

А. С. Мончадский

**ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ У ХИЩНЫХ ЛИЧИНОК.
ПОДСЕМЕЙСТВА CHAObORINAE (DIPTERA, CULICIDAE). I**

[A. S. MONTCHADSKY. INTRASPECIFIC RELATIONS OF PREDACEOUS LARVAE OF THE SUBFAMILY CHAObORINAE (DIPTERA, CULICIDAE). REPORT I]

Как известно, на роль в видообразовании внутри- и межвидовых отношений и на их характер существуют две противоположные точки зрения. Согласно одной — между особями одного вида существуют конкурентные отношения, могущие достигать в условиях перенаселенности, недостатка пищи и т. п. большой остроты и являющиеся ведущим фактором эволюции вида. При этом внешние по отношению к виду факторы, в том числе межвидовые отношения, сами по себе, не определяют специфики эволюционного процесса, а действуют лишь через внутривидовые отношения. Согласно другой точки зрения, острые конкурентные отношения между особями одного вида не только отсутствуют, но они взаимопользны при сожительстве особей в одном сообществе, тогда как межвидовые отношения носят острый конкурентный характер. Внутривидовые отношения не являются движущими силами в процессе эволюции вида. Его определяют внешние факторы, в том числе и межвидовые отношения. Между этими крайними точками зрения существуют разнообразные переходы.

Если для растений в качестве доказательств отстаиваемой точки зрения часто привлекались и специально поставленные опыты и наблюдения и споры велись о степени их достоверности и доказательности, то в отношении животных специальные опыты практически отсутствовали, а аргументация за и против основывалась на биологических наблюдениях, часто привлекавшихся без достаточно критического к ним отношения.

Обе спорящие стороны были, однако, сходны в одном: в забвении того, что внутри- и межвидовые отношения, подобно всем биологическим явлениям, не могут быть и оставаться неизменными, а должны изменяться в процессе эволюции вида, в ходе его приспособления к окружающим условиям существования. Такой антиисторичностью подхода, выражающейся в любой однозначной постановке вопроса о характере внутри- и межвидовых отношений, страдали в одинаковой мере защитники обеих крайних точек зрения.

С давних пор меня интересовали вопросы приспособительной эволюции семейства комаров, особенно их личинок, у которых разнообразие приспособлений к окружающей их среде поистине неисчерпаемо (Мончадский, 1936, 1937). Особенно интересны в этом отношении хищные личинки. Исследование биологии и поведения личинок, функциональный анализ их приспособлений к движению, питанию, дыханию в различных специфических условиях их мест обитания привели меня к убеждению, что они являются подходящими объектами для экспериментального изучения складывающихся между ними внутри- и межвидовых отношений.

В наших условиях для этого наиболее удобными были личинки подсемейства *Chaoborinae*. В таежной зоне встречаются, часто совместно в одних и тех же водоемах, представители трех близких родов этого подсемейства: рода *Cryophila* с одним видом (Мончадский, 1939), рода *Mochlonyx* с одним видом, имеющим две сезонных вариации (Мончадский, 1953) и рода *Chaoborus* с пятью видами. *Cryophila* имеют 1 поколение, у которого из перезимовавших яиц весной выходят личинки, в довольно сжатые сроки заканчивающие развитие. *Mochlonyx* имеет 2 поколения: весеннее из перезимовавших яиц и летнее. *Chaoborus* имеет 2 летних поколения и 1 зимующее на фазе личинки. Таким образом, весна и начало лета являются единственным периодом в течение года, когда в природе встречаются, часто совместно, личинки всех трех родов. С середины лета и до начала осени можно найти личинок *Mochlonyx* летнего поколения и личинок *Chaoborus*, поздней осенью и зимой в водоемах встречаются только последние.

Все личинки подсемейства *Chaoborinae* являются активными хищниками, за немногими исключениями, ведут пелагический образ жизни и имеют кожное дыхание. Наблюдения показали, что они питаются плавающими в толще воды или у ее поверхности ракообразными и личинками насекомых. При этом они могут схватывать и съедать и своих собратьев по виду, и личинок других видов *Chaoborinae*.

Работа была проведена в Пряжинском районе Карельской АССР в течение весны и начала лета 1958 г. Выбор места определялся большим обилием там редких в южной части таежной зоны личинок *Cryophila*. Дополнительные опыты с личинками летнего поколения *Mochlonyx* и *Chaoborus* проводились во второй половине лета и осенью в Ленинграде.

Автор выражает благодарность своему сотруднику, А. Н. Берзиной, за большую помощь в добыче материала и проведении опытов, а сотрудникам Отдела паразитологии Карельского филиала АН СССР — за помощь в выборе места и в организации работ.

1. ОПЫТЫ ПО ВНУТРИВИДОВЫМ ОТНОШЕНИЯМ У ЛИЧИНОК *CRYOPHILA*, *MOCHLONYX* И *CHAOBORUS*

При постановке опытов мы исходили из того, что при одинаковой численности личинок в одном и том же объеме воды, т. е. при одинаковой степени его населенности, наличие или отсутствие пищи должно оказывать влияние на степень остроты и конкурентности отношений между подопытными личинками. Поэтому для каждого вида ставились параллельно опыты без пищи и с пищей, дававшейся в избыточном количестве (личинки *Aedes*).

Сравнение результатов в этих параллельных сериях опытов позволило судить о наличии или отсутствии избирательной способности у личинок при схватывании ими добычи и в связи с этим — о соотношении явлений каннибализма и хищничества у исследованных объектов. Ниже приведены материалы опытов по совместному содержанию личинок одного и того же вида *Cryophila lapponica* Mart., *Mochlonyx culiciformis* De Geer и *Chaoborus crystallinus* De Geer. Всего по этому разделу в 13 сериях было поставлено 124 опыта с 1209 личинками.

Опыты в каждой серии ставились по возможности в одинаковых сосудах в объемах воды (50, 75 или 100 см³) с равным количеством личинок (5, 10 или 20 экз.). Все опыты просматривались дважды в сутки (утром и вечером); при этом производились учет живых, осмотр погибших личинок и куколок, вылов вылетевших взрослых комаров, смена воды и пищи. Опыт считался законченным, когда при отсутствии куколок в сосуде

Таблица 1

Опыты по совместному содержанию личинок *Cryophila lapponica*

Общее количество		Стадия и возраст личинок	Дата начала опытов	Осталось в живых к концу опытов				Съедено			Погибло от других причин			Длительность, опытов (в сутках)	
опытов	личинок			всего	из них			всего	из них		всего	из них		пределы	средняя
					лич.	кук.	взр.		лич.	кук.		лич.	кук.		

Без питания

6	55	L _{II} →III	23 V	6	6	0	0	49	49	0	0	—	—	5—6	5.8
12	100	L _{III} →IV	28—30 V	26	6	14	6	52	52	0	22	9	13	8—15	7.8

С питанием личинками *Aedes* соответствующей стадии

6	55	L _{II} →III	23 V	6	6	0	0	49	49	0	0	—	—	5—8	6.1
10	100	L _{III} →IV	28—30 V	46	3	29	14	47	46	1	7	3	4	7—13	10.1

оставалась одна личинка, а при наличии куколок последняя из личинок окукливалась.

Опыты с *Cryophila lapponica* Mart. Для опытов были сначала взяты зрелые личинки II и только что слинявшие личинки III стадии, а несколько позднее — зрелые личинки III и только что слинявшие личинки IV стадии. Результаты и все необходимые данные представлены в табл. 1.

Личинки конца II и молодые личинки III стадии в обеих сериях (без питания и с питанием) в среднем через 6 суток поедали друг друга настолько (на 89%), что в каждом опыте оставалось по одной личинке. Взаимное поедание происходило так быстро, что ни одна из личинок, даже в серии с неограниченным питанием не успевала окуклиться, а в серии без питания — слинять в IV стадию. Количество оставшихся в живых (по 6 в каждой серии) выражает только число опытов и не может служить мерой агрессивности личинок по отношению друг к другу.

В опытах с зрелыми личинками III и молодыми IV стадии было съедено в серии без питания 52%, а в серии с питанием 47% личинок. Уменьшение числа съеденных личинок в серии с неограниченным питанием сравнительно с серией без питания только на 5% очень незначительно и лежит в пределах ошибки. В серии с питанием взаимное поедание личинок *Cryophila*, в среднем составляя 50%, свидетельствует, несмотря на избыточное количество пищи (личинок *Aedes*), о полном отсутствии у них при схватывании добычи какой-либо избирательной способности между особями своего вида и личинками *Aedes*.

Обращает внимание почти полное отсутствие съеденных куколок. Если в опытах с молодыми личинками их не было, то в обеих сериях опытов с более зрелыми личинками окуклилось 80 личинок. Из этого числа была съедена только одна.

Так как отрождение личинок *Cr. lapponica* — вида, имеющего только одно (весеннее) поколение в течение года, было очень дружным, повторение опытов в том же году оказалось невозможным. Поэтому наши данные по совместному содержанию личинок этого вида ограничиваются приведенными материалами.

Опыты с *Mochlonux culiciformis* De Geer. По этому виду, как и в опытах с *Cr. lapponica*, были взяты зрелые личинки II и только что слинявшие личинки III стадии, а затем зрелые личинки III и только что слинявшие IV стадии.

Таблица 2

Опыты по совместному содержанию личинок *Mochlonyx culiciformis*

Общее количество		Стадия и возраст личинок	Дата начала опытов	Осталось в живых к концу опытов				Съедено			Погибло от других причин			Длительность опытов (в сутках)	
опытов	личинок			всего	из них			всего	из них		всего	из них		пределы	средняя
					лич.	кук.	взр.		лич.	кук.		лич.	кук.		
Без питания															
10	100	$L_{II \rightarrow III}$	19—23 V	10	10	0	0	90	90	0	0	0	0	5—10	6.1
10	100	L_{IV}	29—30 V	55	7	14	34	36	36	0	9	4	5	6—11	8.9
С питанием личинками <i>Aedes</i> II и III стадии															
10	100	$L_{II \rightarrow III}$	19—25 V	53	0	51	2	37	37	0	10	1	9	10—14	11.9
10	100	L_{IV}	29—30 V	86	4	40	42	11	11	0	3	0	3	7—12	9.5

Так как отрождение личинок *M. culiciformis* по погодным условиям весны и начала лета 1958 г. происходило тремя волнами, опыты с этим видом было возможно поставить в нескольких повторностях. Результаты майских серий опытов приведены в табл. 2.

Так же как и у *Cr. lapponica*, личинки *M. culiciformis* конца II и начала III стадии в серии без питания в среднем через 6 суток (с колебаниями от 5 до 10 суток) съедали друг друга, в результате чего в каждом из 10 опытов оставалось в живых по одной личинке. При этом к концу опытов лишь немногим удалось слиться в IV стадию, но ни одна не окуклилась. В серии с питанием личинками *Aedes* у молодых личинок *M. culiciformis* наблюдались существенные различия по сравнению с личинками *Cryophila*. Количество съеденных личинок *Mochlonyx* и абсолютно, и в процентном отношении было значительно меньше (37% вместо 89% у *Cryophila*). При этом длительность опытов была намного больше, так что больше половины бывших в опыте личинок успело окуклиться.

У зрелых личинок III и молодых IV стадии, содержащихся без питания, было съедено 36%, осталось в живых 7 личинок и 48 куколок, из которых к концу опытов успело вылететь 34 комара. По сравнению с аналогичной серией опытов с *Cryophila* взаимное поедание личинок было заметно меньше (на 16%). Еще резче были различия у личинок, получавших питание. В этих опытах из 100 особей было съедено только 11, т. е. более чем в 3 раза меньше, чем в аналогичных опытах с личинками *Cryophila*. При этом 85% личинок окуклилось, а из оставшихся в живых 82 куколок успело вылететь 42 комара.

Таким образом, в одинаковых условиях содержания и питания взаимное поедание у личинок *Mochlonyx* наблюдалось в значительно более слабой степени, чем у личинок *Cryophila*. Несмотря на то, что в опытах с *Mochlonyx* в общей сложности было 183 куколки, ни одна из них не была съедена.

Опыты с *Chaoborus crystallinus* De Geer. Все виды рода *Chaoborus* зимуют в личиночной фазе. Поэтому весной встречаются преимущественно личинки IV стадии, с которыми и были поставлены опыты в Карелии. Дополнительные опыты с ними и с личинками младших стадий были проведены позднее в Ленинграде на летнем поколении. Результаты их представлены в табл. 3.

Таблица 3

Опыты по совместному содержанию личинок *Chaoborus crystallinus*

Общее коли- чество		Стадия и возраст личинки	Дата начала опытов	Осталось в жи- вых к концу опытов				Съедено			Погибло от других причин			Длитель- ность опытов (в сутках)	
опытов	личинки			всего	из них			всего	из них		всего	из них		пределы	средняя
					лич.	кук.	взр.		лич.	кук.		лич.	кук.		
Без питания															
10	100	L _{II} →III	18 VIII	8	6	1	1	11	11	0	81	79	2	10—17	13.3
16	160	L _{II} →III	28 VII	18	16	0	2	37	37	0	105	105	0	18—42	30
11	102	L _{IV}	22—25 V	100	20	1	79	1	0	1	1	0	1	6—15	10.7

С питанием: * — дафниями; ** — личинками *Aedes*

10 *	100	L _{II} →III	18 VII	31	29	0	2	1	1	0	68	68	0	17—82	70
3 **	37	L _{IV}	22—23 V	36	3	16	17	0	—	—	1	1	0	4—14	7.7

У *Chaoborus* в сериях без питания, даже среди молодых личинок конца II и начала III стадии, поедание друг друга наблюдалось в значительно более слабой степени, чем у *Cryophila* и *Mochlonyx*: в серии от 18 VII из 100 личинок было съедено 11, а в серии от 28 VII из 160 съедено 37 (23.1 %), при значительно большей длительности опытов, чем у *Mochlonyx*. У личинок IV стадии, несмотря на голодание, каннибализм практически отсутствовал: из 102 личинок была съедена всего 1, из числа только что окуклившихся.

В опытах с питанием (дафниями или личинками *Aedes* или *Culex*) взаимное поедание наблюдалось в минимальной степени только у личинок II и III стадии — была съедена 1 личинка из 100. При этом длительность опытов была наибольшая — 82 дня, в среднем 70 суток. Из 37 личинок IV стадии ни одна не была съедена.

Личинки *Chaoborus*, таким образом, сравнительно с личинками двух других родов, в минимальной степени схватывают и поедают друг друга. При этом сроки оказываются наиболее длительными. На 49 съеденных во всех опытах личинок была поймана и съедена только 1 куколка.

2. ОПЫТЫ ПО СОВМЕСТНОМУ СОДЕРЖАНИЮ ЛИЧИНОК CRYOPHILA, MOCHLONYX И CHAEBORUS

В дополнение к описанным в предыдущем разделе опытам по выяснению взаимоотношений между личинками одного вида, было проведено несколько серий опытов по совместному содержанию личинок *Cryophila*, *Mochlonyx* и *Chaoborus*. Эти опыты должны были служить контролем для выводов, которые можно было сделать из результатов разобранных выше опытов. Кроме того, при частом совместном нахождении личинок исследованных видов в одних и тех же водоемах, эти опыты могли дать ключ к пониманию численных соотношений между этими видами в природных условиях.

При совместном содержании личинок *Cryophila* и *Mochlonyx* (табл. 4) последние неизменно поедались в значительно меньшем числе, чем более крупные *Cryophila*. Соответственно личинок *Mochlonyx* в большем числе оставалось в живых, имело возможность окуклиться и дать вылет взрослых комаров. Особенно показательны результаты у личинок III стадии.

Таблица 4

Опыты по совместному содержанию личинок *Cryophila lapponica* (Mart.) (Cr) и *Mochlonyx culiciformis* De Geer (M)

Вид	Общее количество		Стадия и возраст личинок	Дата начала опытов	Осталось в живых к концу опытов				Съедено			Погибло от других причин			Длительность опытов (в сутках)	
	опытов	личинок			всего	из них			всего	из них		всего	из них		пределы	средняя
						лич.	кук.	взр.		лич.	кук.		лич.	кук.		
Без питания																
Cr . . .	10	100	L _{III}	25—26	1	1	0	0	99	99	0	0	—	—	3—6	3.3
M . . .		100	L _{III}	V	51	51	0	0	49	49	0	0	—	—		
Cr . . .	10	110	L _{IV}	28 V—	28	6	9	13	78	78	0	4	2	2	3—11	8.3
M . . .		110	L _{IV}	—1 VI	69	15	8	46	36	36	0	5	1	4		

С питанием (личинки *Aedes* III и IV стадии)

Cr . . .	10	100	L _{IV}	28 V—	59	18	23	18	33	33	0	8	0	8	8—13	10.0
M . . .		100	L _{IV}	—1 VI	78	0	7	71	18	18	0	4	0	4		

Для разрешения естественно возникающего вопроса о возможности поедания в этих опытах друг друга только личинками одного и того же вида параллельно была поставлена серия из 31 опыта, в каждом из которых находилось по 1 экз. личинок *Cryophila* и *Mochlonyx*. Из этого числа, не позднее чем через сутки, в 30 опытах меньшая по размерам личинка *Mochlonyx* съедала содержащуюся с ней личинку *Cryophila*, и только в 1 опыте результат был обратный.

Таким образом, в опытах по совместному содержанию *Cryophila* и *Mochlonyx*, наряду с взаимным поеданием личинок одного и того же вида, происходило весьма интенсивное выедание личинками *Mochlonyx* личинок *Cryophila*.

Эти опыты объясняют обычно наблюдающуюся в природе малочисленность *Cryophila*. Развиваясь совместно с *Mochlonyx* в одних и тех же водоемах, несмотря на отсутствие там в планктоне других хищников, они, в результате каннибализма и поедания их личинками *Mochlonyx*, имеют минимум вдвое меньше шансов окуклиться и дать вылет взрослых комаров. Так, в наших опытах (табл. 4) при исходной одинаковой численности обоих видов (по 310 личинок каждого вида) окуклилось всего 63 *Cryophila* на 132 куколки *Mochlonyx*. При этом в опытах ни одна куколка не была съедена.

Опыты по совместному содержанию личинок *Chaoborus* с личинками *Mochlonyx* и *Cryophila* даны в табл. 5.

Эти опыты, несмотря на их малую численность, вследствие недостатка личинок *Chaoborus*, дали тоже достаточно определенные результаты. В обеих сериях личинки *Chaoborus* поедались в меньшем числе, чем личинки содержащихся с ними других видов. Соответственно их осталось в живых к концу опытов в 3—4 раза больше, чем личинок *Cryophila* или *Mochlonyx*.

Результаты проведенных опытов по совместному содержанию личинок разных родов подтвердили данные, полученные в сериях опытов по совместному содержанию личинок одного вида каждого из подопытных родов. Личинки *Cryophila* поедались в наибольшей численности, личинки *Chaoborus* — в наименьшей, а личинки *Mochlonyx* занимали промежуточное положение.

Таблица 5

Опыты по совместному содержанию *Chaoborus crystallinus* De Geer (Ch) с *Cryophila lapponica* (Mart.) (Cr) и *Mochlonyx culiciformis* De Geer (M)
(Без питания)

Вид	Общее количество		Стадия и возраст личинок	Дата начала опытов	Осталось в живых к концу опытов				Съедено			Погибло от других причин			Длительность опытов (в сутках)	
	опытов	личинок			всего	из них			всего	из них		всего	из них		пределы	средняя
						лич.	кук.	взр.		лич.	кук.		лич.	кук.		
Ch . . .	6	44	L _{IV}	26—28	33	4	5	24	6	4	2	5	0	5	} 5—14	10.5
M . . .		44	L _{IV}	V	8	4	3	1	33	33	0	3	3	0		
Ch . . .	4	17	L _{IV}	27—30	9	4	0	5	6	4	2	2	0	2	} 2—14	8
Cr . . .		17	L _{IV}	V	3	2	1	0	13	13	0	1	1	0		

3. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные опыты показывают, что внутривидовые отношения у хищных личинок представителей трех близких родов подсемейства *Chaoborinae* выражаются в форме прямого поедания друг друга особями одного вида. Однако степень остроты этих отношений у представителей разных родов резко различна. У *Cryophila* они отличаются наибольшей остротой. Каннибализм проявляется у них в наиболее резкой форме. У *Mochlonyx* острота внутривидовых отношений заметно сглаживается, а у *Chaoborus* они наименее остры. Чем объясняются отмеченные различия? Для ответа необходимо хотя бы вкратце сравнительно рассмотреть некоторые из их главных приспособлений к пелагическому образу жизни при хищном типе питания.

Специальные приспособления для защиты от нападения хищников, встречающиеся у личинок кровососущих комаров подсемейства *Culicinae*, у личинок подсемейства *Chaoborinae* отсутствуют. У всех личинок подсемейства *Culicinae* многочисленные волоски тела образуют вокруг них чувствительную зону предупреждения о приближающейся опасности. Личинки чутко реагируют на внешние раздражения быстрым спуском с поверхности воды на дно. У личинок различных родов подсемейства *Culicinae*, развивающихся в эфемерных водоемах малого объема (дула деревьев, пазухи листьев, чашечки цветов и т. п.), подобные приспособления распространены очень широко (Мончадский, 1936, 1937, 1939). Они выражаются или в резком удлинении ряда волосков тела, значительно увеличивающем чувствительную зону вокруг личинки (личинки *Orthopodomyia*, *Aedes alectorovi* Stack. и др.), или, наоборот, в их укорочении, превращении их в крепкие шипы, придающие личинкам вид ежа (*Aedes geniculatus* Ol., *Aë. echinus* Edw., *Aë. galloisi* Yam. и мн. др.). У личинок ряда родов и видов (*Megarrhinus*, *Orthopodomyia*) эти приспособления часто сопровождаются образованием на спинной и боковых сторонах члеников сильно склеротизованных щитков.

У личинок *Chaoborinae* подобные защитные приспособления отсутствуют. Волоски тела у них сильно укорочены и в процессе индивидуального развития с каждой последующей линькой становятся не относительно, а абсолютно короче. Такая редукция хетотаксии является у них приспособлением, позволяющим хищным личинкам совершать быстрые движения при схватывании добычи (Мончадский, 1936, 1939). Сильно развитая хетотаксия личинок кровососущих комаров оказывает непреодолимое сопро-

тивление их движению, вследствие чего все быстрые движения они совершают задним концом вперед, что исключает для хищника возможность схватывать свою жертву.

Органы нападения и схватывания добычи (антенны, верхняя губа, эпифаринкс и мандибулы) у личинок *Cryophila*, *Mochlonyx* и *Chaoborus* не только однотипно (Meinert, 1886; Peus, 1934; Мончадский, 1936, 1939), но и настолько совершенно, что представители каждого из этих родов могут схватить, удержать и заглотать равную им по величине или даже несколько более крупную жертву, не говоря о более мелких объектах. Поэтому все они с одинаковой степенью вероятности могут схватывать и поедать друг друга и не имеют в этом отношении заметных преимуществ.

Таким образом, наблюдавшиеся в опытах различия в остроте внутри-видовых отношений у личинок *Cryophila*, *Mochlonyx* и *Chaoborus* нельзя объяснить ни наличием у них различного развития защитных приспособлений, ни большим или меньшим совершенством органов нападения и схватывания добычи. Объяснение этих различий следует искать в общих, неспецифических приспособлениях личинок к пелагическому образу жизни.

Ключ к пониманию этой зависимости лежит в выяснении роли зрения при схватывании личинками своей жертвы. Хищные личинки комаров при этом руководствуются зрительными восприятиями. Они бросаются на всякое движущееся в непосредственной близости от них животное (личинки кровососущих и других комаров, веслоногие или ветвистоусые рачки и т. п.). Возможно, некоторое значение могут иметь и колебания воды, вызываемые движущимися животными и воспринимаемые чувствительными волосками и другими рецепторами. Однако подобные раздражения не дают возможности хищнику с необходимой для схватывания добычи точностью определять положение движущегося источника этих колебаний. Поэтому даже в условиях слабой освещенности органы зрения должны иметь при поимке и схватывании добычи наиболее важное значение.

Органы зрения личинок комаров (Мончадский, 1936, 1939) состоят из пары расположенных по бокам головы, образующихся еще в яйце простых глазков, впереди которых помещаются постепенно развивающиеся в процессе метаморфоза зачатки сложных глаз взрослого насекомого. Они способны функционировать и на личиночной фазе. У *Mochlonyx* и *Chaoborus* пигментация зачатков сложных глаз начинается у личинок II стадии. У *Cryophila* только что вышедшие из яйца личинки уже имеют хорошо пигментированные зачатки сложных глаз, развитие которых идет очень быстро и практически заканчивается еще на личиночной фазе. Дальнейшее развитие их у куколки касается только диоптрических элементов. Учитывая более раннее и более сильное развитие сложных глаз у личинок *Cryophila*, следует полагать, что у них зрительные реакции более совершенны, чем у личинок *Mochlonyx* и *Chaoborus*.

Имеющиеся органы зрения позволяют личинкам различать, помимо градаций в интенсивности освещения, только движущиеся предметы, выделяющиеся на общем фоне, без деталей их внешней формы. Поэтому хищные личинки комаров нападают и схватывают только движущуюся добычу, если она при своем движении попадает в сферу видения хищника, т. е. в его непосредственное окружение. Неподвижные предметы не привлекают их внимания. Отсюда вытекает широкая потенциальная возможность для хищных личинок схватывать без разбора особей и своего, и других видов.

Таким образом, хищные личинки ловят и поглощают свою добычу независимо от ее видовой принадлежности, а только в зависимости от физической возможности ее обнаружить, схватить, удержать и съесть.

Отмеченное отсутствие избирательной способности при схватывании добычи у хищных личинок комаров и лежит в основе складывающихся между ними при совместном обитании внутривидовых отношений. Поэтому большая или меньшая прозрачность и неподвижность личинок в первую очередь определяют их видимость в толще воды и, соответственно, степень вероятности быть схваченными и съеденными своими собратьями или другими хищниками.

Так как кожные покровы личинок комаров не пигментированы и прозрачны, то окраска последних зависит от пигментации внутренних органов, в первую очередь — жирового тела (Мончадский, 1936). Из подопытных личинок наименее прозрачными были личинки *Cryophila*. Уже на I стадии их жировое тело заметно пигментировано, и личинки не прозрачны. С каждой последующей стадией окраска жирового тела усиливается, и личинки желто-коричневого цвета по степени прозрачности практически не отличаются от развивающихся одновременно с ними в тех же водоемах личинок *Aedes*. Особенно выделяется пигментированная голова с большими, полусферовидными, черными сложными глазами (Мончадский, 1939).

Личинки I стадии *Mochlonyx* полностью прозрачны и практически невидимы. Даже у личинок II стадии окраска тела почти отсутствует, а пигментация твердых хитиновых образований — головы и дыхательной трубки — очень слабая. На III стадии они становятся светло-коричневыми, а тело полупрозрачным. Таким оно остается и на IV стадии, окрашиваясь в коричневый цвет различной интенсивности.

Личинки *Chaoborus* прозрачны в течение всей личиночной фазы. Только у зрелых личинок IV стадии жировое тело может у некоторых видов слабо окрашиваться в желтоватый или дымчатый цвет.

Таким образом, наиболее заметными в воде по своей окраске и отсутствию прозрачности являются личинки *Cryophila*, среднее положение занимают полупрозрачные и светло пигментированные личинки *Mochlonyx* и наименее заметны прозрачные и практически почти не окрашенные личинки *Chaoborus*.

Хищные личинки взятых для опытов родов подсемейства *Chaoborinae* не отыскивают активно свою добычу, а, как правило, принадлежат к числу подстерегающих ее хищников. При этом чем точнее уравнен удельный вес личинок и воды, тем в более неподвижном состоянии будут находиться личинки во время подстерегания добычи. У личинок *Chaoborinae* имеются различно развитые гидростатические приспособления в виде пузыревидных расширений главных трахейных стволов, в различной степени обеспечивающие им возможность обитания и движения в толще воды (Мончадский, 1936, 1939).

Личинки *Cryophila* имеют пару таких пузыревидных расширений в грудном отделе и 2 пары в VI и VII члениках брюшка. У личинок *Mochlonyx*, кроме пары пузыревидных расширений в груди, имеется пара расширений в VI членике брюшка. У личинок *Chaoborus* от редуцированной трахейной системы остались только пара грудных и пара брюшных пузырей, которые, по исследованию Гелей (Gelei, 1928), могут менять свой объем, а таким образом и удельный вес личинки, в зависимости от температуры воды, путем изменения площади покрывающего их пигментного эпителия, поглощающего соответственно различные количества падающих тепловых лучей.

Удельный вес личинок *Cryophila* всегда несколько меньше удельного веса воды. Поэтому, находясь в покое они медленно пассивно поднимаются к поверхности воды. Когда при этом личинки достигают глубины 5—10 см от поверхности, косым боковым ударом плавника они быстро спускаются наклонно вниз, изменяя направление движения на 180°. Сначала крутое

(до 45°) активное движение под влиянием затухающей инерции становится все более пологим и через 30—45 секунд опять переходит в пассивный подъем (Мончадский, 1939). Таким образом, нормально личинка передвигается вниз и вверх в том же столбе воды, никогда не оставаясь в покое. Схватывание добычи происходит чаще всего при пассивном подъеме. Учитывая относительность движения для зрительных восприятий, личинки во время подъема могут схватывать и неподвижную добычу. При спуске личинки редко схватывают добычу и притом только если она подвижна.

Более совершенный, чем у *Cryophila*, гидростатический механизм у *Mochlonyx* и особенно у *Chaoborus* обеспечивает равенство их удельного веса и воды, вследствие чего они могут неограниченное время сохранять полную неподвижность в ее толще. Личинки *Chaoborus*, как упоминалось, могут в связи с изменениями температуры воды и интенсивности радиации изменять свой удельный вес и соответственно перемещаться в вертикальном направлении.

Эти особенности определяют у личинок *Mochlonyx* и *Chaoborus* свойственный им подстерегающий тип нападения. Находясь нормально в полной неподвижности они молниеносно бросаются на движущуюся около них добычу.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Произведенный анализ доказывает наличие прямой причинной связи между степенью остроты и напряженности внутривидовых отношений у личинок *Cryophila*, *Mochlonyx* и *Chaoborus* и особенностями их приспособлений к пелагическому образу жизни: степени их прозрачности и гидростатической уравновешенности. Действительно, у непрозрачных и находящихся в постоянном движении личинок *Cryophila* внутривидовые отношения наиболее остры и напряжены; они в наибольшей степени подвержены нападению как со стороны себе подобных, так и хищников других видов. У прозрачных и неподвижных в толще воды личинок *Chaoborus* эти отношения наименее остры; неподвижные же, но полупрозрачные во 2-й половине личиночной жизни *Mochlonyx* занимают промежуточное положение.

Общеизвестно, что прозрачность и гидростатическая уравновешенность являются свойствами, характерными для подавляющего большинства планктических организмов, независимо от их систематической принадлежности. Поэтому обе эти особенности необходимо рассматривать как результат общей адаптации организма к пелагическому образу жизни. Так как именно эти особенности определяют в нашем случае степень остроты внутривидовых отношений, следует считать, что влияние последних на общий ход эволюционного процесса группы исследованных нами родов если и имеет место, то занимает лишь весьма подчиненное положение по сравнению с решающим воздействием общих условий существования. У пелагических личинок *Chaoborinae* особенности их внутривидовых отношений складывались и развивались как следствие приспособления к общим условиям их существования, в полном соответствии с глубокой адаптацией к последним.

В подсемействе *Chaoborinae* различия между взрослыми насекомыми значительно менее резки, чем между личинками. Взрослые комары этого подсемейства имеют ряд примитивных черт, сближающих их, например по строению головы и ротовых органов, с предковыми формами. В то же время личинки являются резко специализированными и различия их от предковых форм очень велики (Мончадский, 1936, 1937, 1939). Поэтому вполне естественно предположение, что личиночная фаза была ведущей в процессе эволюции подсемейства. Эволюция личинок исследо-

ванных родов была направлена на все более глубокое приспособление к пелагическому образу жизни и хищному типу питания. Наиболее совершенны эти приспособления у личинок рода *Chaoborus*, наименее — у *Cryophila*; личинки *Mochlonyx* занимают промежуточное положение (Wesenberg-Lund, 1908; Мончадский, 1937, 1939).

Учитывая такую общую направленность эволюционного процесса и результаты наших опытов, можно предположить, что в процессе эволюции этой ветви подсемейства *Chaoborinae* параллельно изменялись и внутривидовые отношения в сторону элиминации их остроты. Это предположение косвенно подтверждается наличием в подсемействе *Chaoborinae* другой линии приспособления, приведшей в процессе эволюции к полному снятию остроты внутривидовых отношений. Личинки неарктического рода *Eucorethra* — *E. underwoodi* (Johannsen, 1903; Edwards, 1932) приспособились к хищничеству в условиях обитания не в толще воды, а непосредственно под ее поверхностной пленкой. При этом пищей им служат не водные организмы, а мелкие насекомые, главным образом двукрылые, попадающие на поверхность воды. Вторично выработавшееся в процессе эволюции этого рода явление переноса сферы охоты из водной среды в воздушную полностью исключает возможность схватывания и поедания личинками *E. underwoodi* друг друга.

Настоящая работа является первой в задуманном цикле исследований. В ней не может быть затронут ряд вопросов сложной биологической проблемы внутривидовых отношений, даже в отношении ограниченной группы исследованных объектов. В частности, был оставлен без объяснения неоднократно упоминавшийся в работе замечательный факт почти полного отсутствия нападения на куколок со стороны резко агрессивных личинок исследованных видов. Этому и некоторым другим вопросам будет посвящено следующее сообщение.

ЛИТЕРАТУРА

- Мончадский А. С. 1936. Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Определ. по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 24 : 3—383.
- Мончадский А. С. 1937. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах сем. Culicidae. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1329—1351.
- Мончадский А. С. 1939. К познанию личинок комаров. I. Личинка *Cryophila lapponica* Mart. Паразитол. сборн. Зоол. инст. АН СССР, 7 : 142—170.
- Мончадский А. С. 1945. О механизме пищеварения у личинок *Chaoborus* (Diptera, Culicidae). Зоол. журн., 24/2 : 90—98.
- Мончадский А. С. 1953. О сезонном диморфизме личинок *Mochlonyx culiciformis* De Geer (Diptera, Culicidae). Тр. Зоол. инст. АН СССР, 13 : 363—372.
- Edwards F. W. 1932. Fam. Culicidae. Genera Insectorum (P. Wytsman), fasc. 194. Bruxelles : 1—258.
- Gelei J. V. 1928. Erwärmungskörper bei Wasserorganismen. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol., 44 (3) : 371—398.
- Johannsen O. A. 1903. Aquatic Nematoceros Diptera. New York State Mus. Bull., 68, Entomol., 18 : 327—448.
- Meinert Fr. 1886. De eucephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. Skrift. 6 Raekke, naturvid. og mathem. Afd., 3, v. 4 : 373—493.
- Peus F. 1934. Zur Kenntnis der Larven und Puppen der Chaoborinae (Corethrinae auct.). Arch. Hydrobiol., 27 (4) : 641—668.
- Wesenberg-Lund C. 1908. *Culex*—*Mochlonyx*—*Corethra*, eine Anpassungsreihe (inbezug auf das Planktonleben der Larven). Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol., 1 (3) : 513—516.

SUMMARY

Some experiments with predaceous pelagic larvae of *Cryophila lapponica* Mart., *Mochlonyx culiciformis* De Geer and *Chaoborus crystallinus* De Geer, i. e. with the representatives of all the three genera of the subfamily *Chaoborinae*, found in the Palaearctic region, were carried out.

The larvae of the same age of each species were maintained in every series of tests in equal amount (5, 10, 20) and in vessels of equal volume. In one series of experiments the larvae were kept unfed, in the other they received an unlimited amount of food (*Aedes* larvae of corresponding size). The experiment considered to be finished when the last of the experimental larvae pupated or remained the only one. The data of experiments are given in the tables 1, 2, 3.

Intraspecific relations of the larvae of the three related genera examined, appearing under the conditions of their joint inhabitance, considerably differ: these relations are the most acute in the *Cryophila* larvae, less acute in *Chaoborus*. The *Mochlonyx* larvae occupy an intermediate position. This difference in the degree of acuity of intraspecific relations is in a close dependence on the depth of larvae adaptation to pelagic mode of life in conditions of predaceous type of feeding. From all these adaptations the degree of the transparency of the body and the hydrostatic functions of the tracheal system are of the greatest importance. The *Chaoborus* larvae are the most deeply specialized (they are nearly completely transparent and immovable in water); the *Mochlonyx* larvae, being immovable, are transparent only on the I-st instar and then gradually become opaque; the *Cryophila* larvae are opaque beginning with the I-st instar, and being lighter than water are constantly moving. As snatching the victim larvae are guided only by sight, hence less transparency and greater mobility are unfavourable for them. So *Cryophila* larvae devoured each other in the greatest amount, the *Chaoborus* larvae — in less amount and the *Mochlonyx* larvae occupy an intermediate position. Under the conditions of joint rearing of the larvae of two different species (*Cryophila* + *Mochlonyx* and the other) similar data were obtained (table 4, 5) confirmed the previous tests. From 31 tests with 1 *Cryophila* and *Mochlonyx* larvae in 30 cases the *Cryophila* larva in spite of more great size, turned to be devoured. The *Chaoborus* larvae were devoured in the least amount in these experiments as well.

In the process of evolution of the subfamily *Chaoborinae* (Montchadsky, 1937) the imaginal phase changed a little. The larval phase was a leading one. The evolution of the *Cryophila*, *Mochlonyx* and *Chaoborus* larvae was directed to the most deep adaptation to the pelagic life and predaceous type of feeding. These adaptations are most specialized in the *Chaoborus* larvae. Taking into consideration this direction and the results of the tests, it is possible to suppose that in the process of evolution of this branch of the subfamily *Chaoborinae* the changes of intraspecific relations were directed to the elimination of their acuity. This supposition is indirectly confirmed by the presence of another type of adaptation in the subfamily *Chaoborinae* characteristic of the nearctic genus *Eucorethra*. The larvae *Eucorethra underwoodi* adapted to predatoriness in the conditions of the inhabitance directly under the surface layer of the water. Small insects sitting down on the surface of water serve, in general, as food for them. The secondary transference of the sphere of hunting from aquatic medium into air one in the process of evolution entirely excludes the ability of snatching and devouring by larvae each other. Acute intraspecific relations turned to be completely eliminated.