

Н. В. Хелевин

СЕЗОННОСТЬ ОТРОЖДЕНИЯ И ЯВЛЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ ДИАПАУЗЫ У *AËDES CASPIUS DORSALIS* MG. (DIPTERA, CULICIDAE)

[N. V. KHELEVIN. THE SEASONAL CHARACTER OF HATCHING AND THE EMBRYONIC DIAPAUSE IN *AËDES CASPIUS DORSALIS* MG. (DIPTERA, CULICIDAE)]

Комары рода *Aëdes* — весьма агрессивные кровососы и переносят ряд заболеваний. *A. caspius dorsalis* Mg. широко распространен в пределах Голарктики. Сведения по его биологии немногочисленны и носят отрывочный характер. Особенно плохо изучена биология яйцевой стадии развития, без знания которой невозможно правильно понять явление сезонности отрождения личинок у *A. caspius dorsalis*. Настоящая статья является попыткой восполнить этот пробел. Работа проведена в окрестностях г. Иванова.

Еще в 1941 г. было замечено, что яйцекладки *A. caspius dorsalis*, произведенные в июле, дали отрождение большей части личинок вскоре после затопления. Из яиц, отложенных в сентябре, получить личинок после затопления не удалось, хотя весной из этих яиц вылупились личинки. Это явление невольно навело на мысль о наличии задержки в развитии у яиц осенних кладок *A. caspius dorsalis* (Хелевин, 1946б). Поэтому начиная с 1942 г. в течение ряда лет мы стали учитывать процент отрождения личинок в зависимости от времени откладки яиц. Результаты наблюдений 1942 г. сведены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

Сезонность отрождения личинок *Aëdes caspius dorsalis*

№ группы	Период яйцекладки в 1942 г.	Число яйцекладок	Число отложенных яиц	Средний % отрождения личинок из яиц до 7/XII 1942
1	С 5 VI до 9 VIII	22	3428	77.1
2	С 16 VIII до 28 VIII	10	1644	13.1
3	С 4 IX до 19 IX	11	1716	0

В июне, июле и начале августа было получено 22 яйцекладки с общим числом яиц 3428. Из яиц этой группы 77.1% личинок отродились в первый летне-осенний сезон, из них 65.2% личинок вылупились в течение первой декады после затопления.

Однако 22.9% яиц летней группы не дали отрождения до декабря 1942 г. Из оставшихся яиц зимой 1942/1943 г. и весной 1943 г. в условиях лаборатории продолжали отрождаться личинки. За зимний и весенний период (до 1 V 1943) отродилось еще 11.3% личинок.

Таким образом, в отрождении *A. caspius dorsalis* ясно выражена асинхронность. Часть яиц обладает продолжительной летней диапаузой, возникновение которой можно объяснить так же, как и у других видов *Aedes*, приспособлением к выплоду во временных пересыхающих водоемах. Процент отрождения личинок *A. caspius dorsalis* из летних кладок не отличается постоянством; наоборот, он резко колеблется в различные годы. Так, если в 1942 г. он равнялся 77.1%, то в 1949 г. составлял 92.8%.

Во второй половине августа 1942 г. процент отродившихся из яиц личинок резко упал и в различных кладках колебался от 0 до 66%, в среднем 13.1%. Сюда включено 10 яйцекладок с общим числом яиц 1644. Отрождение личинок из сентябрьских яйцекладок задерживалось в условиях лаборатории до первой половины декабря. В сентябре было получено 11 яйцекладок с общим числом яиц 1716. При затоплении водой этих яиц отрождения личинок получить не удалось даже при условии, когда яйца, по окончании периода эмбрионального развития, в сентябре, октябре и ноябре, все время находились под водой, которая неоднократно менялась. Опыты с периодическим освобождением яиц от затопляющей их воды на 3—4 дня и новыми затоплениями дали аналогичные результаты.

Температура в сентябре и начале октября в лаборатории держалась в пределах 15—21° С. Впервые 7 XII две из сентябрьских яйцекладок дали отрождение 4 личинок (при 12°). В дальнейшем отрождение из этих и других яйцекладок продолжалось в течение всей зимы, хотя температура не поднималась выше 13°. Исключение составляет период с 10 I по 21 II, когда температура в лаборатории упала до 4—8° С — ниже минимального порога отрождения (Хелевин, 1944, 1946б). Поэтому невольно напрашивается мысль, что задержку отрождения личинок из сентябрьских яйцекладок *A. caspius dorsalis* можно объяснить лишь способностью этого вида к эмбриональной диапаузе. Во всяком случае, под понятие холодового оцепенения это явление не подходит. При оцепенении вероятность отрождения личинок из яиц в сентябре—октябре была бы большей, так как температура в лаборатории стояла более высокая. Можно допустить, что некоторое понижение температуры осенью просто замедлило развитие личинок в яйцах. Однако вскрытие сентябрьских яиц через 10—13 дней после кладки показало, что личинки в них уже вполне сформированы, хотя и не способны к немедленному вылуплению. Длительное просушивание яиц в этот период также не оказало на них губительного действия.

Если даже вопрос о характере задержки временно оставить в стороне, то из наблюдений можно сделать вывод, что процент отрождения личинок из яиц *A. caspius dorsalis* по мере приближения к осени падает и в сентябрьских яйцекладках равняется нулю. Аналогичные наблюдения, проведенные в последующие годы, в схеме подтвердили этот вывод.

Однако обнаружено, что процент отрождения личинок из яиц летних кладок может доходить до 100, а полный охват задержкой в развитии яиц у *A. caspius dorsalis* в одни годы наблюдается в кладках последних чисел августа, а в другие — первых чисел сентября (1947, 1949 гг.).

Наблюдения, проведенные в полевых условиях, также подтверждают, что осенью у *A. caspius dorsalis* наблюдается задержка в развитии яиц. Установлено, что личинки старших возрастов *A. caspius dorsalis* встречаются в водоемах до последних чисел октября. Личинки первого возраста в этот период могут встречаться лишь в виде исключения, но личиночные биотопы этого вида осенью часто бывают наполнены водой, под которой на земле находятся яйца *Aedes*. Так, 24 X 1949, в период потепления, произведен тщательный облов сачком водоема у Соковского моста, который является типичным личиночным биотопом *A. caspius dorsalis*. Со всего водоема выловлено только 6 личинок первого возраста

и 1 личинка четвертого возраста (личинки первого возраста успели уже приобрести темную пигментацию). 4 XI 1949 в оттепель, когда ледяной покров частично растаял, местами же был разрушен, там же после длительного облова было поймано 7 личинок первого возраста. Весной же 1950 г. в этом водоеме на взмах сачка вылавливалось более сотни личинок. Таким образом, задержка отрождения личинок из яиц даже при полевых наблюдениях очевидна. Одновременно следует отметить, что в периоды потепления возможно отрождение отдельных личинок. Указанные материалы вполне согласуются с наблюдениями, проведенными в условиях лаборатории. Однако одни полевые наблюдения не дают возможности решить вопрос, наблюдается ли у *A. caspius dorsalis* осенняя эмбриональная диапауза или состояние холодового оцепенения. В некоторой мере на этот вопрос дает ответ следующий опыт. Осенью были взяты куски дерна из личиночного биотопа, расположенного в заболоченной пойме с большой водосборной площадью. Средняя часть заболоченного участка в течение сезона несколько раз подвергалась затоплению, и в водоеме отрождались личинки. Дерн брался как с участков, прилегающих к воде, так и с затопленных участков. Добытый в октябре дерн доставлялся в лабораторию и заливался водой. Отрождения личинок не наблюдалось или отрождались единичные личинки. Зимой дерн повторно затапливался водой. Наблюдалось массовое отрождение личинок. Указанные опыты были поставлены в 1946, 1948 и 1949 гг., причем результаты их оказались совершенно сходными. Табл. 2 показывает отрождение личинок из яиц *A. caspius dorsalis*, находящихся на кусках дерна, доставленного в лабораторию 18 X 1949.

Таблица 2

Осенняя задержка отрождения личинок *Aedes caspius dorsalis* из яиц, отложенных в естественных условиях

№ кус- ка дерна	Размер куска дерна (в см)	Дата пер- вого за- топления (1949 г.)	Количе- ство от- родив- шихся личинок	Дата вто- рого за- топления (1950 г.)	Количе- ство от- родив- шихся личинок	Примечания
1	25 × 25	20 X	0	1 II	140	Дерн взят с участка, приле- гающего к воде.
2	25 × 25	20 X	4	1 II	121	Дерн взят из воды под кром- кой льда.
3	25 × 25	20 X	2	1 II	289	Дерн взят с участка, приле- гающего к воде.
4	25 × 25	20 X	0	1 II	69	Дерн взят из воды под кром- кой льда.

Табл. 2 показывает, что личинки в октябре почти не отрождались, а в феврале из тех же яиц наблюдалось массовое вылупление личинок. Средняя температура в лаборатории 20 и 21 X 1949 была даже несколько выше, чем 1 и 2 II 1950 (20 и 21 X 1949 17.5° С, 1 и 2 II 1950 16.8° С). Следовательно, задержка отрождения личинок из яиц *A. caspius dorsalis* не может быть объяснена явлением холодового оцепенения, и полученные данные дают основание считать, что в процессе эволюции у *A. caspius dorsalis* выработалась осенняя эмбриональная диапауза.

Следует отметить, что для опытов, доказывающих наличие у *A. caspius dorsalis* осенней эмбриональной диапаузы, дерн следует брать с личиночных биотопов, имеющих большую водосборную площадь, чтобы

водоем в течение сезона по крайней мере 2—3 раза затапливался водой и в нем отрождались личинки. Если же дерн будет взят с личиночных биотопов, которые дали только весенний выплод комаров, а второго отрождения в них не было или оно, в силу незначительного затопления водоема, носило частичный характер, то можно прийти к противоположным выводам. Это объясняется свойством первого поколения комаров откладывать яйца, неспособные впасть в состояние диапаузы.

Для выяснения характера задержки в отрождении личинок из яиц в 1942 г. поставлен следующий опыт: яйцекладки комаров №№ 33 и 34 (отложенные 4 и 5 IX) были помещены 16 IX в термостат при температуре 23° С. Содержание яиц при этой температуре в течение 8 дней не привело к отрождению личинок из яиц, хотя в летние месяцы при температуре 23° С отрождение происходило интенсивно.

Приведенный опыт, доказывающий наличие эмбриональной диапаузы у *A. caspius dorsalis*, к сожалению, не был достаточным по своему объему и не решал вопроса, возможно ли отрождение из яиц осенних кладок при относительно высоких (летних) температурах.

Поэтому в 1949 г. мы решили повторить этот эксперимент в большем объеме и довести его до конца. Для этой цели 10 яйцекладок *A. caspius dorsalis*, отложенных в сентябре, были разделены на 2 группы. Одна часть каждой яйцекладки содержалась в условиях лаборатории, другая (равная) часть ставилась в термостат при температуре 25 или 30° С. Результаты опытов с отрождением личинок из яиц сентябрьских кладок в условиях термостата сведены в табл. 3, а данные контроля — в табл. 4.

Яйцекладки *A. caspius dorsalis*, взятые под опыт, были получены в условиях лаборатории в период с 5 по 16 IX 1949. В лаборатории на влажной фильтровальной бумаге, в стаканчиках, они содержались не менее 11 и не более 29 суток, т. е. подвергались воздействию пониженных температур, при которых в предыдущих опытах развивалось у яиц свойство задержки отрождения. Затем яйцекладки ставились в термостат при температуре 25 или 30° С и через 96 часов затапливались водой. При организации опытов учитывались данные, полученные нами в предшествующие годы с летними яйцекладками (Хелевин, 1946а). В частности, нами отмечалось, что развитие личинок в яйцевой скорлупе возможно как во влажной среде, так и под слоем воды. Минимальный срок от момента яйцекладки до вылупления составляет 5—6 суток (при температуре 23.5° С). Вода в сосудах с яйцекладками периодически (1 раз в неделю) менялась. Смена воды, как нами установлено ранее, в значительной степени стимулирует вылупление личинок из яиц (Хелевин, 1946а). При постановке опыта мы для четырех яйцекладок из десяти допустили некоторую модификацию, т. е. полученные в лабораторных условиях яйцекладки выдерживались в лабораторных условиях на сырой фильтровальной бумаге от 4 до 11 дней, затем в лаборатории же затапливались водой и содержались под ней в течение 11—19 суток. После этого яйцекладки переносились (8 X) в термостат с температурой 30° С.

Весьма характерно, что при затоплении яиц *A. caspius dorsalis* в лаборатории немедленного отрождения личинок из яиц не происходило. Даже после помещения яйцекладок в термостаты в первые дни личинки из яиц или совершенно не отрождались, или отрождались в некоторых яйцекладках единичные личинки. До 1 X 1949 отродилось всего 2 личинки из 819 яиц, в первую декаду октября 5 личинок, а всего в октябре 93 личинки, т. е. 11.3%; в ноябре отродилась основная масса личинок — 348 личинок (42.5%), в декабре — 125 личинок (15.3%), в январе — 14 личинок, а в феврале — только 2. В дальнейшем отрождение личинок из яиц не происходило (до ноября 1950 г.). При просмотре яиц в ноябре 1950 г. оказалось, что все оставшиеся яйца деформированы. Вскрытие

Таблица 3

Отрождение личинок *Aedes caspius dorsalis* из яиц сентябрьских кладок
в условиях термостата

№ яйцекладки	Число яиц, взятых под опыт	Дата яйцекладки	Дата затопления	Дата помещения в термостат	Отрождение личинок							
					до 1/X	декады октября			ноябрь	декабрь — февраль	всего	% отрождения
						I	II	III				
При температуре 25° C												
103	48	8/IX	27/IX	23/IX	0	2	2	0	32	1	37	77.1
110	56	9/IX	27/IX	23/IX	0	0	8	2	26	8	44	78.6
113	87	9/IX	27/IX	23/IX	1	0	0	8	40	2	51	58.6
116	114	10/IX	27/IX	23/IX	0	2	0	1	49	31	83	72.8
124	65	12/IX	27/IX	23/IX	1	0	3	1	48	0	53	81.5
Всего. . .	370	—	—	—	2	4	13	12	195	42	268	72.4
При температуре 30° C												
91	117	5/IX	27/IX	23/IX	0	0	19	1	40	31	91	77.8
109	74	9/IX	19/IX	8/ X	0	1	0	0	0	54	55	74.3
125	61	12/IX	19/IX	8/ X	0	0	0	2	30	10	42	68.9
143	108	15/IX	19/IX	8/ X	0	0	0	38	37	1	76	70.4
146	89	16/IX	27/IX	8/ X	0	0	2	1	46	3	52	58.4
Всего. . .	449	—	—	—	0	1	21	42	153	99	316	70.4
Итого. . .	819	—	—	—	2	5	34	54	348	141	584	71.3

яиц подтвердило, что личинки в яйцах погибли и к этому времени разложились.

Процент отрождения личинок из яиц в условиях термостата с температурой 25°С достиг 72.4%, а в термостате с температурой 30°С 70.4%, в среднем 71.3%.

Обращает на себя внимание высокий процент гибели яиц. Это легко может быть объяснено тем, что условия для прохождения развития на данной стадии не отвечали требованиям организма.

Анализ материалов, приведенных в табл. 3, показывает, что осенние яйцекладки *A. caspius dorsalis* дают задержку в отрождении личинок из яиц, которая не может быть сразу прекращена действием высоких (летних) температур, т. е. *A. caspius dorsalis* имеет осеннюю эмбриональную диапаузу. Однако выход яиц из состояния диапаузы возможен при относительно высоких температурах.

Обращает на себя внимание, что отдельные личинки (яйцекладки №№ 113, 124, 109) сразу же после помещения в термостат яйцекладки, залитой водой, или после затопления в термостате, вылупляются из яиц. Это напоминает явление холодового оцепенения и дает основание утверждать, что не у всех яиц одной кладки физиологические процессы, обеспечивающие задержку в развитии, выражены в одинаковой мере.

Анализ табл. 4 также показывает, что яйца сентябрьских кладок находятся в состоянии диапаузы. Если сопоставить отрождения в октябре с отрождением личинок в январе, то совершенно очевидно, что в октябре при средней месячной температуре 16.3°С отрождение личинок

Таблица 4

Отрождение личинок *Aedes caspius dorsalis* из сентябрьских кладок в условиях лаборатории

№ яйце- кладки	Число яиц, взятых под опыт	Дата яйце- кладки	Дата за- топления	Отрождение личинок						
				до 1/X	октябрь	ноябрь	декабрь— февраль	в последую- щих месяцах	всего	% отрожде- ния
91	117	5/IX	27/IX	0	0	1	68	25	94	80.3
103	49	8/IX	27/IX	2	0	0	16	19	37	75.5
109	73	9/IX	19/IX	0	0	0	45	14	59	80.8
110	57	9/IX	27/IX	0	0	0	40	1	41	71.9
113	88	9/IX	27/IX	0	0	0	66	2	68	77.3
116	114	10/IX	27/IX	0	0	2	84	9	95	83.3
124	64	12/IX	27/IX	0	0	0	44	0	44	68.7
125	61	12/IX	19/IX	0	0	0	26	24	50	81.9
143	108	15/IX	19/IX	0	0	1	73	8	82	75.9
146	90	16/IX	27/IX	0	0	0	59	3	62	68.9
Итого. . .	821	—	—	2	0	4	521	105	632	76.9

из яиц не происходило, хотя температура в лаборатории поднималась до 20°C; в январе же, когда температура в лаборатории колебалась от 9.1 до 19.0°C, при средней месячной температуре в 14.1°C, происходило достаточно интенсивное отрождение личинок. Вскрытие яиц в первой декаде октября, так же как и в предыдущих случаях, показало, что личинки в них вполне сформированы. В условиях лаборатории в контрольной группе одна из личинок (в яйцекладке № 143) отродилась в первой декаде ноября. Отдельные личинки из различных яйцекладок продолжали отрождаться в течение декабря. В январе темп отрождения личинок из яиц резко повысился и достиг своего максимума в феврале. Март и апрель характеризуются постепенным падением интенсивности отрождения личинок из яиц. В последующие за апрелем месяцы наблюдалось отрождение только единичных личинок.

Сопоставление табл. 3 и 4 показывает, что в условиях термостата (температура 25—30°C) интенсивность отрождения достигает своего максимума в ноябре, а в условиях лаборатории — в феврале. Единичные личинки в термостате отрождаются также значительно раньше.

Из описанных опытов можно сделать вывод, что относительно высокая (летняя) температура ускоряет прохождение диапаузы у осенних яиц *A. caspius dorsalis*, но при этом несколько повышается процент гибели яиц.

Разобранные нами опыты с действием высоких и средних (лабораторных) температур на ход эмбриональной диапаузы у *A. caspius dorsalis* не дают ответа на два вопроса: 1) как скоро яйца выходят из состояния диапаузы в условиях природы? 2) ускоряют или задерживают прохождение диапаузы низкие температуры?

Решить эти вопросы мы попытались в двух сериях опытов. Первая серия опытов имела своей целью установить продолжительность эмбриональной диапаузы *A. caspius dorsalis* в условиях, максимально приближенных к естественным. Для этой цели 30 яйцекладок *A. caspius dorsalis* были разделены на 2 равные группы (каждая яйцекладка делилась пополам). Одна группа содержалась в условиях лаборатории в стаканчиках на сырой фильтровальной бумаге и служила контролем; другая — в та-

ких же сосудах и также на сырой фильтровальной бумаге была помещена на открытом воздухе (на земле), под навесом, прилегающим к дому. Задержка в развитии у яиц, взятых под опыт, возникла еще в условиях лаборатории. Контрольные вскрытия и затопление яиц показало, что личинки в них сформировались, но отрождение не происходит (за исключением единичных личинок).

3 XI 1947 половина каждой яйцекладки была вынесена на улицу и помещена в описанные условия. Вынесенные части яйцекладок были разделены на пять, приблизительно равноценных подгрупп. Одна из подгрупп была внесена в лабораторию и затоплена водой ровно через месяц (3 XII), другая подгруппа — через 2 месяца, третья — через 3, четвертая — через 4, а пятая подгруппа была внесена в лабораторию и затоплена водой уже весной (3 IV 1948), т. е. через 5 месяцев. В дальнейшем наблюдение за отрождением личинок из яиц, подвергшихся охлаждению, происходило до 18 XI 1948. Наблюдение за контрольной группой закончилось к этому же времени.

Таблица 5

Продолжительность эмбриональной диапаузы *Aedes caspius dorsalis* в условиях, максимально приближенных к естественным

№ подгруппы	Число яиц, взятых под опыт	Дата позавращения в лабораторию и затопления	Отродилось личинок после затопления									
			за I декаду		за II декаду		за III декаду		в последующее время		всего	
			число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
1	463	3/XII	13	2.8	11	2.4	27	5.8	344	74.3	395	85.3
2	387	3/ I	25	6.5	47	12.1	106	27.4	123	31.8	301	77.8
3	443	3/ II	272	61.4	57	12.9	24	5.4	16	3.6	369	83.3
4	469	3/ III	331	81.2	7	1.5	0	0	4	0.9	392	83.6
5	442	3/ IV	360	81.4	5	1.1	0	0	0	0	365	82.6

При анализе табл. 5 легко заметить, что чем дольше яйца *A. caspius dorsalis* пребывают в условиях, максимально приближенных к естественным, тем дружнее происходит отрождение личинок из яиц. Группа яйцекладок, внесенная в лабораторию 3 XII 1948 и затопленная водой, не дала сколько-нибудь дружного отрождения личинок. Отрождение личинок из этих яиц продолжалось в течение ряда месяцев, при этом основная масса личинок отродилась в январе—феврале 1948 г. Отрождение личинок из яиц в этой подгруппе весьма близко по своему характеру к отрождению в контрольных яйцекладках (табл. 6). Однако намечается некоторое ускорение темпа отрождения в подгруппе, которая содержалась в условиях, близких к естественным, т. е. подвергалась охлаждению. В этой подгруппе максимальное отрождение личинок из яиц произошло в январе, а в контрольной — в феврале. Продолжительность периода отрождения личинок из яиц ясно показывает, что к декабрю основная масса яиц *A. caspius dorsalis* в естественных условиях еще не вышла из состояния диапаузы.

Яйцекладки, внесенные в лабораторию и залитые водой 3 I, дают уже более дружное отрождение личинок из яиц. Основная масса личинок отродилась в течение 4 декад. Однако единичные личинки продолжали отрождаться вплоть до июля. Одна яйцекладка дала необычно про-

должительную задержку в отрождении большинства личинок (№ 228); в этой кладке 81 % от общего числа отродившихся личинок вылупился из яиц только в мае.

Таблица 6

Отрождение личинок *Aedes caspius dorsalis* из сентябрьских кладок в условиях лаборатории

№ подгруппы	Число яиц, из- тых под опыт	Отрождение личинок										%, отрожде- ния
		до 1/X	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	в последую- щие месяцы	всего	
1	464	0	0	1	21	144	167	19	7	2	361	77.8
2	387	0	0	1	21	78	167	13	6	1	287	74.2
3	444	1	0	1	24	82	159	51	2	6	326	73.4
4	466	1	0	0	39	97	163	39	6	13	358	76.8
5	442	2	0	0	7	93	226	17	5	3	353	79.9
Всего. . .	2203	4	0	3	112	494	882	139	26	25	1687	76.6

Если сопоставить темп отрождения во вторых подгруппах опыта и в контроле, то легко сделать вывод о стимулирующем действии охлаждения на отрождение личинок из яиц. Низкие температуры сокращают срок пребывания яиц в состоянии диапаузы. Из яиц, которые содержались на открытом воздухе, т. е. подверглись охлаждению после затопления 3 I 1948, в течение 30 дней отродилось 59.1 % личинок (от общего числа вылупившихся личинок за весь период опыта), тогда как в контроле в январе только 27.1 % личинок покинули скорлупу яйца.

Отрождение личинок из яиц в подгруппах, внесенных в лабораторию 3 II 1948, 3 III 1948 и 3 IV 1948, происходило еще в более короткие сроки. В февральской подгруппе основная масса личинок отродилась в течение первых двух декад, однако и в последующие месяцы происходило отрождение немногочисленных личинок.

В подгруппе, внесенной в лабораторию и залитой водой 3 IV, произошло дружное отрождение личинок из яиц: 98.7 % личинок отродилось в течение I декады, остальные 1.3 % отродились в последующие 10 дней. Однако следует отметить, что даже в яйцекладках, в которых отрождение личинок заканчивалось, в течение декады оно происходило несинхронно.

Из сопоставления табл. 5 и 6 можно сделать также вывод, что яйца *A. caspius dorsalis* могут выйти из состояния диапаузы как в лабораторных условиях, при положительных температурах, так и в естественных условиях при отрицательных и близких к ним температурах. Однако средний процент отрождения яиц, зимующих в условиях, близких к естественным, несколько выше среднего процента отрождения в группе яиц, содержащихся в условиях лаборатории (82.6 и 76.6 %). Повторение наблюдений в другие годы дало аналогичные результаты.

Если же сопоставить процент отрождения по каждой яйцекладке в отдельности, то в отдельных кладках лабораторной группы процент отрождения равнялся и даже стоял выше процента отрождения зимующих в естественных условиях. Это зависит от того, что причины гибели яиц в зимний период разнообразны. Так, в лаборатории нередко яйцекладки поражаются плесневым грибом. В таких кладках процент отрождения яиц бывает несколько, а иногда и значительно ниже среднего.

Содержание яиц на открытом воздухе на сырой фильтровальной бумаге в стаканчиках также имеет ряд недостатков: при температурах ниже нуля избыточная вода в стаканчике замерзает, стекло образует трещину и в период потепления фильтровальная бумага может играть отрицательную роль, подсушивая яйца. Возможны и элементы случайности при делении яйцекладки на группы.

Ведущая роль в сохранении жизнеспособности яиц, очевидно, обусловлена тем, насколько абиотические условия среды, т. е. температура и влажность, в зимний период времени соответствуют требованиям организма на данной стадии развития.

Однако следует указать, что причины гибели яиц не являлись целью наших исследований, и этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении.

Сопоставлением данных, приведенных в табл. 4 и 6, с температурным режимом в лаборатории¹ мы установили, при каких температурных условиях у осенних яиц *A. caspius dorsalis* развивается эмбриональная диапауза. Диапауза у яиц *A. caspius dorsalis* осенью 1949 г. развилась в яйцах различных кладок в пределах относительно близких средних температур: от 15.6 до 18.3 °C. Средние температуры в лаборатории в сентябре 1947 г. для различных кладок были от 15.9 до 18.2 °C. Максимальная температура в 1947 г. достигала 19—23 °C, а минимальная колебалась в пределах от 13.3 до 16 °C. Таким образом, можно считать доказанным, что даже при относительно высокой средней температуре (плюс 17.4—18.3 °C) у яиц *A. caspius dorsalis* может развиваться эмбриональная диапауза. Однако очевидно, что указанные высокие средние температуры являются не совсем благоприятными для развития эмбриональной диапаузы, так как вскоре после затопления из яиц некоторых кладок отрождаются единичные личинки (яйцекладки №№ 224, 226 и 230 1947 г. и яйцекладка № 103 1949 г.). Следует отметить, что температура воды в часы отрождения никогда не была ниже 18.2—18.3 °C. Аналогичное явление имело место и в 1950 г. В другие годы, с более низкими температурами, отрождение личинок из сентябрьских кладок не происходило.

Анализ табл. 5 и 6 показывает, что не все яйца *A. caspius dorsalis*, как содержащиеся в условиях лаборатории, так и зимовавшие (полностью или частично) в обстановке, близкой к естественной, дали отрождение личинок из яиц.

Наблюдения за опытами, суммированными в табл. 5 и 6, продолжались до 18 XI 1948. Основная масса личинок даже в лабораторных условиях отродилась в течение зимы. Однако единичные личинки отрождались до июля 1948 г. (включительно); в дальнейшем отрождение личинок прекращается. В течение 3 месяцев (май, июнь, июль) в лабораторной группе отродилось 25 личинок, из них в яйцекладке № 275 (представляющей некоторое исключение) отродилось в мае 1948 г. 13 личинок. Следовательно, во всех остальных яйцекладках за это время отродилось только 12 личинок.

Из числа яиц, которые зимовали различное время в условиях, максимально приближенных к естественным, отродилось в период май—июнь всего 8 личинок, из них в первой подгруппе, которая только один месяц подвергалась охлаждению в естественных условиях, отродилось 5 личинок; во второй подгруппе — 3 личинки. Во второй подгруппе личинки отродились в мае. В третьей, четвертой и пятой подгруппах, которые содержались в естественных условиях 3—5 месяцев, отрождение личинок закончилось раньше мая, хотя пятая подгруппа была внесена в лабораторию и затоплена 3 IV.

¹ Для изучения температурного режима лаборатории нами измерялась в течение ряда лет температура воздуха и воды 3 раза в сутки (в 8, 13 и 19 часов).

Из разобранной серии опытов можно сделать также вывод, что эмбриональная диапауза у *A. caspius dorsalis* как в лаборатории, так и в естественных условиях заканчивается значительно раньше весеннего снеготаяния. В течение зимы большинство яиц, хотя и в разные сроки, выходит из состояния диапаузы и в условиях лаборатории отрождается, а в естественной обстановке и после снятия диапаузы продолжает находиться в состоянии оцепенения. Можно утверждать, что основная масса яиц выходит из состояния диапаузы в условиях лаборатории в течение января—февраля (табл. 6), а в естественных условиях — к февралю (табл. 5, вторая и третья группы). Большинство яиц, внесенных в феврале с улицы в лабораторию, немедленно выходит из состояния оцепенения и дает отрождение личинок. Очевидно, что чем дольше яйца *A. caspius dorsalis* содержатся в условиях, максимально приближенных к естественным, тем лучше, тем дружнее они дают отрождение личинок. Поэтому вероятность пребывания яиц в состоянии диапаузы в естественных условиях весной, после затопления будущих личиночных биотопов, весьма мала.

К 18 XI 1948 наблюдения за отрождением личинок из яиц в обеих группах были прерваны, часть яиц погибла (разрушилась), другая часть была утеряна при смене воды. 18 XI 1948 в группе яиц, которая некогда подвергалась охлаждению в естественной обстановке, мы нашли 223 яйца, по внешнему виду вполне жизнеспособных. В лабораторной группе было обнаружено 239 яиц, сохранивших свою форму. В этот день, воспользовавшись оттепелью, мы вынесли все сохранившиеся яйца на улицу, под навес, в описанных ранее стаканчиках на сырой фильтровальной бумаге. 12 IV 1949 обе группы яиц были возвращены в лабораторию и затоплены водой. Из яиц, которые в течение первого года все время содержались в условиях лаборатории, 18 IV 1949 отродилось 6 личинок (5 личинок в яйцекладке № 232 и 1 личинка в яйцекладке № 242). В группе яиц, которые в год кладки подвергались охлаждению, отрождения личинок из яиц не последовало.

Следует указать, что яйца *A. caspius dorsalis*, отобранные 18 XI 1948, в основной массе сохранили свою форму до 12 IV 1949. Однако в сентябре 1949 г. было обнаружено, что основная масса яиц в обеих группах разрушилась. Вскрытие сохранившихся яиц показало, что личинки в них погибли и разложились. Дальнейшее наблюдение за поставленным опытом было нецелесообразно.

Результаты описанного опыта сведены в табл. 7.

Таблица 7

Продолжительность эмбриональной диапаузы у *Aedes caspius dorsalis*

№ группы	Период яйцекладки	Охлаждались ли яйца в естественных условиях в год кладки	Число яиц, взятых под опыт	Число отродившихся личинок до 18 XI 1948	Число сохранившихся яиц к 18 XI 1948	Условия содержания с 18 XI 1948 по 12 IV 1949	Дата отрождения личинок	Число отродившихся личинок
1	Сентябрь 1947 г.	Охлаждались	2204	1822	223	Охлаждались в естественных условиях		0
2	Сентябрь 1947 г.	Не охлаждались	2203	1687	239	Охлаждались в естественных условиях	18 IV 1949	6

Этот опыт прежде всего отвечает на вопрос о продолжительности диапаузы у *A. caspius dorsalis* в условиях, отклоняющихся от нормы для данной стадии развития. Эмбриональная диапауза у *A. caspius dorsalis* в условиях лаборатории может продолжаться более года. Осенние яйца изучаемого нами вида комаров для своего развития, сопровождающегося постепенным снятием диапаузы, требуют пониженных температур. Это наглядно показывают не только опыт, сведенный в табл. 7, но и материалы, приведенные в табл. 5 и 6.

Если температурные условия не благоприятствуют прохождению эмбриональной диапаузы *A. caspius dorsalis*, то развитие, приводящее к прекращению ее действия, может задерживаться на длительный период — до 15 месяцев. При этом часть яиц, находящаяся в состоянии диапаузы, может сохранять свою жизнеспособность до 15 месяцев и после периода охлаждения в естественных условиях способна дать отрождение вполне жизнеспособных личинок.

После охлаждения яиц, находящихся в состоянии диапаузы в естественных условиях в течение 1—5 месяцев, не наблюдается столь длительной задержки в отрождении личинок из яиц. При недостаточном сроке развития в условиях пониженной температуры (1—2 месяца) вылупление некоторых личинок задерживается до июля. Повторное охлаждение яиц в естественных условиях не дает отрождения новых порций личинок; диапауза в этих условиях хотя и с определенными трудностями, но все же может быть закончена. Следовательно, эмбриональная диапауза *A. caspius dorsalis* является стадией развития организма, для прохождения которой в норме требуются пониженные температуры (в пределах наших широт).

При подведении итогов опытов по изучению влияния высокой и низкой температуры создается впечатление о противоречивости в требованиях *A. caspius dorsalis* на стадии эмбриональной диапаузы к условиям существования. С одной стороны, мы пришли к выводу, что относительно высокая температура ускоряет прохождение диапаузы у осенних яиц этого вида, а с другой — утверждаем, что на этой стадии развития в норме требуется пониженная температура, которая также ускоряет прохождение диапаузы. Подобная пластичность в приспособлении к внешним условиям может найти себе объяснение в происхождении вида. *A. caspius* является голарктическим видом, который, очевидно, возник в Палеарктике, но у него сохранились черты, свойственные тропическим видам, что заставляет думать, что предками этого вида явились какие-то тропические формы рода *Aedes*. Однако новый вид носит «следы» старого, и эти «следы» позволяют виду так далеко расселиться на юг, вплоть до Эфиопской области (Hopkins, 1936),¹ а вновь приобретенные качества, как-то: большая морозоустойчивость яиц (до -43°C , — Хелевин, 1944) и наличие осенней эмбриональной диапаузы, позволили виду обитать даже за Полярным кругом (Тазовская губа, — Киселева, 1927).

Следует указать, что во всех описанных нами опытах диапаузирующие яйца *A. caspius dorsalis* подвергались длительному действию высоких или низких температур, измеряемому месяцами. Для выяснения влияния на снятие диапаузы кратковременного действия низких (отрицательных) температур под опыт были взяты 5 яйцекладок *A. caspius dorsalis* (№№ 104, 105, 106, 107, 108), полученных в условиях лаборатории в сентябре 1948 г. Эти яйцекладки подвергались 2 раза воздействию низких температур (14 и 28 X 1948). Продолжительность охлаждения каждый раз равнялась 12 часам. Для получения низких температур мы пользовались охлаждаю-

¹ *A. caspius dorsalis* Meigen и *A. caspius caspius* Pallas принимаются нами за географические подвиды (Мончадский, 1951).

щей смесью (дробленый лед с поваренной солью). Каждая из взятых под опыт яйцекладок делилась на две равные части: одна из них оставалась контрольной и содержалась в лаборатории, другая часть каждой яйцекладки подвергалась промораживанию. Температура понижалась до -20°C . После охлаждения, в день опыта яйцекладки были затоплены водой. Результаты описанного опыта и контроля к нему сведены в табл. 8 и 9.

Таблица 8

Стимулирующее действие отрицательных температур на отрождение личинок *Aedes caspius dorsalis* из яиц, находящихся в состоянии диапаузы

Число яиц, взятых под опыт	Отрождение личинок						% отрождения
	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	последующие месяцы	всего	
321	24	7	17	81	103	232	72.2

Таблица 9

Отрождение личинок *Aedes caspius dorsalis* из сентябрьских кладок 1948 г. в условиях лаборатории

Число яиц, взятых под опыт	Отрождение личинок						% отрождения
	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	в последующие месяцы	всего	
322	0	0	12	53	153	218	67.7

Анализ этих таблиц приводит к выводу, что низкие (отрицательные) температуры стимулируют отрождение личинок из яиц, находящихся в состоянии диапаузы. В замороженной группе мы отмечали необычно высокий процент отрождения личинок из яиц в октябре. К этому следует дополнить, что под опыт были взяты яйца *A. caspius dorsalis* из поздних сентябрьских кладок, у которых диапауза обычно бывает четко выраженной. В контрольной группе яиц, составленной из частей этих же яйцекладок, отрождение личинок ни в октябре, ни в ноябре 1948 г. не происходило.

Таким образом, низкие температуры не только способствуют постепенному снятию диапаузы в процессе развития в зимний период, что вытекает из предыдущих серий опытов, но и оказывают стимулирующее действие на процесс отрождения. Последнее относится к отрицательным температурам. При этом не следует забывать, что процент преждевременно отродившихся личинок незначителен (12.5%); отсюда вывод, что у основной массы яиц из поздне-сентябрьских кладок нельзя снять диапаузу кратковременным промораживанием. С другой стороны, опыт показывает, что яйца одной и той же кладки находятся осенью, так же как и летом, в разном состоянии, отличаясь своей реакцией на одни и те же внешние факторы.

Мы уже указывали, что, кроме осенней эмбриональной диапаузы, которая является приспособлением, обеспечивающим переживание вида в неблагоприятный для развития осенне-зимний период, у части яиц *A. caspius dorsalis* наблюдается еще летняя эмбриональная диапауза.

Летняя эмбриональная диапауза, столь характерная для всех видов *Aedes*, очевидно, возникла в процессе эволюции как результат приспособления к выплоду во временных пересыхающих водоемах. Внешне она выражается у *A. caspius dorsalis* в асинхронности отрождения личинок из яиц летних кладок.

В различные годы от 7.2 до 22.9% яиц летних кладок не дают отрождения личинок в течение первого летне-осеннего сезона. Часть личинок из этих яиц отрождается только зимой и весной следующего года. Для выхода яиц *A. caspius dorsalis* из состояния летней эмбриональной диапаузы большое значение имеет температурный режим.

Из 268 яиц, отложенных летом 1947 г. и не давших при многократных затоплениях отрождения личинок в течение теплого времени года, последующей зимой и весной в условиях лаборатории отродилось только 19 личинок, т. е. 7.1%.

Результаты опытов, полученные с летними яйцекладками 1948 и 1949 гг., показали, что если яйца *A. caspius dorsalis*, отложенные летом и не давшие до зимы отрождения личинок, содержать в условиях, близких к естественным, то они способны весной дать отрождение личинок в значительно большем количестве — до 48.6% (из 183 яиц отродилось 89 личинок). Следовательно, яйца *A. caspius dorsalis*, находящиеся в состоянии летней эмбриональной диапаузы, отличаются от яиц, находящихся в состоянии осенней диапаузы, по реакции на одинаковые условия среды.

ВЫВОДЫ

1. У комаров *Aedes caspius dorsalis* нами отмечено два типа эмбриональной диапаузы — летняя и осенняя. Происхождение летней эмбриональной диапаузы, очевидно, связано с приспособлением организма к выплоду во временных пересыхающих водоемах. Возникновение осенней диапаузы обусловлено приспособлением к суровым зимним условиям.

2. Отрождение личинок *A. caspius dorsalis* имеет ясно выраженную сезонность. Сезонность отрождения обусловлена, в первую очередь, наличием осенней эмбриональной диапаузы. Относительно высокие (летние) температуры ускоряют прохождение диапаузы у осенних яиц *A. caspius dorsalis*. Отрицательные температуры также способствуют выходу яиц из состояния диапаузы. Количество личинок, отродившихся из диапаузирующих яиц, находится в прямой зависимости от продолжительности охлаждения. Под действием низких температур у *A. caspius dorsalis* основная масса яиц выходит из состояния диапаузы в течение января—февраля. При зимовке в условиях, близких к естественным, реактивируются все жизнеспособные яйца.

3. При неблагоприятных для прохождения эмбриональной диапаузы условиях развитие, приводящее к прекращению ее действия, может задерживаться на длительный период времени. При этом часть яиц, находящаяся в состоянии диапаузы, может сохранять свою жизнеспособность до 15 месяцев и после периода охлаждения в естественных условиях способна дать отрождение вполне жизнеспособных личинок. Вылупление личинок из яиц, которые диапаузировали в течение 15 месяцев, практически задерживается до третьего теплого сезона.

ЛИТЕРАТУРА

- Киселева Е. Ф. 1927. К фауне комаров Тазовской губы. Русск. гидробиолог. журн., VI : 11—12.
 Мончадский А. С. 1951. Личинки кровососущих комаров СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР : 1—288.
 Хелевин Н. В. 1944. Биология *Aedes caspius dorsalis*. Иваново : 1—4.

- Х е л е в и н Н. В. 1945. Биология *Aedes caspius dorsalis*. Научн. тр. (1942—1944 гг.) Ивановского государственного медицинского института : 49—53.
- Х е л е в и н Н. В. 1946а. Яйцекладка и формирование личинки у *Aedes caspius dorsalis*. Сборн. тр. Ивановск. мед. инст. : 31—41.
- Х е л е в и н Н. В. 1946б. К биологии комаров рода *Aedes*. Мед. паразитол., 3 : 63—68.
- Х е л е в и н Н. В. 1949. Эмбриональная диапауза у комаров *Aedes*. Научн. тр. Ивановск. мед. инст. : 41—42.
- Н о р к и н s G. 1936. Mosquitoes of the Ethiopian region. London : 1—162.

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

SUMMARY

Two embryonic diapauses, viz. the summer and the autumn diapause, have been observed in *Aedes caspius dorsalis* Mg. Apparently the summer diapause has originated as an adaptation to the seasonal temporary desiccation of shallow waters, while the autumn diapause is an adaptation to overwintering under the adverse climatic conditions of the central regions of the European part of the U.S.S.R.

The hatching of larvae in *A. caspius dorsalis* is distinctly seasonal. The seasonal character of hatching is primarily the result of the autumn diapause. Relatively high (summer) temperatures accelerated the course of the diapause of the autumn eggs. Temperatures below zero were likewise observed to stimulate the emergence from the diapause. The proportion of eggs emerging from the diapause depends directly on the duration of exposure to low temperatures. In most eggs the diapause ends during January and February under the action of low winter temperatures. Practically all the viable eggs hibernating under the conditions approaching to normal are reactivated.

If the conditions are unfavourable for the normal course of the diapause, the processes that ultimately bring it to the end may be retarded for a long time. Some of the eggs with prolonged diapause caused by such conditions were observed to retain their viability for fifteen months of the state of diapause. After being exposed to low temperatures under natural conditions they continued their normal development and the larvae hatched from these eggs were quite viable.

Under the natural conditions the hatching of larvae from the eggs that had been diapausing for fifteen months is practically delayed until the third warm season.

The observation described were made in the environs of Ivanovo. The mosquitoes for the experiments were taken from the local population.