

Е. Б. Виноградова

О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОБСОБЛЕННОСТИ ПОДВИДОВ
CULEX PIPIENS L. (DIPTERA, CULICIDAE)[Е. Б. VINOGRADOVA. ABOUT THE BIOLOGICAL ISOLATION BETWEEN
SUBSPECIES IN CULEX PIPIENS L. (DIPTERA, CULICIDAE)]

Комплекс комаров «*Culex pipiens*» всегда привлекал внимание исследователей. Благодаря огромному ареалу распространения, охватывающему большую часть земного шара, сложной внутривидовой структуре и большому эпидемиологическому значению, комары этой группы представляют интерес не только для систематиков, экологов и эпидемиологов, но и для широкого круга биологов вообще, занимающихся проблемами вида и видообразования. Не случайно поэтому на IX Международном энтомологическом конгрессе в 1952 г. проблеме *C. pipiens* были посвящены заседания специальной секции и была создана Международная комиссия, призванная содействовать дальнейшему изучению комаров этой группы по единой методике на всем протяжении их ареала распространения.

Входящие в состав комплекса подвиды — *Culex pipiens pipiens* L., *C. pipiens molestus* Forsk., *C. pipiens fatigans* Wiedemann — к настоящему времени довольно хорошо изучены как в морфологическом, так и биологическом отношении (Marshall, Staley, 1937; Jobling, 1938; Christophers, 1951; Knight, 1951; Mattingly и др., 1951; Rozeboom, 1951; Shute, 1951; Knight, 1953; Mattingly, 1953).

Морфологически *C. pipiens fatigans* хорошо отличается от *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* по строению генитального аппарата самцов и сифона личинок. Наоборот, *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* отличаются друг от друга морфологическими признаками несоизмеримо меньше, чем биологическими; это хорошо видно из табл. 1.

Что касается биологических особенностей *C. pipiens fatigans*, то в этом отношении он напоминает *C. pipiens molestus* (стеногамный и гомодинамный), отличаясь лишь отсутствием автогенности.

Рассматриваемая группа представляет один из самых распространенных видов комаров, встречаясь от 60° с. ш. до 40° ю. ш. (Mattingly и др., 1951; Horsfall, 1955). *C. pipiens pipiens* является главным образом голарктической формой с изолированными популяциями в некоторых частях Африки, а *C. pipiens fatigans* — тропической и субтропической формой.

Ареалы распространения вышеупомянутых подвидов в настоящее время представляют достаточно ясную картину, чего, однако, нельзя сказать о *C. pipiens molestus*. Объясняется это, прежде всего, трудностью дифференциации *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* (часто сосуществующих вместе) на основе только морфологических признаков. Будучи по происхождению тропическим (Сев.-вост. Африка, Палестина), *C. pipiens molestus* в настоящее время очень широко распространился и по другим поясам земного шара, встречаясь в Северной и Южной Америке, в восточной

Таблица 1

Основные морфологические и биологические различия между *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus*

	<i>C. pipiens pipiens</i>	<i>C. pipiens molestus</i>
Яйцо.	Место микропилярного аппарата с хорошо выраженной сетчатой зоной. Кладка в виде лодочки.	Место микропилярного аппарата с сетчатым аппаратом плохо очерчено. Форма кладок очень разнообразная.
Личинка.	Сифональный индекс около 5. Сифональные пучки в среднем с меньшим количеством ветвей.	Сифональный индекс около 3—4. Сифональные пучки в среднем с большим количеством ветвей.
Имаго.	Окраска более темная. Общая длина четырех первых сегментов максиллярных пальцев самца превышает длину хоботка, включая лабеллу. Для формирования яиц необходим прием крови. В маленьких садках не копулирует (эвригамность). Имеет имагинальную диапаузу (гетеродинамия).	Окраска более светлая. Общая длина четырех первых сегментов пальцев не превышает длину хоботка, включая лабеллу. Первая кладка яиц развивается без приема крови (автогенность). Для копуляции достаточно большое пространство (стеногамность). Не имеет имагинальной диапаузы (гомодинамия).

Африке и Австралии. Для рассматриваемого комплекса характерно частичное наложение друг на друга ареалов распространения отдельных подвидов. Из этого факта естественным образом вытекает предположение о возможности существования природных гибридов в определенных частях ареала. Действительно, найденные на Дальнем Востоке (Тихоокеанское побережье к югу от Японии) и в Северной Америке (Калифорния) популяции так называемого *C. pipiens pallens* Coq. (= *C. comitatus* D. и *C. dipseticus* D.) оказались не чем иным, как популяциями природных гибридов между *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens fatigans* (Sundararaman, 1949; Yamaguti a. La Casse, 1951; Rozeboom, 1951; Mattingly, 1953).

Возможность гибридизации между ними была подтверждена и экспериментальным путем (Farid, 1949). Что касается *C. pipiens molestus* и *C. pipiens fatigans*, то они свободно скрещиваются как в природе (Mattingly, 1956), так и в лабораторных условиях (Weyer, 1935—1936; Callot, 1955; Mattingly, 1956; Rozeboom, 1958). Скрещивание между *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* также неоднократно осуществлялось в экспериментальных условиях (Weyer, 1935—1936; Tate a. Vincent, 1936; Knight, 1951). Достаточно полное освещение генетической стороны вопроса гибридизации в пределах *C. pipiens* дано в последней сводке Кицмиллера и Розбума (Rozeboom a. Kitzmiller, 1958).

Однако длительное самостоятельное существование внутривидовых гибридных популяций, возникающих в природе, зависит не только от способности подвидов скрещиваться и давать плодовитое потомство, но и от степени соответствия жизненного цикла появившихся гибридов окружающим климатическим условиям. Из трех разобранных подвидов только один, *C. pipiens pipiens*, имеет специальное сезонное физиологическое приспособление — имагинальную диапаузу. У *C. pipiens molestus* и *C. pipiens fatigans* в силу их южного происхождения имагинальная диапауза вообще отсутствует. Следовательно, судьба гибридов, получившихся в результате скрещивания гомодинамных и гетеродинамных форм в зонах умеренного климата, в значительной мере будет определяться характером наследо-

вания имагинальной диапаузы. С возможностью длительного выживания гибридов в природе связана и степень биологической изоляции подвидов. Следует подчеркнуть, что при крайне незначительных морфологических различиях данные подвиды достигают такой большой степени биологической обособленности, что некоторые авторы склонны рассматривать их в качестве самостоятельных видов.

Все сказанное подтверждает необходимость внимательного изучения характера наследования имагинальной диапаузы при скрещивании гомодинамных и гетеродинамных форм комаров. Предметом наших исследований являлись: сравнительное изучение наследования некоторых физиологических и морфологических признаков при гибридизации *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* в экспериментальных условиях и применение полученных данных для анализа взаимоотношений этих подвидов в природе. В литературе этот вопрос не получил сколько-нибудь подробного освещения, так как большинство работ по гибридизации в пределах группы *C. pipiens* касается наследования исключительно таких морфологических признаков, как величина сифонального индекса личинок (Callot, 1947), строения генитального аппарата самцов (Weyer, 1936; Sundararaman, 1949; Barr a. Kartman, 1951), а из физиологических особенностей — лишь наследования стеногамности и автогенности (Tate a. Vincent, 1936; Spielman, 1957).

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

Весь цикл развития комаров проходил в термостатах при определенном температурном и световом режимах. Разная длина дня регулировалась автоматически или вручную. Источником света служила электрическая лампа. В отдельных случаях нужная длина дня достигалась путем комбинации дневного света и электрического освещения.

Для скрещивания с целью получения гибридного поколения (F_1) использовались комары, воспитанные при длинном дне и температуре 23—24° С. Разделение на самцов и самок производилось на кукольной стадии, на основании строения 10-го брюшного сегмента (Moorefield, 1951; Carpenter, 1952). Для гибридизации в марлевые садки (30×20×15 см) помещалось по 20 самок и 20 самцов.

Личинки воспитывались в эмалированных кюветках и кормились эмульсией из растертых сухих дафний. Комары содержались в марлевых садках (30×20×15 см). В первый день вылета из куколок комарам давался сахарный сироп, а затем они кормились на человеке. После переваривания крови самки вскрывались. При вскрытии учитывалось состояние жирового тела и фазы развития гонад по Кристоферсу—Меру (Christophers, 1911; Mer, 1936).

Диапаузирующими считались самки, гонады которых после окончательного переваривания крови не развивались далее II фазы Кристоферса. При вскрытии учитывались только хорошо насосавшиеся крови особи, чтобы полностью исключить возможность отсутствия созревания из-за недостаточного объема принятой крови (Детинова, 1953).

Для морфологической характеристики личинок использовалась величина их сифонального индекса, т. е. отношение длины сифона к его ширине. Постоянные препараты изготовлялись из личинок шкурок личинок IV стадии (Волянская, 1957). Измерения производились согласно установленным правилам (Мончадский, 1951) с помощью окулярикретра.

В опытах использовался следующий живой материал: лабораторные культуры *C. pipiens molestus* ленинградского, московского и чехословацкого (Готсальдов) происхождения; культура бакинской формы *C. pipiens molestus*, выведенная нами из нескольких естественных популяций, обнаруженных в черте г. Баку; ленинградская форма *C. pipiens pipiens*, в одних случаях полученная из собранных в природе куколок и кладок, а в других — выведенная из кладок, отложенных реактивированными зимующими самками.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ *CULEX PIPENS PIPENS L.*, *C. PIPENS MOLESTUS FORSK.* И ИХ ГИБРИДНЫХ ФОРМ

Наступление имагинальной диапаузы у кровососущих комаров определяется сезонным укорочением длины дня (Данилевский и Глиняная, 1958; Виноградова, 1958). В наших экспериментах изучалось не только наследо-

вание имагинальной диапаузы при скрещивании гомодинамного *C. pipiens molestus* и гетеродинамного *C. pipiens pipiens*, но и наследование экологического механизма, регулирующего ее наступление, — фотопериодической реакции.

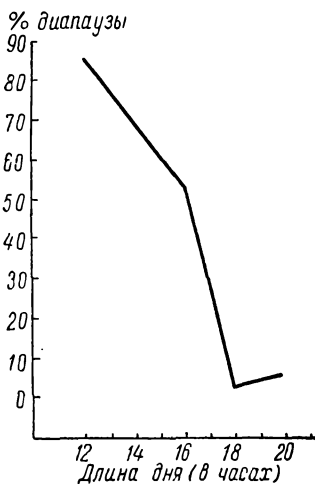
Прежде чем перейти к закономерностям проявления фотопериодизма у гибридов, необходимо коротко остановиться на фотопериодической реакции родительских форм.

Ленинградская популяция *C. pipiens pipiens* имеет хорошо выраженную фотопериодическую реакцию (см. рисунок). По мере укорочения длины дня количество диапаузирующих особей увеличивается. Фотопериодический порог довольно высокий, что вообще является отличительной чертой всех северных популяций насекомых.

Иначе ведет себя *C. pipiens molestus*. Уроженец тропического пояса, он широко распространен и в умеренной зоне. Однако в зоне умеренного климата его существование обеспечивается не за счет выработки специальных физиологических приспособлений типа диапаузы, как у *C. pipiens pipiens*, а путем приспособления к существованию в очень специфической экологической нише: *C. pipiens molestus* становится исключительно синантропной формой, развиваясь круглый год в подвалах и всякого рода подземных сооружениях в городах. Поскольку у *C. pipiens molestus* отсутствует диапауза, у него нет и фотопериодической реакции.

В качестве подтверждения можно привести данные по влиянию фотопериодических условий развития на созревание самок *C. pipiens molestus*, правда, не ленинградской, а бакинской формы (табл. 2).

Зависимость наступления диапаузы *Culex pipiens* от световых условий развития.



Из этой таблицы видно, что все комары созревают как в коротком, так и в длинном дне.

С целью изучения фотопериодической реакции гибридов были поставлены реципрокные скрещивания между *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus*. Жизнеспособное потомство удалось получить только в результате одностороннего скрещивания — самок *C. pipiens molestus* с самцами *C. pipiens pipiens*. В противоположной комбинации спаривание наблюдалось, но личинки из яиц не вышли. Трудность получения гибридов между самками *C. pipiens pipiens* и самцами *C. pipiens molestus* отмечалась в литературе и раньше (Callot, 1947). Все личинки 1-го гибридного поколения были получены из автогенных кладок, а 2-го — выведены из кладок, отложенных после приема крови.

Суммарные результаты двух повторных скрещиваний ♀♀ *C. pipiens molestus* и ♂♂ *C. pipiens pipiens*, демонстрирующих проявление фотопериодической реакции в гибридных поколениях, представлены в табл. 3.

Из этой таблицы видно, что в 1-м гибридном поколении (F_1) все комары созревали независимо от световых условий развития, т. е. имагинальная

Таблица 2

Влияние фотопериодических условий развития на созревание самок *C. pipiens molestus* (Баку)

Длина дня (в часах)	Средняя температура развития (в °C)	Число насавшихся кровей самок	% созревших самок
16	24.1	62	100
12	24.1	30	100

диапауза отсутствовала, как и у материнской формы — *C. pipiens molestus*. Во 2-м гибридном поколении наблюдалось определенное расщепление физиологических признаков. Основная масса гибридов созревала подобно *C. pipiens molestus*, однако во всех фотопериодических условиях, начиная с 16 часов, появился небольшой процент диапаузирующих особей. Максимальное количество диапаузирующих (23.2%) было обнаружено в типично коротком дне (12 часов света). Таким образом, отцовский признак — имагинальная диапауза — проявился приблизительно у $1/4$ гибридов F_2 .

В этой связи интересны данные, касающиеся структуры яичников у гибридных самок. Дело в том, что голодные самки *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* до-

Таблица 3
Фотопериодическая реакция гибридов F_1 и F_2 при температуре 22—23° С ($\varnothing\varnothing$ *C. pipiens molestus* $\times$ $\delta\delta$ *C. pipiens pipiens*)

Поколение	Длина дня (в часах)	Число накормленных кровью самок	Из них созрело	
			количество	%
F_1	20	78	78	100
	14	5	5	100
	12	29	29	100
F_2	20	41	41	100
	16	25	23	92
	15, 14	24	21	87.5
	12	39	30	76.8

вольно хорошо различаются по строению гонад (Weyer, 1935—1936). *C. pipiens molestus* способен давать 1-ю кладку яиц без кровососания, поэтому у молодых, не питавшихся кровью самок этого подвида яичники более развиты и богаты желтком; кроме того, как правило, фолликулы одного яичника находятся в разных фазах развития, представляя мозаичную картину. У самок *C. pipiens pipiens*, не принимавших крови, яичники остаются на самых ранних фазах развития, не далее I—II, редко

Таблица 4

Состояние гонад у гибридных самок F_2 , получавших только углеводное питание ($\varnothing\varnothing$ *C. pipiens molestus* $\times$ $\delta\delta$ *C. pipiens pipiens*)

	Фолликулы в одной фазе развития					Фолликулы в разных фазах развития	
	I, I—II	начало II	конец II	III	IV, V	I и II	II и III
Число самок . .	73	22	5	2	12	14	6
Процент	54.5	16.4	3.7	1.5	9	10.4	4.5

II фазы Кристоферса, и подавляющее большинство фолликулов одной особи характеризуется одной фазой развития. Нами производились вскрытия 4—8-дневных самок F_2 , имевших только углеводное питание. Результаты вскрытий представлены в табл. 4, из которой видно, что фенотипически к *C. pipiens molestus* близки около 25% гибридов (34 самки), куда входят все особи с «мозаичными» яичниками, а также особи со зрелыми или созревающими яйцами (III, IV, V фазы). Остальная часть гибридов F_2 по строению гонад напоминает *C. pipiens pipiens*.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CULEX PIPIENS PIPIENS* L., *C. PIPIENS MOLESTUS* FORSK. И ГИБРИДНЫХ ФОРМ

Из всех основных морфологических различий между *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* — окраска имаго, длина максиллярных пальцев самок, число волосков в сифональных пучках, величина сифонального ин-

декса — последний был выбран в качестве главного критерия при анализе гибридных поколений. Сравнительные результаты измерений сифонального индекса родительских и гибридных форм представлены в табл. 5.¹ Родительские формы отличаются величиной сифонального индекса: у *C. pipiens pipiens* она значительно больше, чем у *C. pipiens molestus*; в обоих гибридных поколениях величина сифонального индекса оказывается промежуточной между таковыми родителей, причем в 1-м поколении она больше приближается к *C. pipiens pipiens*, а во 2-м — к *C. pipiens molestus*. Аналогичные особенности морфологии гибридов отмечаются и в литературе (Callot, 1947).

Таблица 5

Сифональный индекс родительских и гибридных поколений
(♂♂ *C. pipiens pipiens* × ♀♀ *C. pipiens molestus*)

Форма	Происхождение материала	Число измерений	Средняя величина сифонального индекса со средней ошибкой $M \pm m$	Коэффициент вариации V (в %)
<i>C. pipiens pipiens</i> , отец.	Старый Петергоф	118	5.04 ± 0.034	7.3
<i>C. pipiens molestus</i> , мать.	Ленинград	109	4.16 ± 0.042	10.6
Гибриды F_1		73	4.77 ± 0.035	6.3
Гибриды F_2		138	4.37 ± 0.041	11.1

В качестве дополнительного морфологического признака исследовалась форма кладки у гибридов (табл. 6). Если в 1-м гибридном поколении обладали кладки типа *C. pipiens pipiens*, то во 2-м, наоборот, большинство кладок было типа *C. pipiens molestus*, причем это закономерно не только для кладок, отложенных в результате кровососания, но и для кладок, отложенных автогенным путем.

Таблица 6

Морфологическая характеристика кладок, отложенных 1-м и 2-м гибридными поколениями

Поколения	Тип кладки			Число исследованных кладок
	<i>C. pipiens pipiens</i>	<i>C. pipiens molestus</i>	единичные яйца	
F_1 , кладки после питания кровью	29	2	—	31
F_2 , кладки после питания кровью	5	32	3	40
F_2 , автогенные кладки	4	25	3	32

Резюмируя коротко все сказанное о физиологических и морфологических особенностях гибридов, можно отметить следующее.

При скрещивании самок *C. pipiens molestus* с самцами *C. pipiens pipiens* в 1-м гибридном поколении такой признак, как имагинальная диапауза, находится в рецессиве; во 2-м гибридном поколении начинается определенное расщепление, и имагинальная диапауза проявляется у некоторой части особей. Что касается морфологического признака, то величина сифонального индекса гибридов F_1 и F_2 является промежуточной между *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus*.

¹ Обработка данных производилась методом вариационной статистики по общепринятым формулам.

ГИБРИДИЗАЦИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ФОРМ *CULEX PIPiens* MOLESTUS

Современное состояние вопроса о гибридизации между различными подвидами группы *C. pipiens* и отдельными географическими популяциями в рамках подвида получило полное освещение в последней сводке Кицмиллера и Розбума (Rozeboom a. Kitzmiller, 1958). Интересным фактом является существование значительных генетических различий между отдельными географическими популяциями *C. pipiens molestus*, выражающихся в разной степени и разных формах генетической изоляции между ними. На основании большого экспериментального материала по этому вопросу Лавен (Laven, 1951) делает предположение, что среди *C. pipiens molestus* имеется по крайней мере 8—10 групп популяций, различающихся по способности спариваться и давать потомство. Кицмиллер (Kitzmiller, 1953) предполагает, что у *C. pipiens molestus*, как у сильно эволюирующей формы, генетические изменения еще не сопровождаются физиологическими и морфологическими. Действительно, такой морфологический признак, как сифональный индекс, сравнительно мало различается у разных географических популяций (табл. 7).

Таблица 7

Сифональный индекс европейских форм *C. pipiens molestus*

Происхождение материала	Сифональный индекс	Число измерений	Автор
Венгрия (Будапешт)	3.8	10	Mihalyi, Zoltai, 1956.
Венгрия (Матраверебили)	4.1	10	
Венгрия (Тихани)	3.9	25	
Англия (Хантс, Хейлинггайленд)	4.0	155	
Англия (Йоркс, Хилл)	4.2	74	Marshall, 1938.
Англия (Лондон)	4.0	50	
Франция (Париж)	4.3	112	
Греция	3.9	119	
Мальта	3.8	100	Наши данные.
Чехословакия (Готвальдов)	3.9	73	

Аналогичные предположения о существовании некоторых генетических групп высказывались и относительно другого подвида — *C. pipiens fatigans* (Roubaud, 1956).

Нами были осуществлены скрещивания нескольких географических форм *C. pipiens molestus* (табл. 8) из Центральной и Восточной Европы с целью установления их генетического родства.

Таблица 8

Результаты скрещивания географических форм *C. pipiens molestus* (Знаком + обозначены варианты, давшие жизнеспособных гибридов; пробелы соответствуют неисследованным комбинациям)

♀ \ ♂	Ленинград ⋮	Москва ⋮	Готвальдов ⋮	Баку ⋮
Ленинград	+	+	+	+
Москва	+	+	+	+
Готвальдов	+	+	+	+
Баку	+		+	+

Несмотря на значительную географическую разобщенность исследованных популяций, никакого генетического барьера между ними обнаружить не удалось: во всех вариантах наблюдалось скрещивание, а полученные гибриды оказались жизнеспособными и развивались нормально.

АНАЛИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *CULEX PIRIENS* L.

Изучение наследования физиологических и морфологических признаков при гибридизации в лабораторных условиях дает возможность пролить свет на некоторые стороны взаимоотношения подвидов и в природе. Получить наиболее полное представление о возможных формах взаимоотношений подвидов в пределах группы *C. pipiens* можно лишь при анализе естественных популяций в нескольких и притом сильно отличающихся в климатическом отношении частях ареала распространения. Своеобразной моделью взаимоотношений *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* в северной части ареала могут служить проведенные опыты. Следует отметить, что экспериментальные результаты не дают полного представления по данному вопросу, так как удалось только одностороннее скрещивание самок *C. pipiens molestus* с самцами *C. pipiens pipiens*. Однако трудность получения реципрокного скрещивания в лаборатории, очевидно, говорит в пользу редкой встречаемости этого явления и в природе; поэтому и процент соответствующих гибридов в природе, вероятно, очень незначителен. Если 1-е гибридное поколение появляется осенью (а это наиболее вероятно, так как массовое появление *C. pipiens pipiens* в северной части ареала относится именно ко второй половине лета), то, ввиду отсутствия имагинальной диапаузы, оно полностью элиминируется в течение зимы; пережить зиму может лишь незначительная часть особей 2-го гибридного поколения, унаследовавшая от отцовской формы диапаузу. Таким образом, отсутствие диапаузы у гибридов приводит к невозможности их длительного существования и воспроизводства в природе и тем самым обеспечивает биологическое обособление их родительских форм.

В этой связи интересно коротко остановиться на близкой по постановке вопроса работе Макмиллана (McMillan, 1958), проанализировавшего сезонные соотношения между североамериканскими популяциями *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens fatigans* в той части ареала, где они существуют вместе. Используя в качестве критерия величину генитального индекса (DV/D), он установил, что весной и в начале лета преобладает типичный *C. pipiens pipiens*, а затем начинают появляться промежуточные формы, причем в течение лета наблюдается прогрессивное отклонение промежуточных форм в отношении DV/D в сторону *C. pipiens fatigans*, что говорит о постоянно осуществляющейся в природе гибридизации; следующей весной встречаются опять исключительно *C. pipiens pipiens*. Закономерности наследования диапаузы при гибридизации *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens fatigans* остаются неизвестными, но по аналогии с нашими экспериментальными данными можно предположить, что решающее значение в элиминации этих гибридных форм может иметь их неспособность перенести зиму. В отношении *C. pipiens fatigans* считают, что отсутствие у него диапаузы является главным фактором, лимитирующим его распространение на север.

В южной части ареала возможны несколько иные формы взаимоотношений между *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus*. Это вытекает из анализа морфобиологических особенностей нескольких природных популяций *C. pipiens*, найденных в Азербайджане (40—41° с. ш.). Для установления подвидовой принадлежности использовалась совокупность таких биологических признаков, как автогенность, способность спариваться в маленьких садках, активность питания на человеке, наличие фотопериодической реакции, и морфологического признака — величина сифонального индекса. Анализу подвергались первые поколения лабораторной культуры, полученной из природных кладок или личинок. Живой материал происходил из городских условий (г. Баку) и из сельской местности (Евлах, Херсоновка). Результаты представлены в табл. 9, где, наряду с азербайджанскими формами *C. pipiens*, даны для сравнения некоторые типичные формы

Таблица 9

Сифональный индекс *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus*

Подвид	Происхождение материала	Число измерений	Средняя величина сифонального индекса со средней ошибкой $M \pm m$	Коэффициент вариации V (в %)
<i>C. pipiens pipiens</i> .	Старый Петергоф	118	5.04 ± 0.034	7.3
<i>C. pipiens pipiens</i> ?	Азербайджан (Херсо-новка)	102	4.94 ± 0.046	9.4
<i>C. pipiens pipiens</i> .	Азербайджан (Евлах) . .	121	4.74 ± 0.034	8
<i>C. pipiens molestus</i> .	Баку (фабрика 1)	107	4.61 ± 0.044	10
То же.	Баку (больница)	119	4.33 ± 0.048	12.1
» »	Баку (фабрика 2)	118	3.68 ± 0.042	12.6
» »	Баку (культура)	118	3.98 ± 0.036	9.9
» »	Чехословакия (Готваль-дов, культура)	73	3.89 ± 0.043	9.6
» »	Москва (культура)	65	4.07 ± 0.045	9.8
» »	Ленинград (культура)	109	4.16 ± 0.042	10.6

из других мест ареала. Из этой таблицы видно, что различия в величине сифонального индекса у азербайджанских *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* сильно сглаживаются. Оба подвида настолько близки друг к другу по этому морфологическому признаку, что в случае отсутствия биологической характеристики отдельных популяций было бы трудно с достоверностью установить их подвиговую принадлежность. Одним из возможных объяснений такого промежуточного характера морфологических признаков некоторых популяций может быть предположение об их гибридном происхождении. В этих широтах с очень мягким климатом имеются благоприятные условия для возникновения и существования естественных гибридов. Однако диагностика таких гибридных популяций очень сложна, так как биологически они могут чрезвычайно сильно напоминать *C. pipiens molestus*: автогенность и стеногамия в определенной степени проявляется уже в 1-м гибридном поколении. Отдельные указания относительно возможности существования смешанных гибридных популяций *C. pipiens* в природе встречаются и в литературе: Роси-Эспанет (Rossi-Espagnet, 1957) отмечает это для Италии (провинции Латина; $41-43^\circ$ с. ш.), Винсент (Vincent, 1933) — для Венгрии, Сикар (Sicart, 1958) — для Франции и Туниса.

Следует отметить и некоторые физиологические особенности южных форм *C. pipiens*. Нами была изучена фотопериодическая реакция *C. pipiens pipiens* из Евлаха (Азербайджан); данные представлены в табл. 10.

Во всех фотопериодических условиях наблюдался незначительный процент несозревших самок. Однако никакой зависимости диапаузы от длины дня обнаружить не удалось. При температуре опыта 23.8° в типично коротком дне (12 часов света) диапауза фактически отсутствовала. Не исключена возможность, что на более низком температурном фоне воздействие светового фактора оказалось бы сильнее.

Таблица 10

Фотопериодическая реакция *C. pipiens pipiens* из Евлаха (Азербайджан) при температуре 23.8°C

Длина дня (в часах)	Количество накормленных кровью самок	Из них не созрело	
		количество	%
16	17	1	5.8
14	26	3	11.5
12	52	6	11.5

Однако сам факт такого слабого влияния фотопериодизма на физиологическое состояние самок *C. pipiens pipiens* южного происхождения дает основание предполагать, что степень выраженности имагинальной диапаузы этого подвида может значительно варьировать в пределах его ареала. В отличие от северных форм *C. pipiens pipiens*, имеющих хорошо выраженную диапаузу, южные формы, существующие в условиях мягкой зимы, вероятно могли сохранить лишь слабую тенденцию к формированию диапаузы или совсем утратить ее. Итак, в физиологическом отношении в южных районах *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* в большой степени напоминают друг друга.

Таким образом, попытка анализа природных популяций *C. pipiens* с использованием экспериментальных данных по наследованию некоторых физиологических и морфологических особенностей показала, что возможные формы взаимоотношений *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus* в природе очень сложны, определяются многими факторами и, вероятно, в значительной степени различны в разных частях их ареала.

ВЫВОДЫ

1. *C. pipiens pipiens* — форма преимущественно палеарктического распространения, имеет имагинальную диапаузу, наступление которой регулируется сезонным укорочением длины дня. В экспериментальных условиях у большинства особей северной формы (Ленинград) диапауза наступает при длине дня около 12 часов.

2. *C. pipiens molestus*, происходящий из тропических областей, в настоящее время широко распространен и в умеренных зонах, где его существование обеспечивается путем приспособления к обитанию в специфической экологической нише: *C. pipiens molestus* становится исключительно синантропным видом и развивается в течение круглого года без диапаузы.

3. Ввиду отсутствия какого-либо генетического барьера между рассматриваемыми подвидами в областях наложения их ареалов распространения, возможно появление гибридных форм, существование которых зависит от степени соответствия их сезонного цикла с окружающими условиями.

4. При скрещивании самок *C. pipiens molestus* с самцами *C. pipiens pipiens* в экспериментальных условиях в 1-м гибридном поколении имагинальная диапауза отсутствует и проявляется лишь у некоторой части (25%) особей 2-го гибридного поколения. Морфологические признаки гибридов (сифональный индекс) являются промежуточными между таковыми родительских форм.

5. В условиях умеренного климата с холодной зимой характер наследования имагинальной диапаузы, вероятно, исключает возможность существования гибридных форм в природе, обеспечивая высокую степень биологической обособленности двух подвигов.

В южной части ареала с теплой зимой, как показал анализ естественных популяций *C. pipiens* в Азербайджане, морфологические и биологические различия между подвидами в значительной мере сглаживаются; оба подвида, вероятно, могут давать природные гибридные популяции.

Таким образом, в разных частях ареала распространения существует разная степень биологической обособленности *C. pipiens pipiens* и *C. pipiens molestus*.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградова Е. Б. 1958. О фотопериодической реакции у малярийного комара (*Anopheles mac. messeae* Fall.). Уч. зап. Ленингр. гос. ун-в., № 240, сер. биол. наук, 46 : 52—61.

- Волянская Е. А. 1957. Изготовление постоянных препаратов из сброшенных шкурок личинок и куколок комаров. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, Приложение к № 1: 6.
- Данилевский А. С., Е. И. Глиняная. 1958. Зависимость гонотрофического цикла и имажинальной диапаузы кровососущих комаров от изменений длины дня. Уч. зап. Ленинград. гос. унив., 240, сер. биол. наук, 46: 34—52.
- Детинова Т. С. 1953. Механизм гонотрофической гармонии у обыкновенного малярийного комара. Зоол. журн., XXXII, 6: 1178—1188.
- Мончадский А. С. 1951. Личинки кровососущих комаров. М.—Л.
- Barr A. R. 1957. The distribution of *Culex pipiens pipiens* and *C. pipiens quinquefasciatus* in North America. Amer. Journ. Trop. Med. Hyg., 6, 1: 153—165.
- Barr A. R., L. Kartman. 1951. Biometrical notes on the hybridization of *Culex pipiens* L. and *C. p. quinquefasciatus* Say. Journ. Parasitology, 37, 4: 419—420.
- Callot J. 1947. Etude sur quelques souches de *Culex pipiens* (sensu lato) et sur leurs hybrides. Ann. Parasit., 22, 5—6: 380—393.
- Callot J. 1955. Etude sur les hybrides des biotypes de *Culex pipiens* Linneus. Ann. parasitol. humaine comparée, 30, 4: 363—373.
- Carpenter S. J. 1952. Further observations on sexual dimorphism in mosquito pupae (Diptera, Culicidae). Mosquito News, 12: 4—8.
- Christophers S. R. 1911. The development of the egg follicle in Anophelines. Paludism, 2: 73—88.
- Christophers S. R. 1951. Note on morphological characters differentiating *Culex pipiens* L. from *Culex molestus* Forskal and the status of these forms. Trans. R. Entom. Soc. Lond., 102, 7: 372—379.
- Dobrotorsky N. V. 1954. The *Culex pipiens* group in south-eastern Australia. III. Autogeny in *Culex pipiens* form *molestus*. Proc. Linn. Soc. New South Wales, XXIX, 5—6: 193—195.
- Dobrotorsky N. V. 1955. The *Culex pipiens* group in south-eastern Australia. IV. Crossbreeding experiments within the *Culex pipiens* group. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 80, 1: 33—43.
- Farid M. A. 1949. Relationships between certain populations of *Culex pipiens* L. and *Culex quinquefasciatus* Say in the United States. Amer. Journ. Hyg., 49: 83—100.
- Horsfall W. R. 1955. Mosquitoes. Their bionomics and relation to disease. New York.
- Jobling B. 1938. On two subspecies of *Culex pipiens* L. Trans. R. Entom. Soc. Lond., 87: 193—216.
- Kitzmiller J. B. 1953. Mosquito genetics and cytogenetics. Revista brasil. Malariol., 5: 285—359.
- Knight K. L. 1951. A review of the *Culex pipiens* complex in the Mediterranean subregion (Diptera, Culicidae). Trans. R. Entom. Soc. Lond., 102, 7: 354—364.
- Knight K. L. 1953. Suggestions for the measurement of variation in the *Culex pipiens* complex. Trans. IX-th Int. Congr. Entom., 2, Amsterdam: 297—300.
- Laven H. 1951. Crossing experiments with *Culex* strains. Evolution, 5, 4: 370—375.
- Marshall J. F. 1938. The British mosquitoes. London.
- Marshall J. F., J. Staley. 1937. Some notes regarding the morphological and biological differentiation of *Culex pipiens* L. and *Culex molestus* Forsk. Proc. R. entom. Soc. Lond., 12: 17—26.
- Mattingly P. F. 1953. The *Culex pipiens* complex. Trans. IX-th Int. Congr. Entom., 2, Amsterdam: 285—288.
- Mattingly P. F. 1956. Species hybrids in mosquitoes. Trans. R. Entom. Soc. Lond., 108, 2: 21—36.
- Mattingly P. F., L. E. Rozeboom, K. E. Knight, H. Laven, F. H. Drummond, S. R. Christophers, P. G. Shute. 1951. The *Culex pipiens* complex. Trans. R. Entom. Soc. Lond., 102, 7: 331—343.
- McMillan H. L. 1958. Study of a naturally occurring population intermediate between *Culex pipiens pipiens* and *C. pipiens quinquefasciatus* Say. Amer. Journ. Trop. Med. Hyg., 7, 5: 505—511.
- Mer G. G. 1936. Experimental study on the development of the ovary in *Anopheles elutus* Edw. Bull. Entom. Res., 27: 351—359.
- Mihalyi F., N. Zoltai. 1956. Contributions to the occurrence of *Culex pipiens molestus* in Hungary. Acta Zoologica Acad. Sci. Hungaricae, II, 1—3: 263—268.
- Moorefield H. H. 1951. Sexual dimorphism in mosquito pupae. Mosquito News, 11: 175—177.
- Rossi-Espagnet A. 1957. Alcune osservazioni sul complesso *Culex pipiens* della provincia di Latina. Rend. Ist. super. sanita, 20, 11: 1045—1049.
- Roubaud E. 1956. Phénomènes d'amixie dans les intercroisements de souches géographiques, indifférences extérieurement, du moustique commun tropical *Culex fatigans* Wied. C. R. Acad. Sci., 242: 1557—1559.

- R o z e b o o m L. E. 1951. The *Culex pipiens* complex in North America. Trans. R. Entom. Soc. Lond., 102, 7 : 343—353.
- R o z e b o o m L. E. 1958. Hybridization of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann from the Philippine islands with american strains of the *Culex pipiens* group. (Diptera, Culicidae). Amer. Journ. Trop. Med. Hyg., 7, 5 : 526—530.
- R o z e b o o m L. E., J. B. K i t z m i l l e r. 1958. Hybridization and speciation in mosquitoes. Ann. Rev. Entom., 3 : 231—248.
- S h u t e P. G. 1951. *Culex molestus*. Trans. R. Entom. Soc. Lond., 102, 7 : 380—382.
- S h u t e P. G. 1953. Contribution to the *Culex pipiens* complex. Trans. IX-th Int. Congr. Entom., 2, Amsterdam : 289—292.
- S i k a r t M. 1958. Remarques sur l'évasement des cornets respiratoires chez les nymphes du complexes *Culex pipiens*. Bull. Soc. histoire natur. Toulouse, 93, 3—4 : 489—490.
- S p i e l m a n A. 1957. The inheritance of autogeny in the *Culex pipiens* complex of mosquitoes. Amer. Journ. Hyg., 65, 3 : 404—425.
- S u n d a r a r a m a n S. 1949. Biometrical studies on intergradation in the genitalia of certain populations of *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* in the United states. Amer. Journ. Hyg., 50 : 307—314.
- T a t e P., M. V i n c e n t. 1936. The biology of autogenous and anautogenous races *Culex pipiens*. Parasitology, 28 : 115—145.
- V i n c e n t M. 1933. Some observations on the biology of a Hungarian strain of *Culex pipiens*. Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst., 6 : 119—122.
- W e y e r F. 1935—1936. Die Rassenfrage bei *Culex pipiens* in Deutschland. Ztschr. Parasitenkunde, 8 : 104—115.
- W e y e r F. 1936. Kreuzungsversuche bei Stechmücken (*Culex pipiens* und *Culex fatigans*). Arb. physiol. angew. Entom., Berlin, 3 : 202—208.
- Y a m a g u t i S., W. J. L a C a s s e. 1951. Mosquito fauna of North America. IV. Genera *Culex* and *Deinocerites*. Kyoto, Japan. U. S. Army : 46.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Experimentally some characters of seasonal development of two subspecies of complex *Culex pipiens* (*C. pipiens pipiens* and *C. pipiens molestus*) and of hybrids between them have been studied to understand the degree of biological isolation of both subspecies in different parts of their area of distribution.

1. *C. pipiens pipiens* having a palaearctic distribution has an imaginal diapause which is an adaptation to moderate climate. The onset of diapause is determined by the seasonal shortening of day length. The study of photoperiodism on the northern population of *C. pipiens pipiens* (Leningrad, 60°, N. 1.) showed that the majority of females enter a diapause developing under the photoperiod about 12—14 hours of light per day (in experiments diapausing females were considered those individuals which ovaries did not develop beyond the II phase by Christophers after the digestion of one blood meal).

2. *C. pipiens molestus* derives from tropical regions but occurs over the world nowadays. In moderate climate it becomes a synanthropic form exclusively breeding through the year without going through diapause. In *C. pipiens molestus* the photoperiodic reaction is absent.

3. In order to examine the inheritance of imaginal diapause in case of crossbreeding of homodynamic *C. pipiens molestus* with heterodynamic *C. pipiens pipiens* the hybrid progeny was exposed to different length of day. When the females of *C. pipiens molestus* and the males of *C. pipiens pipiens* were crossed (the reciprocal cross was unsuccessful) the imaginal diapause was absent in the 1st hybrid progeny but some percentage (25%) of diapausing females have been observed in the 2nd hybrid progeny. As to the morpho-

logical characters (siphonal index) of the 1st and the 2nd hybrid progeny they are intermediate between the siphonal indexes of parental forms.

4. The experimental study of inheritance of imaginal diapause allows to explain some aspects of relationship of *C. pipiens molestus* and *C. pipiens pipiens* in nature as well. In order to understand this it is essential to study some natural populations in the regions where the overlapping of their area of distribution occurs.

5. The inheritance of imaginal diapause is very important in survival of hybrids in moderate climate with cold winter.

6. The diapause is not so important in the southern parts of the area of distribution with warm winter.

The examination of morphological and biological characters of some natural occurring populations of *C. pipiens* of Azerbaijan (40—41° N. l.) showed that both subspecies are more alike by their above mentioned characters. Probably both subspecies can produce some natural hybrid populations there.

7. There is a different degree of biological isolation between *C. pipiens pipiens* and *C. pipiens molestus* in different parts of their overlapping area of distribution.
