осадков было мало. Во второй декаде августа прошли дожди (выпало 30.3 мм осадков). Кошением 8, 13 и 15 VIII обнаружено большое количество самок на последних стадиях гонотрофического цикла, которые сконцентрировались в траве у изучаемого нами личиночного биотопа. Одновременно было много и агрессивных самок. 20 VIII в биотопе обнаружено большое количество личинок *Aë. caspius dorsalis* первых возрастов (80—100 личинок на пробу сачком). Максимальная из отмеченных температур воздуха в третью пятидневку августа равнялась 27.5°, а в четвертую 21°. Есть все основания считать, что основная масса личинок вылупилась из яиц, отложенных самками второго поколения, так как даже после обильных дождей в третьей декаде июля отродились из яиц первого поколения немногочисленные личинки. Взрослые самки первого поколения как уже отмечалось, не обнаруживались даже в конце второй декады июля. Переживание отдельных особей до осени возможно, но это в данном случае не имеет существенного значения. Отродившиеся в середине августа личинки к 24 VIII в основной массе достигли третьего возраста; к 30 VIII появились личинки четвертого возраста, которые к 6 IX достигли фазы куколки. 11—13 IX появились самцы и самки третьего поколения.

Если в 1952 г. наблюдалось три поколения комаров, то в 1950 г. их было отмечено только два, при этом окрыление особей второго поколения в 1950 г. происходило во второй половине августа, и яйцекладки самок второго поколения зимовали. Таким образом, это наблюдение позволяет сделать предположение, что яйца самок второго поколения обладают свойством впадать в состояние диапаузы, когда температура в природе не благоприятствует развитию по летнему типу. Однако это предположение нуждалось в доказательствах, т. е. в постановке специальных опытов. Для этой цели близ личиночного биотопа в августе 1952 г. были пойманы

самки второго поколения *Aë. caspius dorsalis* на последних стадиях гонотрофического цикла (вылет третьего поколения в 1952 г. происходил 11—13 IX). От этих самок мы получили яйцекладки и сохранили их до октября, затопили яйца водой, а затем поставили их в термостат (температура 25°). Яйца оказались в состоянии диапаузы (табл. 11).

Таблица 11

Отрождение личинок *Aë. caspius dorsalis* из яиц, отложенных самками второй генерации при позднеосеннем затоплении

№№ яйце- кладок	Число яиц, взятых под опыт	Дата яйце- кладки	Дата затоп- ления	Дата по- меще- ния в термо- стате 25° С	Отродилось личинок						
					декада октября			ноябрь	в после- дующие месяцы	всего	% отрож- дения
					I	II	III				
20	85	9 VIII	30 IX	1 X	0	0	0	0	52	52	61.2
21	94	9 VIII	30 IX	1 X	0	0	0	2	59	61	64.9
23	184	16 VIII	30 IX	1 X	0	0	13	13	78	104	56.5
25	126	16 VIII	30 IX	1 X	0	0	0	20	72	92	73.0
26	77	16 VIII	30 IX	1 X	0	0	1	12	28	41	53.2
28	103	16 VIII	30 IX	1 X	0	0	0	16	56	72	69.9
29	92	16 VIII	30 IX	1 X	0	0	0	0	49	49	53.3
30	156	18 VIII	30 IX	1 X	2	0	0	2	90	94	60.2
34	169	20 VIII	30 IX	1 X	0	0	0	0	84	84	49.7
Итого	1086	—	—	—	2	0	14	65	568	649	59.3

Следует, однако, указать, что аналогичные опыты в условиях лаборатории с яйцекладками первой половины августа в предшествующие годы (1942, 1948, 1950 гг.), проведенные хотя бы и с меньшим количеством яйцекладок, дали сбивчивые результаты: то яйцекладки, как и в 1952 г., впадали в состояние диапаузы, то они продолжали давать отрождения в сентябре и октябре, сохраняя свойства летних форм.

Для того чтобы правильно понять эти разноречивые результаты, нужно вспомнить приведенные ранее материалы, характеризующие биологию яйцевой фазы *Aë. caspius dorsalis*. Вышеописанные опыты ясно показывают, что яйцекладки самок первого поколения дают отрождения личинок даже при развитии в среде с пониженной (осенней) температурой (особи первого поколения развиваются из перезимовавших яиц). Яйцекладки самок второго поколения при благоприятных температурных условиях дают отрождения личинок; при неблагоприятных же для последующего развития условиях — отрождения личинок из яиц не происходит, так как сформированная в яйце личинка впадает в состояние диапаузы (табл. 11). Этим свойством обладают и яйца самок третьего поколения (табл. 1, 2, 3).

Таким образом, различные поколения, развивающиеся в различных условиях, качественно отличаются друг от друга по способности впадать в состояние эмбриональной диапаузы. Когда изучаем свойства сентябрьских яйцекладок или даже яйцекладок второй половины августа, то здесь мы в основном имеем дело с яйцами, полученными от самок второго и третьего поколения, т. е. с яйцами, которые способны к развитию эмбриональной диапаузы. Июньские и июльские яйцекладки принадлежат первому поколению. Яйцекладки конца июля и первой половины августа в годы, когда наблюдается три поколения комаров, могут носить и смешанный характер, чем и объясняется разноречивость данных о биологических

свойствах этих яиц, полученных в различные годы. В холодное лето (например, в 1950 г.) единичные самки первого поколения сохраняются до августа (включительно). Однако следует отметить, что возможность появления особей первого поколения, по мере приближения к осени и дальше к поздней осени, непрерывно падает. Яйцекладки, полученные от самок в сентябре, являются в подавляющем большинстве яйцекладками самок второго или третьего поколения.

Осенняя популяция взрослых *Aë. caspius dorsalis* в годы, когда наблюдается третье поколение комаров, представляет собою смесь особей второго и третьего поколений с преобладанием последнего. Образованию этой смеси поколений способствует то обстоятельство, что в годы, когда наблюдается третье поколение комаров, не все личиночные биотопы, в силу особенностей водного режима, дают три выплода. Некоторые из них, не имеющие большой водосборной площади, дают только два выплода: весенний выплод из перезимовавших яиц и осенний из яиц, отложенных в июне. В результате несинхронности отрождения часть яиц из июньских кладок даже в водосмах, где наблюдался летний выплод комаров, может сохраниться до осени. Наконец, смещению поколений способствует длительное переживание отдельных окрыленных особей. Все это приводит к обилию в природе в осеннее время яйцекладущих самок, а то обстоятельство, что осенью откладывают яйца самки и второго, и третьего поколений, говорит об исключительной приспособленности вида к местным условиям, так как яйца обоих поколений способны к развитию эмбриональной диапаузы, которая обеспечивает переживание вида в неблагоприятных для развития условиях.

Таким образом, в условиях Ивановской области бывает два или три поколения *Aë. caspius dorsalis*. Количество поколений регулируется не только состоянием водоемов и количеством осадков, но и температурными условиями развития в летне-осенний период.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что внешние условия влияют на развитие эмбриональной диапаузы у *Aë. caspius dorsalis*. Действием пониженных температур можно предотвратить развитие осенней эмбриональной диапаузы. Диапауза может быть предотвращена даже в кладках, которые в течение 6 суток содержались в условиях невысоких осенних температур лаборатории. Температура, при которой происходит завершающая часть эмбрионального развития осенних яиц *Aë. caspius dorsalis*, определяет возникновение диапаузы. При 18.2—18.3° С отрождаются лишь единичные личинки. При более низких температурах отрождение личинок не наблюдалось. При температуре 21.2° С процент отрождения личинок достигает 18.6. Температура в 25° С не во всех яйцекладках способна предотвратить развитие диапаузы, а при температуре 30° С отрождение личинок из осенних яиц приближается к летнему типу.

2. Различные поколения *Aë. caspius dorsalis* качественно отличаются друг от друга по способности впадать в состояние эмбриональной диапаузы, потому что их развитие происходит в неодинаковых условиях среды. Яйца, отложенные самками первого поколения, не впадают в состояние осенней эмбриональной диапаузы. Диапаузу у этих яиц нельзя вызвать ни воздействием пониженных температур на самок, завершающих свой гонотрофический цикл, ни содержанием яиц в условиях повышенной температуры. Яйца второго и третьего поколений, в зависимости от температурных условий, дают отрождение личинок из яиц или диапаузируют.

3. Полевые наблюдения показывают, что число поколений *Aë. caspius dorsalis* в различные сезоны в одной и той же местности средней части

Европейской части СССР колеблется от 2 до 3 в зависимости от количества атмосферных осадков и температурных условий сезона.

4. Развитие *Aë. caspius dorsalis* имеет двойную экологическую обусловленность, т. е. условия существования не только определяют появление потенциально активных или потенциально диапаузирующих яиц, но от факторов внешней среды зависит также и возможность дальнейшего развития насекомых.

ЛИТЕРАТУРА

- Д а н и л е в с к и й А. С. 1950. Фотопериодизм и его роль в экологии насекомых. Вторая экологическая конференция по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы». Тезисы докладов, ч. 1. Изд. Киевск. гос. ун-в. им. Т. Г. Шевченко.
- Д а н и л е в с к и й А. С. и К. Ф. Г е й с п и ц. 1948. Влияние суточной перподичности освещения на сезонную цикличность насекомых. Докл. АН СССР, новая серия, 59, 2: 337—340.
- Д а н и л е в с к и й А. С. и Е. И. Г л и н я н а я. 1950. О влиянии ритма освещения и температуры на возникновение диапаузы у насекомых. Докл. АН СССР, 71, 5: 963—966.
- Х е л е в и н Н. В. 1946. Яйцекладка и формирование личинки у *Aedes caspius dorsalis*. Сб. тр. Ивановск. Гос. Мед. инст.: 31—41.
- Х е л е в и н Н. В. 1946. К биологии комаров рода *Aedes*. Медицинск. паразитол., 3: 63—68.
- K o g u r e M. 1933. The influence of light and temperature on certain characters of the silk worm. Kyushu Imp. Univ. Dep. Agric. Journ., 4: 1—93.
- W a y M. G. а. В. А. Н о р k i n s. 1950. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diataraxia oleracea* L. Journ. Exp. Biol., 37, 3—4: 365—376.

Кафедра общей биологии
Ивановского медицинского института
и энтомологический сектор Института малярии,
медицинской паразитологии и гельминтологии
Министерства здравоохранения СССР.

SUMMARY

It has been established experimentally that the embryonic diapause in *Aedes caspius dorsalis* Mg. is influenced by environmental factors. The autumnal embryonic diapause can be inhibited by high temperature.

The diapause can be inhibited even in those eggs that have been kept for six days in the laboratory under relatively low autumn temperatures.

The onset of the diapause in autumn eggs is determined by the external temperature during the final stages of the embryonic development.

Only few larvae hatched at 18.2°—18.3° C; no hatching was observed at temperatures lower than that. At 21.2° C the proportion of eggs from which larvae hatched rose up to 18.6 per cent.

The temperature of 25° C fails to inhibit the diapause in all the eggs, while at 30° C the hatching of larvae from autumn eggs is almost as high as it is from summer eggs.

Successive generations of *Aedes caspius dorsalis* are different qualitatively with respect to their potential tendency to diapause, because different generations develop under different environmental conditions. The eggs deposited by females of the first generation never fall into diapause. The diapause in these eggs cannot be induced by the action of low temperatures either on the females completing their gonotrophic cycle, or directly on the deposited eggs. Eggs deposited by both the second and the third generations either complete their development or fall into diapause, depending upon the external temperature.

As it has been shown by the field observations in the vicinity of Ivanovo, the number of generations of *Aedes caspius dorsalis* varies in different years

from two to three per season at the same locality, being influenced by the precipitation and temperature conditions during the season.

The development of *Aedes caspius dorsalis* is influenced by ecological factors in two ways: in the first place, these factors determine the development of two types of eggs — potentially active and potentially inclined to diapause; in the second place, the possibility of further development also depends on the environmental factors.

For these experiments the mosquitoes were taken from the populations of the city of Ivanovo and its environments.
