

УДК 595.771 : 591.5

© С. Г. Карпова

**РОЛЬ СВЕТОВОГО И ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРОВ  
В РЕГУЛЯЦИИ СУТОЧНОГО РИТМА ВЫЛЕТА ИЗ КУКОЛОК  
КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ *Aedes communis* de Geer  
И *Culex pipiens* L. (DIPTERA, CULICIDAE)**

[S. G. KARPOVA. EFFECT OF THE LIGHT AND TEMPERATURE ON THE DAILY RHYTHM OF ADULT ECLOSION IN THE BLOOD-SUCKING MOSQUITOES *Aedes communis* de Geer AND *Culex pipiens* L. (DIPTERA, CULICIDAE)]

Ритмическая организация биологических процессов составляет широко известную междисциплинарную проблему. В качестве объектов в этих исследованиях часто используют насекомых, а классической моделью служит суточный ритм вылета или отрождения имаго из куколок. Известно, что в регуляции суточных ритмов принимают участие как внутренние, так и внешние факторы (Чернышев, 1984; Saunders, 2002). Наблюдаемый ритм контролируется внутренними циркадианными осцилляторами («биологическими часами»), генерирующими спонтанные колебания с периодом около 24 ч. В природе ход осцилляторов ежедневно подстраивается под свето-темновые или температурные циклы во внешней среде, которые таким образом выполняют функцию «датчиков времени». Изменения внешних факторов могут также напрямую стимулировать или подавлять активность.

Роль светового и температурного факторов в регуляции ритмов не одинакова у разных видов. Так, например, время выхода из куколок *Drosophila pseudoobscura* устанавливается световым режимом — главным датчиком времени для этих насекомых; изменения температуры могут вызвать лишь незначительное смещение максимума вылета (Pittendrigh, 1960). Напротив, отрождение мух це-це *Glossina morsitans* приходится всегда на время повышения температуры в суточном цикле независимо от условий освещенности (Zdarek, Denlinger, 1995). В целом высокая чувствительность к суточным изменениям температуры характерна для насекомых, обитающих в почве или укрытиях, где восприятие света затруднено (Чернышев, 1984).

Очевидно, избирательная чувствительность насекомых к свету и температуре как к датчикам времени имеет важное приспособительное значение. Между тем планомерные сравнительные исследования данного признака у разных объектов очень немногочисленны и сводятся преимущественно к изучению внутривидовой изменчивости ритма в лабораторных условиях. В частности, известно, что разные мутантные линии *Drosophila melanogaster* отличаются по степени зависимости циркадианного ритма подвижности от фото- и термопериода (Tomioaka et al., 1998; Yoshii et al., 2002).

Гетерогенность лабораторных линий по относительной реактивности к свету и температуре была выявлена при изучении ритма вылета перепончатокрылых паразитоидов (Зиновьева и др., 1996). Для дальнейшей разработки проблемы необходимо расширение круга объектов, при этом особый интерес представляет сравнение близких видов или подвидов, различающихся по особенностям экологии. Кроме того, требуется сочетание экспериментальных исследований и полевых наблюдений, что позволит оценить роль световых и температурных сигналов в регуляции ритма в природных условиях. К сожалению, работы с использованием такого комплексного подхода единичны и относятся лишь к изучению индивидуальной активности насекомых (Зотов, 1980, 1983). Это обстоятельство затрудняет исследование механизмов контроля и экологического значения суточных ритмов насекомых.

Настоящее исследование было посвящено изучению относительной роли светового и температурного факторов в регуляции ритма вылета кровососущих комаров *Aedes (Ochlerotatus) communis* De Geer и *Culex pipiens pipiens* L. (автогенная и неавтогенная формы). Исследования включали в себя как наблюдения в природе, так и лабораторные эксперименты.

Избранные объекты различаются по особенностям экологии и районам происхождения, что позволяет предполагать и различие в способах регуляции суточной ритмики. Генезис подрода *Ochlerotatus* связывают сNearктической областью, *Culex* имеет тропическое происхождение (Гудевич и др., 1970). Две формы подвида *C. pipiens pipiens* существенно отличаются друг от друга по ряду экофизиологических особенностей, хотя морфологически они очень сходны. Неавтогенная форма *pipiens* обитает преимущественно в наземных биотопах. Автогенная форма *molestus* (городской, или подвальный комар) в умеренном климате перешла к обитанию в подземных биотопах на урбанизированных территориях. Ритм вылета из куколок у избранных объектов изучен слабо; известны только данные полевых наблюдений вылета *A. communis* (Corbet, 1966; Broomer-Korvenkontio et al., 1971; Christine, 1973), а обе формы *C. pipiens pipiens* в этом отношении ранее не были изучены.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования включали в себя полевые и лабораторные эксперименты. Во всех опытах регистрацию количества вылетающих имаго проводили визуально каждые 2 ч. Количество самцов и самок определяли по экзuviaм, которые остаются на поверхности воды после выхода имаго из куколки.

### 1. РЕГИСТРАЦИЯ СУТОЧНОГО РИТМА ВЫЛЕТА В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Полевые эксперименты проходили на территории стационара в дер. Машезеро (Южная Карелия, пригород Петрозаводска, 62° с. ш.). Исследования суточной динамики вылета *A. communis* и неавтогенной формы *C. p. pipiens* (*C. p. p. f. pipiens*) проводили в июне—сентябре 2000—2002 гг. Личинок собирали в дер. Машезеро в их обычных местообитаниях: торфяных временных лужах (*A. communis*) и в бочках с водой и гниющей органикой (*C. p. p. f. pipiens*). Полевые эксперименты с автогенной формой (подвальный комар *C. p. p. f. molestus*) проводили в августе 2004 г., личинок собирали в одном из городских подвалов Петрозаводска.

Собранных личинок помещали в кристаллизаторы с водой из тех же водоемов и содержали до окукливания в условиях, максимально приближенных к природным. В качестве корма использовали сухих дафний. Кристаллизаторы располагались на деревянной площадке под тенью деревьев и были дополнительно защищены от дождя и прямых солнечных лучей полиэтиленовым навесом.

В экспериментах по изучению *A. communis* куколок разделяли на 3 группы, которые содержались при различных уровнях естественной освещенности: 1) открытая экспозиция,

Световые и температурные условия проведения полевых экспериментов с комарами *Aedes communis*, *Culex pipiens pipiens* f. *pipiens* и *C. p. p. f. molestus*

Условия опыта	<i>A. communis</i>	<i>C. p. p. f. pipiens</i>	<i>C. p. p. f. molestus</i>
Даты наблюдений	31 V—4 VI 2000	3—13 IX 2000	25 VII—15 VIII 2004
Время восхода солнца*	4 ч 50 мин	6 ч 45 мин	5 ч 40 мин
Время заката солнца*	22 ч 05 мин	20 ч 10 мин	21 ч 30 мин
Длина светового дня*	16 ч 50 мин	13 ч 25 мин	15 ч 50 мин
Максимальная освещенность, лк:			
вар. 1	2700	3000	4000
вар. 2	1230	—	—
вар. 3	8	40	3.5
Средняя температура в период до похолодания, °C ( $M \pm m_M$ )			
вар. 1	17.1 ± 0.8	17.5 ± 0.3 (3—10 IX)	20.1 ± 0.4 (25 VII—13 VIII)
вар. 2	17.1 ± 0.8	—	—
вар. 3	16.8 ± 0.8	16.5 ± 0.2 (3—10 IX)	19.7 ± 0.4 (25 VII—13 VIII)
Средняя температура в период до похолодания, °C ( $M \pm m_M$ )			
вар. 1	—	11.6 ± 0.4 (11—13 IX)	11.6 ± 0.5 (14 VIII—15 VIII)
вар. 3	—	11.3 ± 0.3 (11—13 IX)	11.2 ± 0.4 (14 VIII—15 VIII)

Примечание. \* — время заката и восхода солнца приведено для середины данного периода наблюдений, вар. 1—вар. 3 — варианты.

2) слабое затенение (навес из белой ткани) и 3) сильное затенение (навес из черной ткани). Для двух форм *C. p. pipiens* схема опыта была ограничена 1-м и 3-м вариантами. В каждом варианте использовали 3 кристаллизатора объемом 2 л, по 250 куколок в каждом. Световые и температурные условия проведения опытов представлены в таблице.

Учеты начинали в 4 ч и вели каждые 2 ч до 24 ч. В темноте сбор экзувиев проводили при слабом красном свете фотографического фонаря. Одновременно с учетами регистрировали температуру воды и освещенность над кристаллизатором (использовали люксметр марки Ю16). Регистрацию вылета имаго вели не менее 5 сут. В течение периода учетов вылета двух форм *C. p. pipiens* среднесуточная температура воды существенно изменялась, поскольку последние 3—4 сут экспериментов совпали с периодами похолодания (11—13 IX 2000 для *C. p. p. f. pipiens* и 14—15 VIII 2004 для *C. p. p. f. molestus*).

Результаты полевых экспериментов были обработаны методом частного корреляционного анализа. Долю особей, вылетевших в течение каждого 2-часового интервала (процент от общего количества вылетевших в течение суток), преобразовывали по формуле  $p' = 2 \arcsin \sqrt{p}$  для стабилизации дисперсии. Для каждого временного интервала вычисляли коэффициент частной корреляции между преобразованной долей вылетевших имаго и значениями освещенности и температуры воды в соответствующее время учета.

## 2. РЕГИСТРАЦИЯ СУТОЧНОЙ ДИНАМИКИ ВЫЛЕТА ПРИ ЕСТЕСТВЕННОМ ОСВЕЩЕНИИ И ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

Опыты проводились с *A. communis* и неавтогенной формой *C. p. pipiens*. До начала эксперимента личинки находились при естественных условиях освещенности и температуры. В начале стадии куколки их помещали в термостаты со стеклянными дверцами, которые располагались напротив окна. Особи содержались при естественном режиме освещенности и постоянной температуре 17° (*A. communis*) или 23° (*C. p. p. f. pipiens*). Учеты вели в течение 3—4 сут, использовали 3 повторности по 80—100 куколок в каждой.

### 3. РЕГИСТРАЦИЯ СУТОЧНОЙ ДИНАМИКИ ВЫЛЕТА ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ФОТОПЕРИОДЕ И ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

Для проведения экспериментов с *A. communis* личинок 3-й стадии собирали в дер. Машезеро в мае—июне 2001 г. В опытах с *C. p. p. f. pipiens* использовали личинок 1-й и 2-й стадий, собранных в августе 2001 г. в пригороде Петрозаводска. Опыты с *C. p. p. f. molestus* проводили на материале 3 лабораторных культур из Петрозаводска, Санкт-Петербурга и Москвы (первые 3—4 поколения). До начала экспериментов культуры *C. p. p. f. molestus* развивались при фотопериоде С : Т = 16 : 8 (освещенность 50 лк) и температуре 25°. В экспериментальные режимы личинок помещали на 1-й стадии.

Опыты проводили в термостатах при 3 фотопериодах (фотофаза 12, 16 и 20 ч, включение света в 6 ч) и температуре 17° (*A. communis*) или 25° (обе формы *C. p. pipiens*). Источником освещения служили люминесцентные лампы (освещенность 50 лк) или красный фотографический фонарь (при учете в темноте).

Каждый вариант эксперимента проводили не менее чем в 4 повторностях, учеты вели не менее 4 сут.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

#### СУТОЧНЫЙ РИТМ ВЫЛЕТА В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Суточная динамика вылета комаров в природных условиях изображена на рис. 1, 3 и 5, суточные изменения температуры — на рис. 2, А, 4, А, 6, А, ход освещенности — на рис. 2, Б, 4, Б, 6, Б. Представлены только данные 2-часовых учетов (с 6 до 24 ч); в ночные часы выход из куколок был незначительным.

Вылет *A. communis* протекал с четко выраженной периодичностью, в течение суток отмечались 2 пика — утренний (около 10—12 ч) и вечерний (20—22 ч) (рис. 1). Выход из куколок снижался в течение ночи и в середине дня (12—14 ч). Характер ритма был сходным в 3 вариантах освещения. Интенсивность массового вылета в утренние и вечерние часы различалась между вариантами, но при этом четкой связи между высотой пиков и интенсивностью освещения не было выявлено. Условия светового режима влияли только на долю особей, вылетающих в период после заката (с 22 до

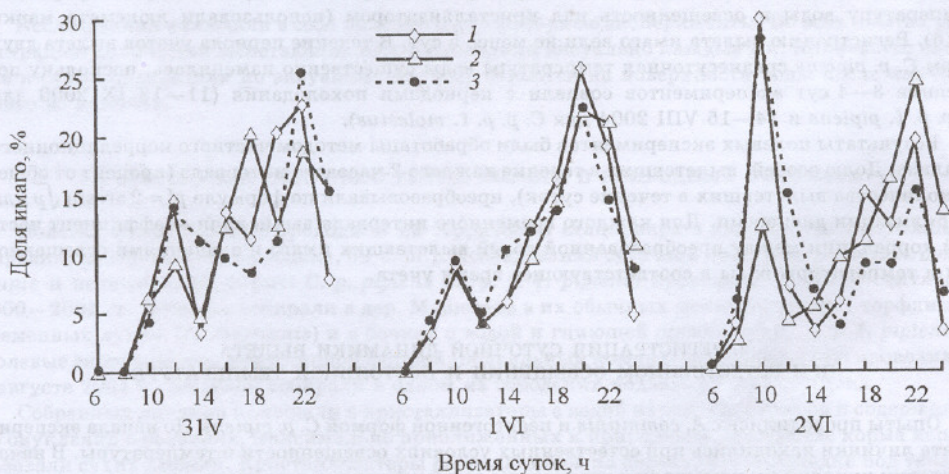


Рис. 1. Суточный ритм вылета имаго *Aedes communis* в природных условиях, при трех уровнях освещенности (2000 г.).

1 — экспозиция без затенения, 2 — слабое затенение, 3 — сильное затенение. Долю особей, вылетевших в каждый 2-часовой интервал, рассчитывали в процентах от общего количества имаго, вылетевших за сут.

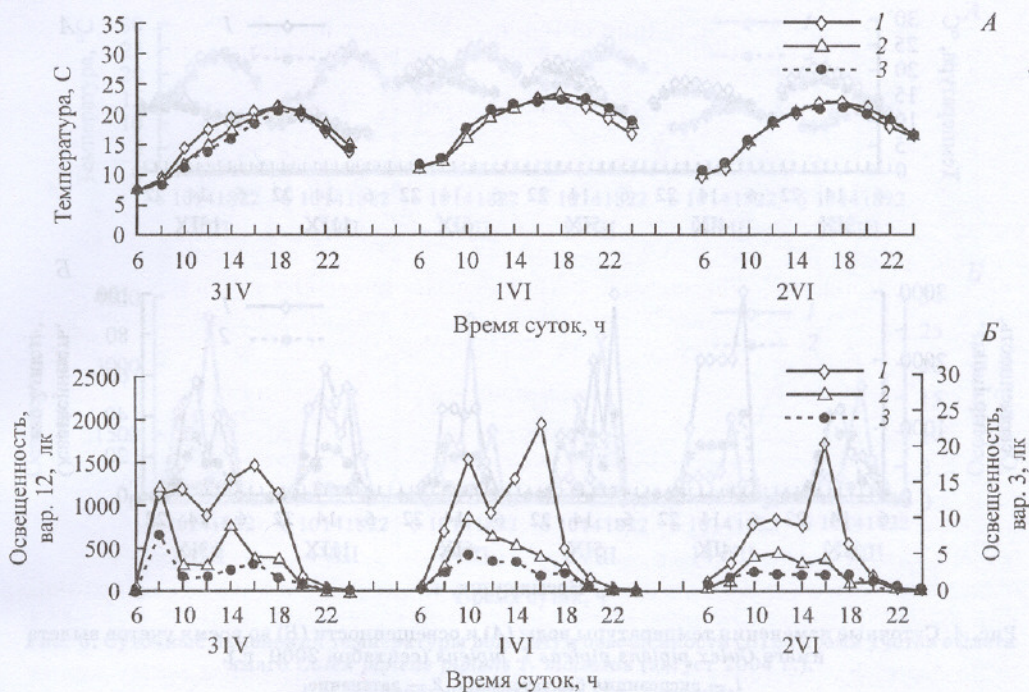


Рис. 2. Суточные изменения температуры воды (А) и освещенности (Б) во время учетов вылета имаго *Aedes communis*.

1 — экспозиция без затенения, 2 — слабое затенение, 3 — сильное затенение.

24 ч). Она была ниже в кристаллизаторах, экспонировавшихся открыто, без затенения ( $p < 0.05$ , критерий Фишера с  $\phi$ -преобразованием).

Вылет *C. p. p. f. pipiens* также протекал с четко выраженной периодичностью, большинство особей вылетало в светлое время суток (рис. 3). Динамика вылета в течение дня отличалась высокой изменчивостью и зависела от среднесуточных значений температуры. В период до похолодания (3—10 IX), как правило, отмечались 2 пика — утренний (около 10—12 ч)

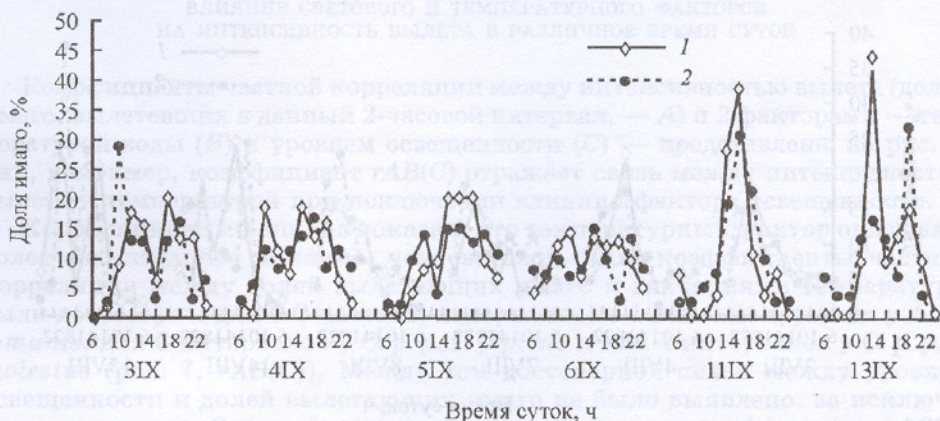


Рис. 3. Суточная динамика вылета имаго *Culex pipiens pipiens f. pipiens* в природных условиях, при двух уровнях освещенности (сентябрь 2000 г.).

1 — экспозиция без затенения, 2 — затенение. Долю особей, вылетевших в каждый 2-часовой интервал, рассчитывали в процентах от общего количества имаго, вылетевших за сут.

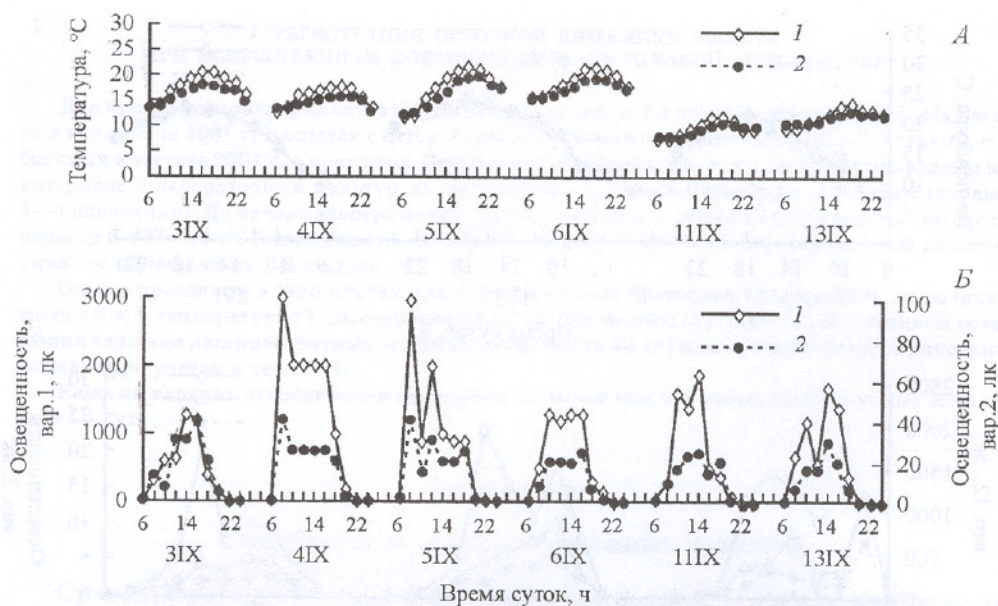


Рис. 4. Суточные изменения температуры воды (А) и освещенности (Б) во время учетов вылета имаго *Culex pipiens pipiens f. pipiens* (сентябрь 2000 г.).  
1 — экспозиция без затенения, 2 — затенение.

и вечерний (16—20 ч), а также подавление вылета в середине дня (14—16 ч). При снижении среднесуточной температуры (11—13 IX) характер ритма значительно изменился: уменьшалась интенсивность вылета в ночные и утренние часы, увеличивалась доля особей, вылетающих в середине дня (14 ч). Вечерний пик был менее выражен, чем дневной, или совсем исчезал. В 2 вариантах освещения тенденция изменений была сходной. Структура ритма не различалась достоверно между вариантами ( $p > 0.05$ , критерий Колмогорова—Смирнова).

Вылет автогенной формы *C. p. pipiens* также проходил преимущественно в дневные часы (рис. 5). Динамика зависела от среднесуточной температуры. До похолодания (3—13 VIII) отмечалось усиление вылета в вечерние

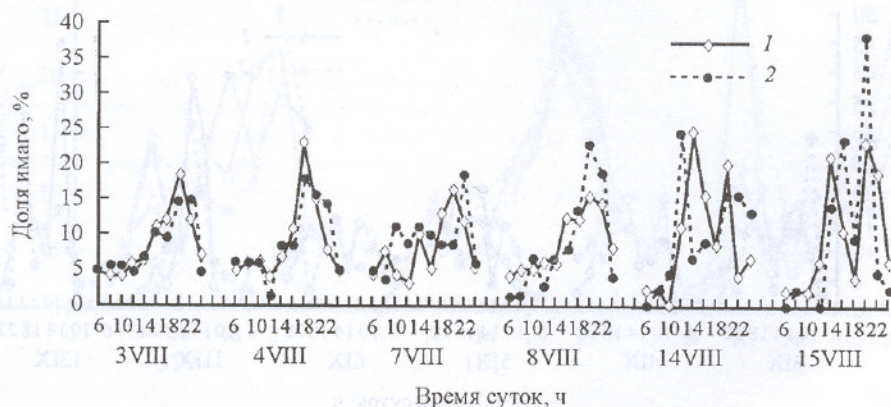


Рис. 5. Суточная динамика вылета имаго *Culex pipiens pipiens f. molestus* в природных условиях, при двух уровнях освещенности (август 2004 г.).

1 — экспозиция без затенения, 2 — затенение. Долю особей, вылетевших в каждый 2-часовой интервал, рассчитывали в процентах от общего количества имаго, вылетевших за сут.

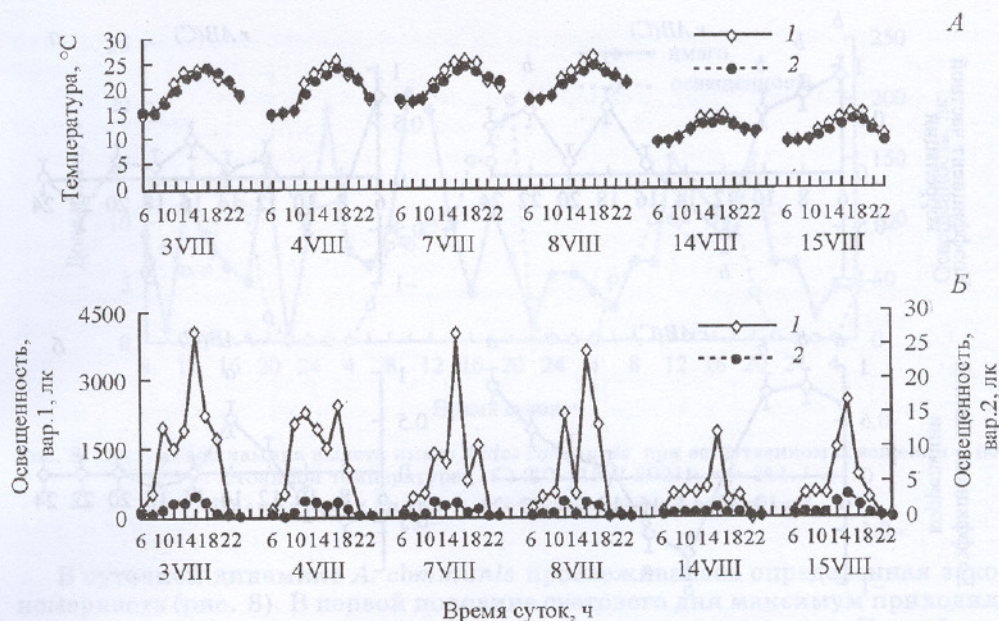


Рис. 6. Суточные изменения температуры воды (А) и освещенности (Б) во время учетов вылета имаго *Culex pipiens pipiens f. molestus* (август 2004 г.).

1 — экспозиция без затенения, 2 — затенение.

часы, пик приходился, как правило, на 18—20 ч. В период похолодания (14—15 VIII) вечерний пик сохранялся, но при этом значительно усиливался вылет в дневные часы (10—16 ч). Кроме того, снижалась доля имаго, вылетающих ночью и в начале светового дня (6—10 ч). Структура ритма не различалась достоверно между двумя вариантами освещения ( $p > 0.05$ , критерий Колмогорова—Смирнова).

Достоверных различий между самцами и самками по суточному ритму вылета в этих и последующих экспериментах не было обнаружено.

#### ВЛИЯНИЕ СВЕТОВОГО И ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ВЫЛЕТА В РАЗЛИЧНОЕ ВРЕМЯ СУТОК

Коэффициенты частной корреляции между интенсивностью вылета (долей имаго, вылетевших в данный 2-часовой интервал, — А) и 2 факторами — температурой воды (В) и уровнем освещенности (С) — представлены на рис. 7. Так, например, коэффициент  $r_{AB(C)}$  отражает связь между интенсивностью вылета и температурой при исключении влияния фактора освещенности.

Корреляционный анализ показал, что температурный фактор оказывает более значительное влияние, чем световой. Так, коэффициенты частной корреляции между долей вылетающих имаго и значениями температуры были достоверны для 7 2-часовых интервалов из 10 анализируемых у *A. communis*, для 6 интервалов у *C. p. p. f. pipiens* и для 4 интервалов у *C. p. p. f. molestus* (рис. 7,  $r_{AB(C)}$ ). Между тем достоверной связи между уровнем освещенности и долей вылетающих имаго не было выявлено, за исключением данных по *C. p. p. f. pipiens*, согласно которым коэффициент  $r_{AC(B)}$  в 14 ч был достоверен при  $p = 0.05$ .

Степень влияния температуры воды на интенсивность вылета у всех изученных объектов изменялась в течение суток (рис. 7,  $r_{AB(C)}$ ). В утренние

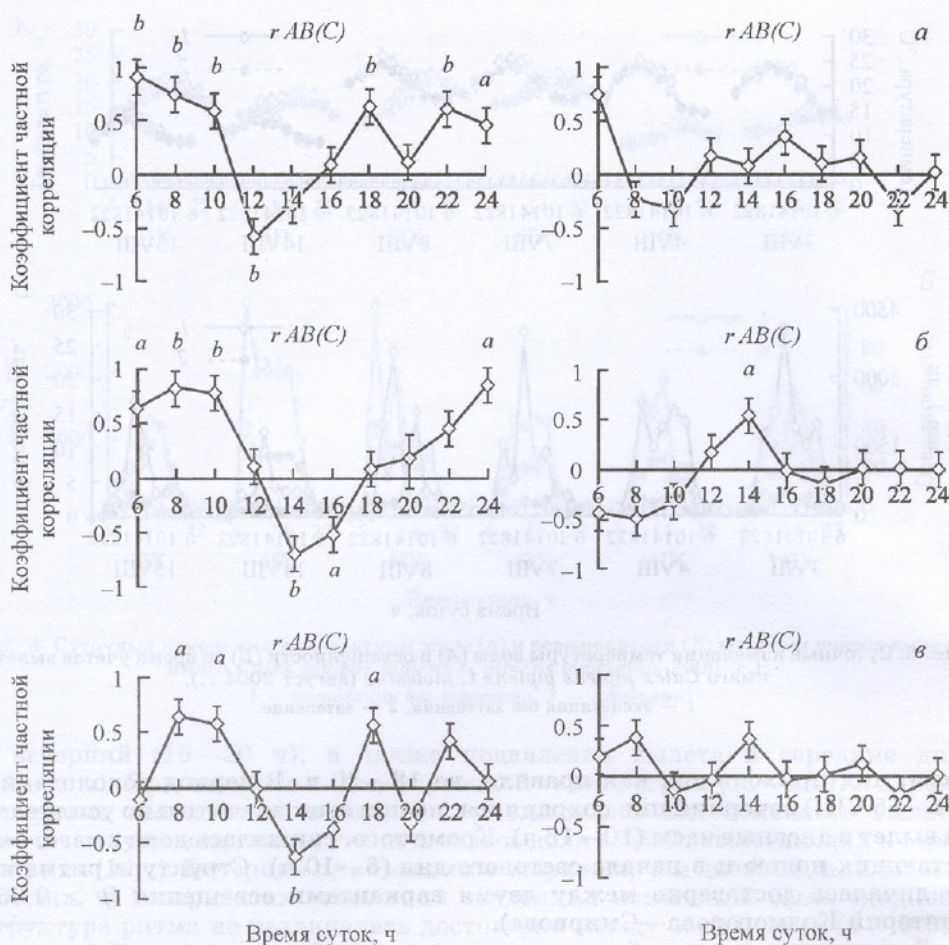


Рис. 7. Корреляционная зависимость интенсивности вылета комаров от значений температуры и освещенности в разное время суток.

A — доля имаго, вылетевших из куколок в данное время суток; B — температура воды; C — освещенность. а — *Aedes communis*, б — *Culex pipiens pipiens f. pipiens*, в — *C. p. p. f. molestus*.  $r_{AB(C)}$  — коэффициенты частной корреляции. а — коэффициент достоверен при  $p = 0.05$ ; б — при  $p = 0.01$ .

часы (8—10 ч) была отмечена достоверная положительная корреляция: чем выше была температура воды в утренние часы, тем больше особей вылетало в данное время. В середине дня знак коэффициента корреляции изменялся на противоположный в 12 ч (у *A. communis*) или 14 ч (у *C. p. pipiens*), коэффициент достигал достоверного отрицательного значения. Наконец, в вечерние и ночные часы связь между интенсивностью вылета и температурой вновь была положительной, за исключением опытов с *C. p. p. f. molestus*, где коэффициент в 20 ч принимал значение  $-0.3$ .

#### СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ВЫЛЕТА ПРИ ЕСТЕСТВЕННОМ ОСВЕЩЕНИИ И ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

При естественном освещении и постоянной температуре вылет имаго *A. communis* и *C. p. p. f. pipiens* протекал в течение суток более равномерно, чем при терморегиме, поскольку в ночные часы особи выходили из куколок так же активно, как днем (рис. 8, 9).



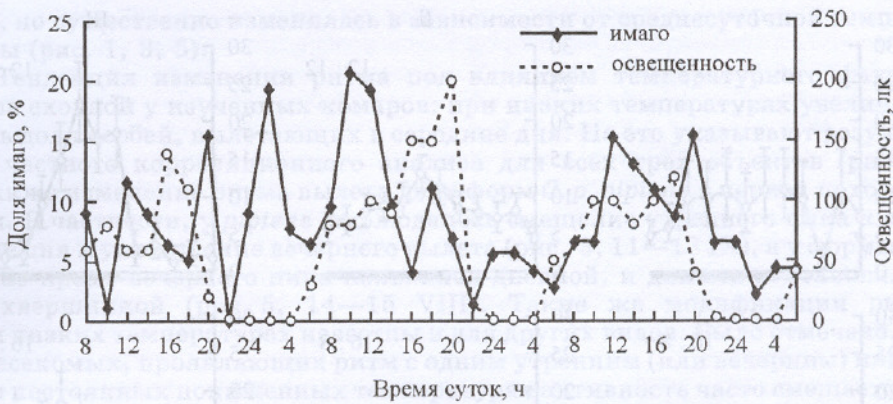


Рис. 8. Суточная динамика вылета имаго *Aedes communis* при естественном освещении и постоянной температуре (17°) (10—13 V 2001);  $n = 211$ .  
Прерывистая линия — суточные изменения освещенности.

В суточной динамике *A. communis* прослеживалась определенная закономерность (рис. 8). В первой половине светового дня максимум приходился на 10 или 12 ч, после чего интенсивность вылета снижалась. Второй пик наблюдался во второй половине дня (18 или 20 ч), с 20 до 22 ч доля вылетающих имаго вновь снижалась. В ходе первых двух суток наблюдений было отмечено также усиление вылета в ночные часы.

Вылет *C. p. p. f. pipiens* в первые сутки наблюдений протекал аритмично, в течение последующих двух суток (15—16 VIII) наблюдался четкий вечерний максимум в 22 или 24 ч (рис. 9).

#### СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ВЫЛЕТА ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ФОТОПЕРИОДЕ И ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

При всех фотопериодах вылет *A. communis* протекал круглосуточно, без выраженных пиков, отмечалось лишь снижение интенсивности вылета с 4 до 6 ч от начала фотофазы (рис. 10). Выход из куколок комаров *C. p. pipiens* усиливался в конце светового дня, вечерний пик был четко выражен у формы *molestus* и, наоборот, слабо выражен у формы *pipiens* (рис. 10). С увели-



Рис. 9. Суточная динамика вылета имаго *Culex pipiens pipiens f. pipiens* при естественном освещении и постоянной температуре (23°) (14—16 VIII 2001);  $n = 180$ .  
Прерывистая линия — суточные изменения освещенности.

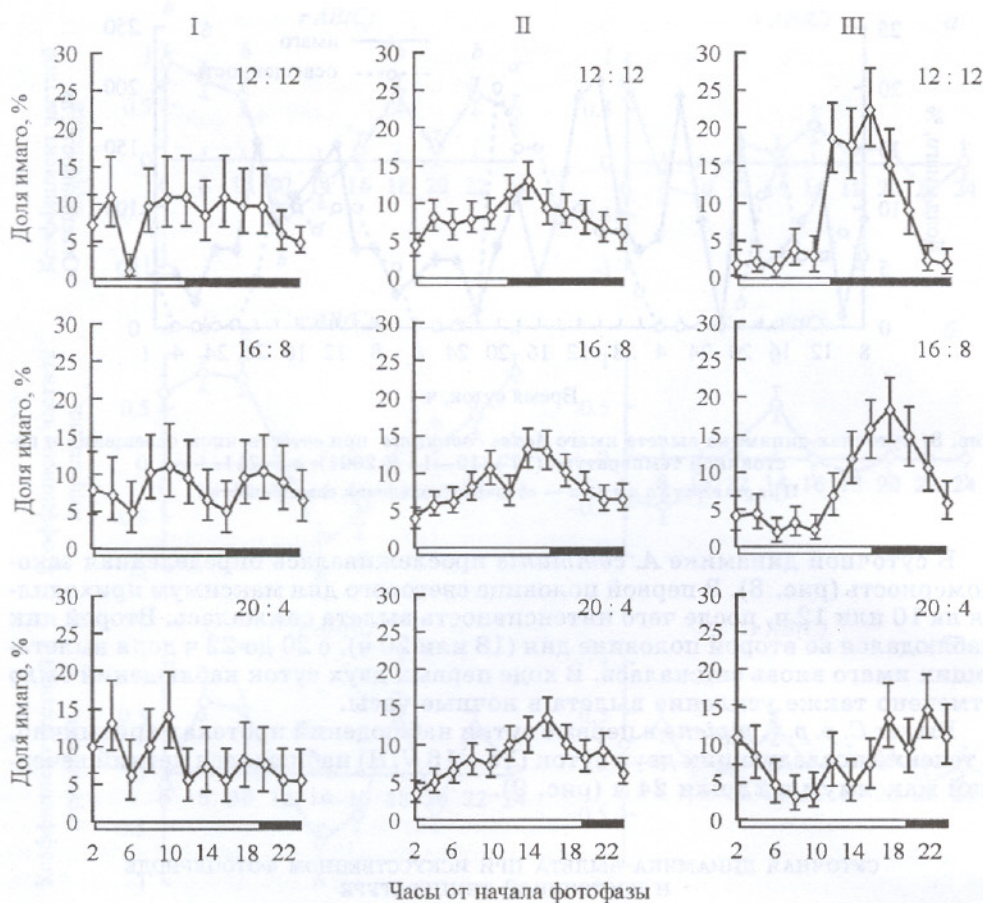


Рис. 10. Суточная динамика вылета комаров при трех вариантах фотопериода и постоянной температуре (17 и 25° для *Aedes communis* и *Culex pipiens pipiens* соответственно).

12 : 12, 16 : 8, 20 : 4 — варианты фотопериода (С : Т), период темноты обозначен на шкале времени черным цветом. Планки погрешностей отображают доверительные интервалы (при  $p = 0.95$ ). I — *Aedes communis*, II — *Culex pipiens pipiens* f. *pipiens*, III — *C. p. p. f. molestus*.

чением длины фотофазы медиана времени вылета смещалась на более поздние часы ( $p < 0.05$ , критерий Крускал—Уоллиса), а амплитуда ритма снижалась.

Достоверных различий между линиями *C. p. p. f. molestus* из Петрозаводска, Санкт-Петербурга и Москвы не было выявлено ( $p > 0.05$ , критерий Колмогорова—Смирнова).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

##### РИТМ ВЫЛЕТА В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ И ЕГО ЗАВИСИМОСТЬ ОТ СВЕТОВОГО И ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРОВ

Результаты показали, что у всех исследованных объектов в природных условиях суточный ритм вылета из куколок в большей степени зависит от температуры, чем от освещенности. Доказательствами служат данные частного корреляционного анализа (рис. 7), а также тот факт, что динамика вылета была практически одинаковой при различных уровнях освещенно-

сти, но существенно изменялась в зависимости от среднесуточной температуры (рис. 1, 3, 5).

Тенденция изменения ритма под влиянием температурного фактора была сходной у изученных комаров: при низких температурах увеличивалась доля особей, вылетающих в середине дня. На это указывают результаты частного корреляционного анализа для всех трех объектов (рис. 7), а также изменение ритма вылета двух форм *C. p. pipiens* в период похолодания. В частности, у *pipiens* наблюдалось смещение утреннего пика к середине дня и уменьшение вечернего вылета (рис. 3, 11—13 IX), а у формы *molestus* кроме вечернего пика появлялся дневной, и динамика становилась двухвершинной (рис. 5, 14—15 VIII). Такие же модификации ритма при низких температурах известны и для других видов. Было отмечено, что у насекомых, проявляющих ритм с одним утренним (или вечерним) пиком, при постоянных пониженных температурах активность часто смещается на дневные часы (Riemann, 1991; Riihimaa, 1996; Lankinen, Riihimaa, 1997, и др.) или появляется дополнительный дневной пик (Kureck, 1979). У насекомых, которые в диапазоне оптимальных температур активны и в утренние, и в вечерние часы, при более низких температурах один или оба максимума смещаются к середине дня (Kon, 1985; Hamblen-Coyle et al., 1992; цит. по: Helfrich-Forster, 2000), иногда остается только один дневной максимум (Сычевская, 1954). Аналогичные изменения ритма наблюдаются у многих видов в более высоких широтах и в холодные сезоны: двухвершинный ритм превращается в одновершинный с максимумом в середине дня (Чернышев, 1996). Такая тенденция, в частности, характерна и для ритма вылета *A. communis*. Согласно литературным данным, в северной Финляндии вылет этого вида происходит преимущественно утром и вечером (Broomer-Korvenkontio et al., 1971), а в условиях полярного дня в Швеции — в околополуденные, наиболее теплые, часы (Corbet, 1966; Christine, 1973).

Оригинальное объяснение модификациям ритма в зависимости от уровня температуры предложил Кюрек (Kureck, 1979) на основании изучения вылета комаров-звонцов *Chironomus thummi*. Согласно мнению этого автора, в регуляции ритма участвуют 2 внутренних ритмических центра (осциллятора), один из которых стимулирует вылет в начале дня, а второй — в начале ночи. Два эндогенных процесса обладают неодинаковой чувствительностью к температуре, за счет чего при высоких температурах наблюдается 1 вечерний пик, при низких — только 1 дневной, а при промежуточных значениях температуры — 2 пика одновременно. На сегодняшний день эти предположения подтверждаются: для многих насекомых экспериментально доказано наличие двух функционально различающихся осцилляторов, контролирующих ритм (Helfrich-Forster, 2001; Saunders, 2002). В частности, у имаго кровососущих комаров утренний и вечерний максимумы подвижности также управляются 2 ритмическими центрами и могут изменяться по высоте и положению под влиянием внешних условий независимо друг от друга (Taylor, Jones, 1969; Jones, 1982; Chiba et al., 1982, 1993).

Возможно, что сходным образом эндогенные осцилляторы контролируют и динамику вылета комаров. Участие внутренних ритмических процессов в регуляции выхода из куколок доказывает тот факт, что снижение интенсивности вылета в середине дня не было, очевидно, связано с прямым влиянием внешних факторов. Так, дневной минимум вылета наблюдался как в варианте с открытой экспозицией, так и в опытах с затенением (рис. 1, 3, 5). Кроме того, он не был вызван прямым воздействием высоких температур, поскольку температура воды достигала максимума только в вечерние часы, в 18—20 ч (рис. 2, А, 4, А, 6, А). Наши данные согласуют-

ся с результатами изучения вылета *A. communis* в северной Финляндии (Broomer-Korvenkontio et al., 1971). Исследователи регистрировали выход из куколок в открытом и затененном лесных водоемах и обнаружили, что в середине светового дня интенсивность выхода из куколок регулярно снижается, независимо от изменений внешних факторов.

Интерес представляет то, что суточная динамика вылета, отмеченная в наших экспериментах, определенным образом соотносится с ритмом лёта и нападения имаго северных видов кровососущих комаров. Так, например, на территории таежной зоны Сибири в ясную погоду ритм нападения комаров складывается из 4 периодов: вечернего максимума (перед заходом и во время захода солнца), ночного снижения или отсутствия активности, утреннего максимума (перед восходом) и дневного ослабления или отсутствия нападения (Кухарчук, 1981). Однако, несмотря на то что и вылет из куколок и летная активность имаго приурочены преимущественно к утренним и вечерним часам, эти 2 ритма, по-видимому, в разной степени зависят от уровня освещенности. Известно, что в таежной зоне Сибири в ясную погоду лёт комаров подавляется в дневные часы, но в пасмурные дни самки активно нападают на прокормителей в течение всего светового дня (Мончадский, 1950; Кухарчук, 1981). Однако, как показали наши наблюдения, у *A. communis* и *C. p. pipiens* динамика выхода из куколок в природе одинакова при различных уровнях освещенности, т. е. роль светового фактора в регуляции ритма вылета существенно меньше, чем в контроле ритма активности имаго.

#### РИТМ ВЫЛЕТА В ИСКУССТВЕННЫХ СВЕТОВЫХ И ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЯХ

Результаты лабораторных экспериментов свидетельствуют о том, что относительная роль температуры в контроле динамики вылета не одинакова у разных объектов. В частности, у открытоживущих комаров (*A. communis* и неавтогенной формы *C. p. pipiens*) при постоянной температуре четкий двухпиковый ритм исчезал даже при изменениях освещенности (рис. 7, 8, 10). Между тем городские комары при искусственном фотопериоде и константной температуре проявляли такой же выраженный ритм с вечерним максимумом, что и в природе (рис. 5 — даты 3—8 VIII и рис. 10).

На наш взгляд, сильная зависимость ритма от температуры у *C. p. p. f. pipiens* и *A. communis* может быть связана с тем, что на севере умеренной зоны для открытоживущих видов именно этот фактор в отличие от освещенности часто является лимитирующим. Чувствительность к колебаниям температуры, очевидно, позволяет комарам приурочить выход из куколок к наиболее благоприятному времени суток.

Лабораторные эксперименты позволили также сделать ряд заключений о роли светового фактора в регуляции ритма вылета.

Естественные (градуальные) и скачкообразные изменения освещенности оказывают неодинаковое воздействие на ритм. Так, у *A. communis* выключение света не вызывало такого подавления вылета, которое наблюдалось в вечерние часы при естественном световом режиме и постоянной температуре (рис. 8 и 10). В динамике вылета *C. p. f. pipiens* вечерний максимум был более выражен в условиях естественных изменений освещенности, чем при искусственном свето-темновом режиме (рис. 9 и 10). Возможно, это обусловлено тем, что многие формы жизнедеятельности комаров, такие, как роение, активность лёта и кровососания, приурочены к сумеркам и связаны с постепенными изменениями освещенности (Мончадский, 1950; Кухарчук, 1981).

Обращает на себя внимание различие исследованных объектов по степени зависимости ритма вылета от искусственного светового режима.

Наиболее четко влияние фотопериода прослеживалось у *C. p. p. f. molestus*. Вылет спонтанно усиливался за несколько часов до выключения света, причем при большей длине светового дня этот пик смещался на более поздние часы (рис. 10). Такие изменения активности насекомых, предваряющие изменение внешних условий, хорошо известны, их принято считать проявлением внутренних ритмических процессов (Waterhouse, Minors, 1988). Смещение пика вылета при изменении длины дня свидетельствует, что у *C. p. p. f. molestus*, как и у многих насекомых, эндогенные ритмические процессы настраиваются фотопериодом, т. е. находятся с ним в определенном фазовом соотношении (Чернышев, 1984; Saunders, 2002).

У неавтогенной формы *C. p. pipiens* и *A. communis* в искусственных световых режимах также были отмечены спонтанные изменения доли вылетающих имаго в течение суток (кратковременное подавление вылета *A. communis* в начале фотофазы и небольшое усиление вылета *C. p. pipiens* в конце фотофазы, рис. 10). Однако ритм имел очень небольшую амплитуду. Очевидно, эндогенные ритмические процессы у этих комаров не способны эффективно синхронизироваться со свето-темновым циклом и играют лишь незначительную роль в контроле вылета.

Таким образом, ритм выхода из куколок у *A. communis* и неавтогенной формы *C. p. pipiens* по сравнению с *C. p. p. f. molestus* в меньшей степени зависит от внутренних сигналов и в большей степени от внешних условий (в первую очередь температурных). Очевидно, такая особенность связана с тем, что первые обитают в открытых биотопах, а *molestus* — в подземных биотопах, где суточные изменения освещенности и температуры стабильны и имеют малую амплитуду. На севере умеренной зоны погодные условия очень изменчивы, и для открытоживущих форм более целесообразным может быть не жестко закрепленный, а пластичный ритм, позволяющий быстро реагировать на изменения внешних факторов и максимально эффективно использовать благоприятные условия (Muller, 1973; Чернышев, 1984; Lankinen, Riihimaa, 1997).

Возможно, отмеченные различия *pipiens* и *molestus* — результат их независимой эволюции при расселении в северные широты. Центром происхождения двух форм можно считать субтропическую область, поскольку по направлению от экватора на север прослеживается все большее обособление автогенных и неавтогенных популяций *C. p. pipiens* (Виноградова, 1997). Известно, что для субтропических видов комаров характерен ритм выхода из куколок с четко выраженным вечерним максимумом, который контролируется эндогенно и зависит от фоторежима (Coluzzi, 1972; Reiter, Jones, 1975; Clifton, 1979). Напротив, суточная динамика вылета северных видов определяется преимущественно непосредственными реакциями на внешние факторы (Corbet, 1966; Broomer-Korvenkontio et al., 1971). Таким образом, по характеру ритма и степени зависимости его от эндогенных процессов *C. molestus* сходен с субтропическими видами, а *C. pipiens* — с северными видами.

Наша рабочая гипотеза состоит в том, что неавтогенные популяции *C. p. pipiens*, обитающие в наземных биотопах, испытывают влияние естественного отбора, который затрагивает биоритмические признаки, вследствие чего при распространении их на север значение внешних факторов в регуляции ритма возрастает. Увеличение лабильности и снижение четкости ритмики свободноживущих насекомых при расселении видов в северные районы были неоднократно отмечены ранее (Muller, 1973; Чернышев, 1984; Lankinen, Riihimaa, 1997). Напротив, переход *C. p. p. f. molestus* к обитанию в подземных водоемах в умеренном климате, возможно, позволил избежать существенного изменения ритмической организации и сохранить исходный ритм вылета из куколок, такой же, как у предковых тропических

форм. Косвенным подтверждением может служить тот факт, что подвальные комары проявляют четкий, генетически обусловленный ритм летной активности, характерный для неавтогенных форм *C. p. pipiens*, заселяющих наземные биотопы в субтропиках (Shinkawa et al., 1994). Отсутствие достоверных отличий ритма вылета у линий, собранных в городских подвалах Петрозаводска, Санкт-Петербурга и Москвы, на наш взгляд, служит еще одним свидетельством стабильности ритмики у *C. p. p. f. molestus*.

В целом полученные данные согласуются с ранее высказанным предположением (Chiba et al., 1981) о том, что характеристики суточного ритма в большей степени определяются экологическими условиями обитания конкретной группы, чем ее таксономическим положением. Результаты свидетельствуют, что относительная чувствительность к свету и температуре как к датчикам времени может существенно различаться даже у разных форм в пределах подвида.

#### ВЫВОДЫ

1. В природных условиях (Южная Карелия, 62° с. ш.) в регуляции суточного ритма вылета имаго из куколок *A. communis* и двух форм *C. p. pipiens* ведущую роль играют суточные изменения температуры. Уровень освещенности не оказывает достоверного влияния на структуру ритма.

2. Отмечены спонтанные изменения в динамике вылета, не связанные с влиянием внешних факторов, что указывает на участие эндогенных процессов в регуляции ритма.

3. У всех исследованных объектов при более низких температурах увеличивается доля особей, выходящих из куколок в середине дня.

4. Динамика вылета исследованных объектов зависит от температурного фактора в разной степени. У комаров из открытых биотопов (*A. communis* и неавтогенная форма *C. p. pipiens*) устойчивый ритм вылета наблюдается только в том случае, если особи испытывают суточные изменения температуры. Напротив, ритм вылета у автогенной формы *C. p. p. f. molestus* (подвальный комар) сохраняется при постоянных значениях температуры и проявляет четкую зависимость от фотопериода.

5. Отличие двух форм *C. p. pipiens* по относительной реактивности циркадианного ритма по отношению к световому и температурному факторам подтверждает предположение о существовании у насекомых значительной внутривидовой изменчивости по этому признаку.

Автор выражает глубокую благодарность Е. Б. Виноградовой и С. Я. Резнику за постоянную помощь и консультации, а также искреннюю признательность Г. М. Шкарлату и О. И. Спириной, обеспечившим возможность проведения экспериментальной части исследования.

Работа поддержана программой ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. Комары комплекса *Culex pipiens* в России // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1997. Т. 271. С. 1—307.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары (сем. Culicidae) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3, вып. 4. Л., 1970. 384 с.
- Зиновьева К. Б., Резник С. Я., Заславский В. А., Умарова Т. Я. Действие фотопериода и терморитма на суточный ритм отрождения имаго наездников *Alysia manducator* (Hymenoptera, Braconidae) и *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 10. С. 1496—1504.

- Зотов В. А. Суточный ритм активности жука-чернотелки *Trigonoscelis gigas* Reitter (Coleoptera, Tenebrionidae) и его регуляция светом и температурой // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 2. С. 217—224.
- Зотов В. А. Экзогенные и эндогенные компоненты суточного ритма активности семиточечной коровки *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1654—1662.
- Кухарчук Л. П. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск, 1981. 229 с.
- Мончадский А. С. Нападение комаров на человека в природных условиях Субарктики и факторы, его регулирующие // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1950, вып. 12. С. 123—166.
- Сычевская В. И. Смещение температурных границ активности синантропных видов рода *Fannia* R. D. в сезонном и суточном аспекте // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 3. С. 637—643.
- Чернышев В. В. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1984. 216 с.
- Чернышев В. В. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Broome-Korvenkontio M., Korhonen P., Hameen-Anttila R. Ecology and phenology of mosquitoes (Diptera, Culicidae) inhabiting small pools in Finland // Acta Ent. Fenn. 1971. Vol. 28. P. 51—73.
- Chiba Y., Kubota M., Nakamura Y. Differential effects of temperature upon evening and morning peaks in the circadian activity of mosquitoes, *Culex pipiens pallens* and *Culex pipiens molestus* // J. Interdisc. Cycl. Res. 1982. Vol. 3. P. 55—60.
- Chiba Y., Uki M., Kawasaki Y., Matsumoto A., Tomioka K. Entrainability of circadian activity of the mosquito *Culex pipiens pallens* to 24-hr temperature cycles, with special reference to involvement of multiple oscillators // J. Biol. Rhythms. 1993. Vol. 8, N 3. P. 211—220.
- Chiba Y., Yamakado C., Kubota M. Circadian activity of the mosquito *Culex pipiens molestus* in comparison with its subspecies *Culex pipiens pallens* // Int. J. Chronobiol. 1981. Vol. 7, N 3. P. 153—164.
- Christine D. Emergence and its diel periodicity in *Aedes* (O.) *communis* (DeG.), *punctor* (Kirby) and *hexodontus* Dyar in Swedish Lapland // Aquilo Ser. Zool. 1973. Vol. 14. P. 34—45.
- Clopton J. R. A circadian rhythm in spontaneous locomotor activity in the larvae and pupae of the mosquito, *Culiseta incidens* // Physiol. Ent. 1979. Vol. 4. P. 201—207.
- Coluzzi M. Inversion polymorphism and adult emergence in *Anopheles stephensi* // Science. 1972. Vol. 176. P. 59—60.
- Corbet P. S. Diel patterns of mosquito activity in a high arctic locality // Canad. Entomol. 1966. Vol. 98, N 12. P. 1238—1252.
- Helfrich-Forster Ch. Differential control of morning and evening components in the activity rhythm of *Drosophila melanogaster* — sex-specific differences suggest different quality of activity // J. Biol. Rhythms. 2000. Vol. 15, N 2. P. 135—154.
- Helfrich-Forster Ch. The locomotor activity rhythm of *Drosophila melanogaster* is controlled by a dual oscillator system // J. Insect Physiol. 2001. Vol. 47. P. 877—887.
- Jones M. D. R. Coupled oscillators controlling circadian flight activity in the mosquito, *Culex pipiens quinquefasciatus* // Physiol. Ent. 1982. Vol. 7. P. 281—289.
- Kon M. Diel activity patterns of *Chironomus yoshimatsui* (Diptera, Chironomidae). I. Effects of temperature conditions on the adult activity patterns // J. Ethol. 1985. Vol. 3. P. 131—134.
- Kureck A. Two circadian eclosion times in *Chironomus thummi*, alternately selected with different temperatures // Oecologia. 1979. Vol. 40. P. 311—323.
- Lankinen P., Riihimaa A. Effects of temperature on weak circadian eclosion rhythmicity in *Chymomyza costata* (Diptera: Drosophilidae) // J. Insect Physiol. 1997. Vol. 43, N 3. P. 251—260.
- Muller K. Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer // Aquilo Ser. Zool. 1973. Vol. 14. P. 1—18.
- Pittendrigh C. S. Circadian rhythms and the circadian organisation of living systems // Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 1960. Vol. 25. P. 159—184.
- Reiter P., Jones M. D. R. An eclosion timing mechanism in the mosquito *Anopheles gambiae* // J. Ent. (A). 1975. Vol. 50, N 3. P. 161—168.
- Riemann J. G. Effect of thermoperiod and photoperiod on the eclosion rhythm of the sunflower moth (Lepidoptera: Pyralidae) // Environ. Ent. 1991. Vol. 20, N 5. P. 1322—1326.
- Riihimaa A. Genetic variation in diapause, cold-hardiness and circadian rhythm in *Chymomyza costata*. Oulu: University of Oulu, 1996. 52 p.
- Saunders D. S. Insect clocks. 3rd English edition. Amsterdam, Boston, London: Elsevier, 2002. 560 p.
- Shinkawa Y., Takeda Sh-I., Tomioka K., Matsumoto A., Oda T., Chiba Y. Variability in circadian activity patterns within the *Culex pipiens* complex (Diptera, Culicidae) // J. Med. Ent. 1994. Vol. 31, N 1. P. 49—56.
- Taylor B., Jones M. D. R. The circadian rhythm of flight activity in the mosquito *Aedes aegypti* (L.): the phase setting effects of light-on and light-off // J. Exp. Biol. 1969. Vol. 51. P. 59—70.

- Tomioka K., Sakamoto M., Harui Y., Matsumoto N. Light and temperature cooperate to regulate the circadian locomotor rhythm of wild type and period mutants of *Drosophila melanogaster* // *J. Insect Physiol.* 1998. Vol. 44. P. 587—596.
- Waterhouse J., Minors D. Masking and entrainment // *Advances in the Biosciences.* 1988. Vol. 73. P. 165—171.
- Yoshii T., Sakamoto M., Tomioka K. A temperature-dependent timing mechanism is involved in the circadian system that drives locomotor rhythms in the fruit fly *Drosophila melanogaster* // *Zool. Sci.* 2002. Vol. 19. P. 841—850.
- Zdarek J., Denlinger D. L. Change in temperature, not photoperiod, control the pattern of adult eclosion in the tse-tse, *Glossina morsitans* // *Physiol. Entomol.* 1995. Vol. 20. P. 362—366.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

Поступила 14 IV 2005.

#### SUMMARY

A comparative study on the effect of the light and temperature on the daily rhythm of adult eclosion was carried out with the blood-sucking mosquitoes *Aedes (Ochlerotatus) communis* De Geer and *Culex pipiens pipiens* L. Two forms of *C. p. pipiens* were investigated: the autogenous form *molestus* occurring in the underground habitats (the urban mosquito), and the unautogenous form *pipiens* inhabiting mostly the above-ground biotopes. The study included both field observations and laboratory experiments. In the natural conditions (southern Karelia, 62° N) at optimal temperatures *A. communis* and *C. p. p. f. pipiens* exhibited bimodal rhythm of eclosion with morning and evening peaks, while only evening maximum of emergence was observed in *C. p. p. f. molestus*. The fraction of adults eclosing in the middle of the day increased under conditions of lower temperatures. In all studied mosquitoes the daily dynamics of eclosion in nature did not differ significantly between the variants with different levels of illumination suggesting that temperature is the main factor regulating the rhythm of eclosion. However, experiments with constant temperature showed that light also can influence the timing of eclosion. The responsiveness to light differed in the studied mosquitoes. Under constant temperature and light-dark cycles the rhythm disappeared or became weak in the mosquitoes from above-ground biotopes (*A. communis* and *C. p. p. f. pipiens*), while persisted in the urban mosquito. Gradual twilight transitions caused more prominent effects than the simple on — off transitions did. The observed differences in the light and temperature dependence of the eclosion rhythm are discussed in relation to ecological conditions in different habitats.