

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Н. В. НИКОЛАЕВА

**ЭКОЛОГИЯ ЛИЧИНОК
КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ
ЮЖНОГО ЯМАЛА**

Свердловск, 1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

Препринт

Н.В. Николаева

ЭКОЛОГИЯ ЛИЦИНОК КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ
ОЖНОГО ЯМАЛА

Свердловск, 1980

УДК 595.771.591.526

Н.В.Николаева. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала. Препринт. Свердловск, 1980 (УНЦ АН СССР).

Приводятся результаты стационарных исследований экологии личинок комаров в районе Приобского Севера в 1972-1974 гг. Обсуждаются видовой состав, характер распределения и численность личинок в лесных и тундровых биоценозах, факторы преимагинальной смертности, соотношение полов. Установлены сроки развития и особенности роста личинок в зависимости от температурных условий и плотности населения. Приводятся данные о биомассе комаров в водоемах различного типа.

Работа рассчитана на энтомологов, экологов, интересующихся проблемами Севера.

Отв. редактор

Н.Н.Даниялов

УНЦ АН СССР, 1980

Кровососущие комары являются важнейшим компонентом гнуса. Особенно велика их численность в зонах тайги и лесотундры. В результате исследований, проведенных за последние 10 лет в северных районах Сибири, установлены видовой состав, места выплода и фенология личиночного развития комаров, суточная активность и сезонная динамика численности нападающих самок (Полякова, 1966, 1968, 1970, 1972; Мезенев, 1967, 1970, 1972; Петручук и др., 1972). В отдельных географических пунктах исследователи отмечают от 6 до 15 видов комаров, среди которых доминируют обычно 1-3 вида. Дальше всех на север проникают *Aedes impiger* Walk. и *A. nigripes* Zett. в таймырской тундре (72° с.ш.) на долю этих видов приходится соответственно 59% и 30% всех развивающихся личинок (Мезенев, 1970). Широко распространенными и многочисленными видами являются также *A. hexodontus* Dyar и *A. punctor* Kirby. В лесотундре Таймыра (69° с.ш.) *A. hexodontus* составляет 85-87% нападающих самок (Мезенев, 1972). На Южном Ямале (долина р.Щучье) отмечено 12 видов комаров: среди личинок преобладали *A. communis* Deg., а среди нападающих самок - *A. hexodontus*, *A. impiger* и *A. excrucians* Walk. (Полякова, Патрушева, 1974).

Цель настоящей работы заключалась в дальнейшем изучении экологии северных популяций комаров в одном из районов Южного Ямала на стационаре "Хадыта" Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Сбор материала проводили в 1972-1974 гг. В программу исследований входило определение видового состава, плотности личинок в водоемах разного типа, численности популяций в лесных и тундровых биоценозах, преимагинальной смертности и соотношения полов, а также изучение роста и развития личинок.

Материал и методика

Численность личинок комаров определяли на участке пойменного елово-березового леса площадью 5 га и на пограничном участке тундры площадью 25 га. Для учетов использовали металлический биоценометр с площадью основания $1/16 \text{ м}^2$ (Николаева, Ольшванг, 1978). Учеты были приурочены к началу окукливания, когда численность особей достигала стабильной величины. Всего было проведено 340 учетов, собрано и определено 25600 личинок. Одновременно с определением видовой принадлежности личинок IV стадии отмечали их пол.

При изучении развития ежегодно отмечали такие основные события, как начало отрождения личинок из яиц, начало окукливания, начало и конец вылета имаго. Под наблюдением находились лесные и тундровые водоемы, отличающиеся по своим размерам, степени освещенности, плотности личиночного населения. В 1972 и 1974 гг. были получены только общие данные о продолжительности преимагинального развития; в 1973 г. в течение всего периода развития проводились учеты соотношения личинок разных стадий. В 7 лесных и 5 тундровых водоемах через каждые двое суток отлавливали личинок и сортировали их по стадиям согласно принятой методике (Гудевич, Мончадский, Штакельберг, 1970). Было проведено 280 учетов, собрано 17 тыс. личинок; после определения возраста их выпускали обратно в водоемы.

При характеристике темпов развития учитывали также динамику вылета имаго. Для этого при появлении первых куколок в 2-3 наиболее типичных водоемах устанавливали биоценометры, накрытые марлевыми колпаками, и ежедневно вылавливали оттуда всех новорожденных имаго до полного их зыплода. За три сезона проведено 70 учетов и собрано 1220 комаров. На протяжении всего периода водного развития комаров велась запись температуры воздуха с помощью суточного термографа; в 1973 г. производили ежедневные (в 12 часов) замеры

температуры воды на глубине 5 см.

О росте личинок судили по изменению их веса. Для этого часть личинок (обычно 100 экземпляров), собранных при количественных учетах, взвешивали на торсионных весах. Взвешивание проводили одновременно по 10 особей, с точностью до 0,2 мг, после кратковременного обсушивания на фильтровальной бумаге. Для сравнения интенсивности роста в различных водоемах и в разные сезоны взвешивали личинок IV стадии и куколок (6480 экземпляров).

Видовой состав личинок

Развитие личинок комаров *Aedes* происходит в водоемах, сильно отличающихся по размерам, длительности существования, по густоте и составу растительности. Ежегодно мы обследовали 15-20 лесных и 12-15 тундровых водоемов. Согласно принятой классификации (Соколова, 1968; Полякова, 1970), пойменные лесные водоемы подразделяли на постоянные и временные. Постоянные водоемы имели площадь от 480 до 1500 м². Личинки в этих водоемах населяют узкую прибрежную зону, шириной от 0,5 до 1 м, заросшую водяной осокой (*Carex aquatilis* Wahl.), калужницей (*Caltha palustris* L.) и хвощем (*Equisetum helocharis* Shrh.). Глубина воды в местах скопления личинок колеблется от 0,2 до 0,7 м. Временные водоемы имели площадь от 1,5 до 250 м². В зависимости от преобладающей растительности среди них выделяли: а) разнотравно-злаковые и б) осоковые водоемы. Разнотравно-злаковые водоемы располагаются на участках с густой растительностью, среди которой преобладает веерник Лангсдорфа (*Calamagrostis Langsdorffii* Trin.). Более крупные из них зарастают лютиком ползучим (*Ranunculus repens* L.), калужницей, бекманией восточной (*Beckmannia syzigachne* Beck.). Дно обильно покрыто отмершей травянистой растительностью и древесным опадом. Глубина до-

ходит до 0,7 м. Степень затенения сильно варьирует. Временные осоковые водоемы возникают по окончании паводка по краям пойменного озера, густо заросшим осокой и пушицами (*Eriophorum angustifolium* Roth., *E. russeolum* Fr.). После спада воды личинки концентрируются в микроводоемах среди кочек, глубине которых достигает 0,5 м. В середине июля все временные водоемы полностью пересыхают. Если в постоянных водоемах личинки заселяют не свыше 5-20% площади, то во временных водоемах - от 50 до 100%.

Промежуточное положение между постоянными и временными водоемами занимает низинное травяное гипново-сфагновое болото, расположенное за пределами стационара. Оно имеет площадь 20 га, однако личинками заселены только его краевые участки глубиной 0,2-0,4 м, которые летом полностью пересыхают. Растительность представлена гипновыми и сфагновыми мхами, осоками, пушицами, вахтой трехлистной (*Menyanthes trifoliata* L.), сабельником болотным (*Comarum palustre* L.).

Тундровые водоемы расположены в пойме, на расстоянии 0,1-1,5 км от реки, и на плакоре, на расстоянии 2-3 км от реки. На исследованном участке были представлены разнообразные растительные сообщества: кустарничковая тундра, багульниково-осоково-кустарничково-зеленомошная и багульниково-кустарничково-лишайниковая тундра. Личинки населяли временные пушицево-осоковые болота (площадь до 95 м²) и постоянные сабельниково-вахтовые топи (площадь 160-240 м²). Дно и берега тундровых водоемов покрыты сфагновыми мхами, а глубина варьирует от 0,1 до 0,7 м. В водоемах первого типа личинки встречаются по всей площади, тогда как в более глубоких водоемах второго типа - только в прибрежной зоне (20-30% от площади водоема).

В районе Хадьтинского стационара нами обнаружено 10 видов

кровеносных комаров. Данные о встречаемости личинок 8 видов рода *Aedes* приводятся в табл. I. К этому списку видов следует добавить *Culiseta alaskaensis* Ludl. личинки которого не были найдены, и *Aedes beklemishevi* Den., единичные личинки которого собраны летом 1972 г.

Фауна комаров на Хадыте представлена обычными бореальными видами, которые, за исключением *A. beklemishevi*, имеют голарктическое распространение. Наиболее разнообразно население лесных водоемов, где встречаются личинки всех 9 видов. Для них характерна высокая степень доминирования *A. communis*, что отмечено также для ряда других районов на севере Сибири и Канады (Вескел, 1958; Полякова, 1966, 1972; Мезенев, 1970). Для сравнения укажем, что среди ранневесенних видов *Aedes* в лесной полосе СССР личинки *A. communis* составляют не более 32-42%, а в тайге - около 24% (Шленова, 1959; Пителина, 1972).

В тундровых водоемах Хадыты встречаются личинки 5 видов *Aedes*, а наиболее массовыми из них являются *A. hexodontus* и *A. nigripes* в разные годы на их долю приходится 88-95% всех отловленных личинок. Личинки *A. communis* встречались только в водоемах, удаленных от леса не более чем на 2 км. Хотя самки комаров *A. pullatus* и *A. excrucians* тоже залетают в тунду, их личинки в тундровых водоемах не найдены. Личинки *A. hexodontus* и *A. nigripes* встречались во всех тундровых водоемах, менее многочисленные *A. impiger* и *A. punctor* населяли соответственно 18-25% и 20-54% всех водоемов, а личинки *A. communis* - 6-8%.

В табл. 2 приводится соотношение видов *Aedes* в пойменных лесных водоемах разного типа. Наиболее разнообразные места вылова занимали личинки массовых видов - *A. hexodontus*, *A. communis* и *A. pullatus*. *A. communis* и *A. pullatus* совершенно не заселяли низинное болото, предпочитаемое личинками *A. hexodontus*, *A. punctor* и *A. nigripes*, *A. excrucians* был сравнительно многочис-

Таблица I

Соотношение личинок разных видов *Aedes* в лесных и тундровых водоемах (в %)

Виды	Лесные водоемы			Тундровые водоемы		
	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.
<i>A. communis</i>	90,5	87,6	91,4	8,8	1,3	1,5
<i>A. excrucians</i>	2,0	0,5	0,5			
<i>A. hexodontus</i>	2,6	1,6	1,6	65,3	55,6	53,4
<i>A. impiger</i>	0,7	0,9	1,9	0,7	0,7	1,1
<i>A. intrudens</i>	0,6	0,1				
<i>A. nigripes</i>	0,1	0,1	0,1	22,9	39,0	38,5
<i>A. pullatus</i>	3,2	9,0	3,9			
<i>A. punctor</i>	0,3	0,2	0,6	2,3	3,4	5,5
Количество личинок	12441	5780	5696	636	554	456

лен в постоянных водоемах и болотных; *A. impiger* встречался во временных разнотравно-злаковых водоемах.

Большое видовое разнообразие личинок отмечено в лесных временных водоемах, где развивается подавляющая масса комаров. При этом число водоемов, населенных тем или иным видом личинок, в разные сезоны неодинаково. Так, личинки *A. communis* ежегодно встречались во всех обследованных водоемах, тогда как *A. hexodontus* - в 29-62%, а *A. pullatus* - в 53-92% водоемов.

Неоднократно отмечалась приуроченность личинок *A. communis* к лесным и луговым водоемам, а *A. hexodontus* и *A. punctor* - к осоково-сфагновым (Габова, Остроушко, 1970; Brummer-Korvenkontio et al., 1971). Однако, в большинстве случаев не обнаруживается какой-либо специфичности в распределении отдельных видов

Таблица 2

Соотношение видов Аedes в лесных водоемах разного типа (в %)

Водоемы	Постоянные			Временно разво- травно-злаковые			Временные осоко- вые			Низинное болото	
	1972	1973	1974	1972	1973	1974	1972	1973	1974	1973	1974
	Виды:										
<i>A. communis</i>	85,2	86,0	89,3	91,9	88,8	92,8	91,8	85,6	87,2	20,6	13,8
<i>A. excrucians</i>	4,4	4,0	4,0	0,5	-	-	0,2	0,2	0,2	54,8	55,3
<i>A. hexodontus</i>	3,5		2,7	2,3	1,4	0,8	3,9	2,6	6,7		
<i>A. impiger</i>	-			1,5	1,2	2,3	0,2				
<i>A. intrudens</i>	2,8			0,4							
<i>A. nigripes</i>	-	-	-	0,1	-	0,2				8,3	21,1
<i>A. pullatus</i>	4,1	10,0	4,0	3,1	8,3	3,2	3,4	11,4	5,7		
<i>A. punctator</i>	-			0,2	0,3	0,7	0,5	0,4	0,4	6,3	9,8
Число личинок..	1118	150	596	9866	4319	4268	1456	1242	844	III	123

по водоемам (Соколова, 1968; Полякова, 1970; Пителина, 1972). Изучение распределения комаров в лесных водоемах Канады показало, что личинки *Aedes* обитают в условиях значительных колебаний химического состава воды, рН и концентрации кислорода (Narbold, 1965). Аналогичный анализ распределения личинок комаров в водоемах Киевского Полесья также не выявил определенной связи их численности и видового состава с качеством воды (Валентук, 1973). Обычно чем более многочислен вид в данной местности, тем более широкий спектр водоемов населен его личинками.

Численность личинок

В связи с большим разнообразием условий в местах выплода распределение личинок комаров рода *Aedes* бывает очень неравномерным. Границы изменений плотности, приводимые для отдельных географических районов, оказываются сходными, хотя комплексы доминирующих видов совершенно различны. Так, на облесенных участках Приокской низменности плотность личинок колеблется от 120 до 2200 экз./м² (Нефедов, 1962). Значительные колебания плотности - от 300 до 2400 экз./м² - отмечены для заболоченных долин северотаежных рек (Соколова, 1968; Петручук и др., 1972). На участках лесотундры в поймах некоторых сибирских рек обилие личинок также варьирует от 90-120 до 2460-3520 экз./м² (Полякова и др., 1970, Полякова, 1972). Наиболее густо бывают населены всевозможные искусственные водоемы, где число личинок достигает 6-7 тысяч экз./м² (Нефедов, 1962; Петручук и др., 1972). В зоне лиственных редколесий и тундры обилие личинок не превышает 100-130 экз./м² (в низовьях р.Енисей) или 200-250 экз./м² (в низовьях р.Обь) (Полякова, 1963, 1966). Однако в большинстве указанных работ не приводятся средние показатели, которые позволили бы сравнивать численность комаров в различных биоценозах, а также судить о масштабах ее изменений на протяжении

ряда лет. По косвенным данным можно предполагать, что различия в абсолютном числе комаров, населяющих равную по величине территорию в том или ином регионе, очень велики. В средней полосе Европейской части СССР для ликвидации и предотвращения залета комаров на 5-7 суток достаточно обработать ДДТ зону площадью 50 га (Октябрьская, 1970); для получения такого же эффекта в условиях Тюменской области требуется обработка площади не менее 2500 га (Белан, 1970).

Плотность личинок в лесных водоемах

Сильные колебания плотности комаров в пробах из разных водоемов, а часто и в пределах одного водоема, делают необходимым классифицировать их в зависимости от уровня плотности (Wada, 1965). Лесные водоемы ежегодно условно подразделяли на 3 группы: с низкой, умеренной и высокой плотностью (табл. 3). Относительно низкая плотность наблюдалась в крупных постоянных водоемах, гипново-сфагновом болоте, а также сильно затененных временных водоемах с бедной растительностью. Высокая плотность характерна для многих вейниковых и осоковых временных водоемов. Средняя плотность (рассчитанная как среднее арифметическое по учетам во всех лесных водоемах) составила в 1972 г. 3423 ± 604 экз./м², в 1973 г. - 1335 ± 139 экз./м² и в 1974 г. - 1833 ± 329 экз./м². Поскольку учеты проводились в водоемах одного и того же участка леса, уже эти данные позволяют оценить изменения численности от сезона к сезону. Однако в условиях такого неравномерного распределения следует учитывать и соотношение площадей водоемов с низкой и высокой плотностью, их вклад в общую численность популяции комаров. Для этого дополнительно вычисляли среднюю плотность для каждой из трех групп водоемов с разным уровнем плотности (табл. 3). Умножая величину средней плотности на величину заселенной личинками площади, определяли аб-

Таблица 3

Численность личинок комаров в лесных водоемах (перед окуливанием)

Плотность в реках водоемах (л/м)	Число водоемов	Число учетов	Площадь (кв. м)		Средняя плотность (экз./м ²)	Абсолютная численность (экз.)
			общая	заселенная		
I	2	3	4	5	6	7
			1972 г.			
Низкая (80-400)	6	12	2980,0	364,4	158,31	57700 ± 11300
Умеренная (1712-3568)	5	49	323,5	106,5	2282,322	243000 ± 34300
Высокая (7880-15400)	4	13	2,1	2,1	9329,275	19600 ± 600
Итого:	15	74	3305,6	473,0		320300 ± 36000
			1973 г.			
Низкая (20-176)	7	28	2830,0	442,5	68,13	30000 ± 5700
Умеренная (320-880)	3	36	200,0	70,7	416,48	29400 ± 3400
Высокая (2416-5760)	8	22	25,7	24,7	2996,416	74000 ± 10300
Итого:	18	86	3055,7	537,9		133400 ± 12000

Окончание табл. 3

I	2	3	4	5	6	7
		1974 г.				
Низкая (32-166)	7	26	2690,0	422,0	74,15	31200 + 6300
Умеренная (338-1616)	7	14	14,5	14,5	1388,228	20100 + 3300
Высокая (2176-7504)	6	25	37,0	25,0	4375,924	109400 + 23100
Итого:	20	65	2741,5	461,5		160700 + 24200

абсолютную численность личинок в водоемах разных групп и на всем лесном участке в целом (табл. 3). Таким образом, было установлено (Николаева, 1978), что основную массу комаров (от 55 до 81%) продуцировали водоемы с плотностью 1388-4375 экз./м². В разные годы на их долю приходилось от 5 до 22% заселенной площади.

Роль водоемов с очень высокой плотностью (9329 экз./м²) не велика: в 1972 г. в них развивалось только 7% всех личинок. Наблюдения также показали, что плотность личинок в водоеме, возникающем в разные годы на одном и том же понижении микрорельефа, может различаться в 1,8-6,5 раз. Однако при всех отмеченных изменениях плотности наиболее высокие её значения характерны для одних и тех же водоемов.

На основании данных об абсолютной численности личинок, во всех водоемах участка и размерах заселенной ими площади рассчитывали среднюю плотность для лесных водоемов. При таком способе расчета устраняется влияние непропорциональности в числе учетов, проведенных в водоемах с неодинаковой площадью: площадь водоемов с низкой плотностью в несколько раз превышает площадь остальных водоемов. Средняя плотность личинок на всей заселенной ими водной поверхности составила в 1972 г. 677 ± 76 экз./м², в 1973 г. - 248 ± 23 экз./м², в 1974 г. - 348 ± 52 экз./м² (различия между двумя последними величинами статистически недостоверны).

Для сравнения отметим, что средняя плотность личинок *Aedes* в пойме Северного Донца составляет около 280 экз./м² (Шумков, 1970), в среднетаежных районах Тюменской области она достигает 260-700 экз./м² (Белан, 1970), а в наиболее продуктивных пойменных биотопах Оки увеличивается до 925 экз./м² (Сазонова, 1963). Личинки таких массовых видов комаров, как *Culex tarsalis* и *C. tritaeniorhynchus*, развиваются при средней плотности, соответственно равной 214 и 186 экз./м² (Nagström 1971; Wada, Mogi, 1974). Более низкий уровень плотности отмечен для личинок кома-

ров рода *Anopheles* по данным В.И.Олифан и др. (1934), в водоемах подмосковных торфяников их среднее обилие варьирует от 54 до 123 экз./м², в пойме р.Урал оно не превышает 120 экз./м² (Беклемишев, 1944).

Как следует из табл.3, изменения абсолютной численности личинок в лесных водоемах по годам были не велики: в 1973 г. она уменьшилась в 2,4 раза, а в 1974 г. осталась почти без изменений. Из года в год личинки населяли довольно постоянную по величине площадь - от 14,3 до 17,6% всей водной поверхности. Однако соотношение площадей с низкой и высокой плотностью было при этом различным.

Особенности гидрологического режима в изучаемом районе таковы, что общая площадь водоемов к моменту завершения личиночного развития оказывалась в разные годы довольно сходной, составляя 5,5-6,6% от площади лесного участка. В то же время наблюдались заметные различия в уровне весеннего паводка, что отражалось и на первоначальных размерах водоемов. Суммарное количество осадков за период с октября по май для Салехардского района достигало в 1971 г. 201,4 мм, в 1972 г. - 245,7 мм, в 1973 г. - 242,4 мм и в 1974 г. - 209,0 мм. Существенные различия наблюдались в количестве осадков, выпадавших в мае, непосредственно накануне образования весенних водоемов; в 1972 г. оно составляло 41,3 мм, тогда как в 1973 и 1974 гг. - только 24,6 и 22,2 мм. Однако, уровень паводка определяется не только общим запасом выпавшего снега, но и скоростью его таяния. Интенсивное снеготаяние в пойме р.Хадьты происходило в 1972 г. в течение 12 дней (с 10 по 21 июня), в 1973 г. - течение 21 дня (с 20 мая по 10 июня) и в 1974 г. - в течение 22 дней (с 1 по 22 июня). Эти различия, в свою очередь, были связаны с неодинаковым температурным режимом: так, средние суточные температуры воздуха в период снеготаяния составляли для этих лет соответственно 9,5°,

4,6° и 5,0°С. Таким образом, даже при сходстве в количестве осадков, более бурное таяние снега в 1972 г. привело к чрезвычайно сильному половодью: тальми водами было затоплено 90% площади приманного леса, тогда как в предшествующем и два последующих сезона - не более 30%. В результате площадь водоемов к моменту отрождения личинок из яиц была на 40-60% больше, чем в остальные годы, и затоплению подверглись все отложенные яйца. Видно, изменение режима паводка явилось главной причиной сокращения численности популяции комаров, в то время, как личиночная смертность мало варьировала по годам, составляя в среднем 65-70%.

Близкие по величине колебания плотности в связи с изменением уровня половодья отмечены для личинок *Aedes* в лесной зоне Канады (в 2 раза) и таежных районах Якутии (в 2,4-3,2 раз) (Harrold, 1965; Цителлина, 1973). Как показали многолетние учеты, численность личинок комаров рода *Anopheles* в годы высокого паводка также увеличивается в 2,4-3,5 раз (Самушкина, Ежова, 1973). Более значительные (в 10 раз) изменения численности пока отмечены только для *A. maculipennis* в зоне влияния крупных водохранилищ, где биоценозы долгое время находятся в процессе формирования, а площадь водоемов сильно колеблется (Шевченко, Стеблик, 1974). В районах, где выплод комаров возможен круглый год, сезонные вариации численности личинок зависят в первую очередь от количества выпавших осадков (Graham, Bradley, 1969; Трисс, 1973). В зависимости от площади водоемов численность отдельных генераций *Culex ripiens fatigans* может различаться в 5 раз (Laven, 1967). С другой стороны при наличии достаточно стабильных мест выплода (часто антропогенного происхождения), численность личинок в ряду генераций *Aedes* различается не более, чем на 11-26% (Тонн, Макдональд и др., 1971). Таким образом, известные литературные данные согласуются с нашим предположением о решающем значении водного фактора в динамике численности комаров.

Подъему численности в 1972 г. способствовал и тот факт, что в предшествующем сезоне активность нападающих самок комаров была исключительно высокой, так что количество отложенных яиц также должно было быть значительным. Кроме того, в случае высокого продолжительного паводка можно ожидать отрождения личинок не только из прошлогодних, но и дополнительно из более старых яиц, которые своевременно не вышли из диапаузы. Известно, что яйца комаров рода *Aedes* способны переносить длительное высушивание и охлаждение. Яйца некоторых видов сохраняли жизнеспособность после 2-5-летнего пребывания в почве. В опытах М.Ф.Шленовой (1950) большой выплod личинок *A.intrudens*, *A.cataphyla* и *A.communis* был получен из яиц, 3 года пролежавших в неотапливаемом помещении. Поскольку в 1970-1971 гг. пойма Хадны залива - лась только на 21% (Малафеев, 1973), часть старых яиц могла сохраниться вплоть до 1972 г. в состоянии диапаузы.

Анализ разливов Оби у Салехарда (Максимов, Мерзлякова, 1972) показывает, что продолжительное высокое заливание поймы повторяется здесь с интервалом в 3-6 лет. При отсутствии резких климатических отклонений численность личинок в такие годы, видимо, достигает уровня 1972 г., в остальные же сезоны численность снижается.

Плотность личинок в тундровых водоемах

Распределение личинок в тундровых водоемах было более равномерным, (табл. 4). Плотность личинок в отдельных водоемах варьировала от 32 до 384 экз./м² в 1972 г., от 16 до 340 экз./м² - в 1973 г. и от 16 до 272 экз./м² - в 1974 г. Более высокую плотность - в среднем 158, 153 и 120 экз./м² - отмечали в водоемах пойменного участка тундры, граничащего с лесом, тогда как в водоемах на плакоре плотность не превышала соответственно 80, 66 и 46 экз./м². Средние значения плотности личинок в тун-

дре приводятся без учета разницы в площади водоемов, населенных более и менее густо. Приведенные в табл. 4 данные рассчитаны как среднее арифметическое по результатам учета плотности во всех тундровых водоемах. Сравнение их с аналогичными данными по лесным водоемам (3423, 1335 и 1833 экз./м²) показывает, что основная масса личинок лесных видов комаров развивается при плотности, в 12-26 раз большей, чем личинки тундровых видов. Однако на значительной площади лесных водоемов плотность личиночного населения вполне соизмерима с таковой в тундре - 158, 68, 74 экз./м² (табл. 3). Абсолютная численность личинок в тундре также была наибольшей в 1972 г., в последующие сезоны она уменьшилась всего на 18-28%. В связи с большей удаленностью от реки тундровые водоемы не испытывают сильного влияния паводка, поэтому первоначальные размеры водоемов и число отродившихся из яиц личинок мало различались по годам.

Расчеты показали, что в 1972-1974 гг. абсолютная численность личинок IV стадии в водоемах I га лесного участка составляла в среднем 64000, 26700 и 32100 экз., а в водоемах I га тундры - соответственно 7800, 5600 и 5500 экз. Тот факт, что численность комаров в лесу была в 4,7-8,2 раз выше, чем в тундре, объясняется не только различиями в плотности личинок, но и в размерах населенной ими водной поверхности: на I га лесного биоценоза приходится в среднем 92,3-107,6 м² населенных водоемов, а на I га тундрового - 50,2-60,4 м².

В связи с неравномерным распределением личинок в пойменном лесу можно выделить высоко- и малопродуктивные участки. Максимально высокую абсолютную численность личинок отмечали в водоемах разнотравно-элакового луга. Размеры населенной личинками поверхности не превышали там средних для всего участка величин, составляя в разные годы 94-134 м² в расчете на I га территории,

Таблица 4

Численность личинок комаров в тундровых водоемах
(перед окукливанием)

Год	Число водоемов	Число учетов	Площадь (м ²)		Средняя плотность (экз./м ²)	Абсолютная численность (экз.)
			Общая	Заселенная		
1972	18	20	3100	1510	129,12	194800+18100
1973	25	60	2550	1255	112,4	140550+5000
1974	20	36	3040	1500	92,4	138000+5950

при этом плотность достигала 2620, 1080 и 950 экз./м². Абсолютная численность комаров составляла по годам 245500, 103400 и 27700 экз./га - т.е. в 3,8-4 раза больше, чем по лесному участку в целом. Численность же личинок под пологом леса не превышала 21100, 7500 и 8250 экз./га. Низкая численность (6645 экз./га) наблюдалась в 1974 г. на участке низинного болота. Таким образом, абсолютная численность комаров на разных участках лесного биоценоза ежегодно различается в 12-15 раз.

Для сравнения отметим, что численность личинок *Culex tarsalis* в благоприятных биотопах Восточной Калифорнии составляла 22700 экз./га, при этом личинки населяли водную поверхность, равную по величине населенной площади в наших условиях (Nagstrum, 1971). Указанная работа выполнена по сходной методике и ее результаты хорошо согласуются с нашими данными о численности комаров в лесном биоценозе.

В меньшей степени различались по численности комаров отдельные участки тундры: так, в пойменной ее части насчитывалось в разные годы 9500, 7700 и 7100 экз./га, а на плакоре - соответственно 4800, 3300 и 2700 экз./га. Обычно обилие личинок на высокопродуктивных тундровых участках и на малопродуктивных участках леса достигало близких величин, в год же высокого паводка число личинок даже на таких участках леса заметно возрастало.

Эти данные противоречат немногим имеющимся в литературе сведениям о численности комаров в сходных ландшафтных зонах и биотопах. При планировании сроков химических обработок некоторые авторы предполагают, что в условиях северной тайги численность комаров *Aedes* составляет не более 5 экз./га (Вашков, Кербабаяев, Драмова, 1970). По сообщению К.Барлоу (Barlow, 1955), плотность популяции комаров (в основном *A. hexodontus*) в окрестностях Черчилля (Манитоба) достигает 12350000 экз./га (численность популя-

ции определяли по имаго). Для биоценозов южной тундры такая величина представляется явно завышенной. В то же время для комплекса видов с преобладанием *A. communis* в сильно заболоченных районах Тюменского Севера возможен гораздо более высокий уровень численности, чем в островном лесу на Ямале. Как показали исследования (Николаева, Алексеева, 1976), численность комаров в пойменном березово-еловом лесу около пос. Уренгой летом 1975 г. составляла в среднем 1044800 экз./га; это в 16,3 раз выше, чем в погче Хадьты в год высокого паводка. Средняя плотность личинок составляла 1090-100 экз./м², однако они населяли в 10 раз большую водную поверхность, чем на Хадьте, - 958 м² на каждый гектар леса. Основную массу комаров (81%) также продуцировали водоемы с высоким обилием личинок (1030-3680 экз./м²) и незначительную часть - водоемы с низким обилием (122-798 экз./м²). На основании табл. I, 3 и 4 рассчитывали абсолютную численность отдельных видов Aedes в лесных и тундровых биоценозах (табл. 5). Статистические ошибки составляют 9-15% от приведенных величин для лесного участка и 4-9% - для тундрового. При обсуждении материала этого раздела главы мы используем термин "численность" в отношении количества экземпляров в водоемах I га биоценоза, а термин "плотность" - в отношении количества экземпляров на I м² водоема.

Обращает внимание, что хотя *A. communis* и проникает в тундру, численность его там в годы наблюдений оставалась в 84-354 раз ниже, чем в лесу. Личинки *A. impiger* в лесных водоемах также были в 6-10 раз многочисленнее. В то же время численность *A. hexodontus* в тундровом биоценозе была в 3-7 раз выше, чем в лесном, а численность *A. nigripes* - в 45-81 раз выше. В меньшей степени лесной и тундровый участки различались по численности *A. communis*, *A. hexodontus* и *A. nigripes* в 1972 г. Измен-

Таблица 5

Абсолютная численность личинок разных видов *Aedes*
на 1 га лесного и тундрового биоценозов (экз.)

Виды	Лесной биоценоз			Тундровый биоценоз		
	1972г.	1973г.	1974г.	1972г.	1973г.	1974г.
<i>A. communis</i>	57920	23389	29339	686	73	82
<i>A. excrucians</i>	1280	133	160			
<i>A. hexodontus</i>	1665	427	514	5094	3114	2937
<i>A. impiger</i>	448	240	610	55	39	60
<i>A. intrudens</i>	384	28		-		
<i>A. nigripes</i>	40	27	32	1786	2184	2119
<i>A. pullatus</i>	2050	2403	1252	-		
<i>A. punctor</i>	192	53	193	179	190	302

ность *A. punctor* на обоих участках достигала сходных величин, за исключением 1973 г., когда в лесу она была в 3,6 раз меньше, чем в тундре.

Данные о соотношении массовых видов *Aedes* в отдельных тундровых водоемах приводятся на рис. 1, а в лесных водоемах - в табл. 6. Зная плотность всех личинок в каждом из водоемов и соотношение видов (в %), рассчитывали плотность личинок каждого из указанных видов в отдельности.

Было установлено, что различия в численности *A. hexodontus* в водоемах лесного и тундрового биоценозов определяются главным образом неодинаковой площадью водоемов, населенных его личинками. Средняя же плотность личинок *A. hexodontus* в водоемах отличалась мало: в тундровых водоемах она составляла (в течение трех последовательных сезонов) 87,62 и 50 экз./м², в лесных - соответственно 90,44 и 52 экз./м². В лесу *A. hexodontus*, подоб-

Таблица 6

Соотношение массовых видов *Aedes* в лесных водоемах
с разной плотностью личинок

Плотность в разных водоемах (экз./м ²)	Соотношение видов (%)			
	<i>A. commu- nis</i>	<i>A. pulla- tus</i>	<i>A. hexo- dontus</i>	Прочие
I	2	3	4	5
	1972 г.			
80	50,6	-	II,8	37,6
96	100,0			
240	90,5			9,5
320	81,1	8,2	8,2	2,5
400	24,0	9,3		66,7
1712	90,6	4,2	I,2	4,0
3216	83,6	3,4	2,3	10,7
3232	91,7	3,4	3,8	I,1
3568	93,3	3,7	2,4	0,6
7888	95,1	0,5	I,2	3,2
9824	100,0			
11108	97,8		0,2	
11476	92,8	3,0	3,6	0,6
	1973 г.			
20	40,0			60,0
64	67,5	30,0	2,5	
80	80,5	6,3	3,1	10,1
112	90,0	8,5		I,5
176	84,0	II,2	0,3	4,5
320	95,0			5,0
416	79,0	20,4		0,6
2416	82,9	14,6	0,5	
	100,0			

Окончание табл. 6

I	2	3	4	5
2760	90,6	5,5	3,2	0,7
3328	85,6	11,7	2,6	0,1
3526	92,1	5,3		2,6
3700	93,0	5,1	1,8	0,1
5760	80,6	19,4		
1974 г.				
32	73,7			26,3
112	91,5	1,7		6,8
144	81,1		13,2	5,7
166	82,6	17,4		
352	86,4	9,1		0,5
480	97,0			3,0
616	100,0			
1136	95,7	4,3		
1440	100,0			
1600	91,2	5,3	0,9	2,6
1600	94,4	5,6		
1616	92,0	8,0		
2176	93,4	5,8	0,8	
3045	85,7	7,5	5,6	1,2
6304	100,0			
7504	86,9			13,1
7504	100,0			

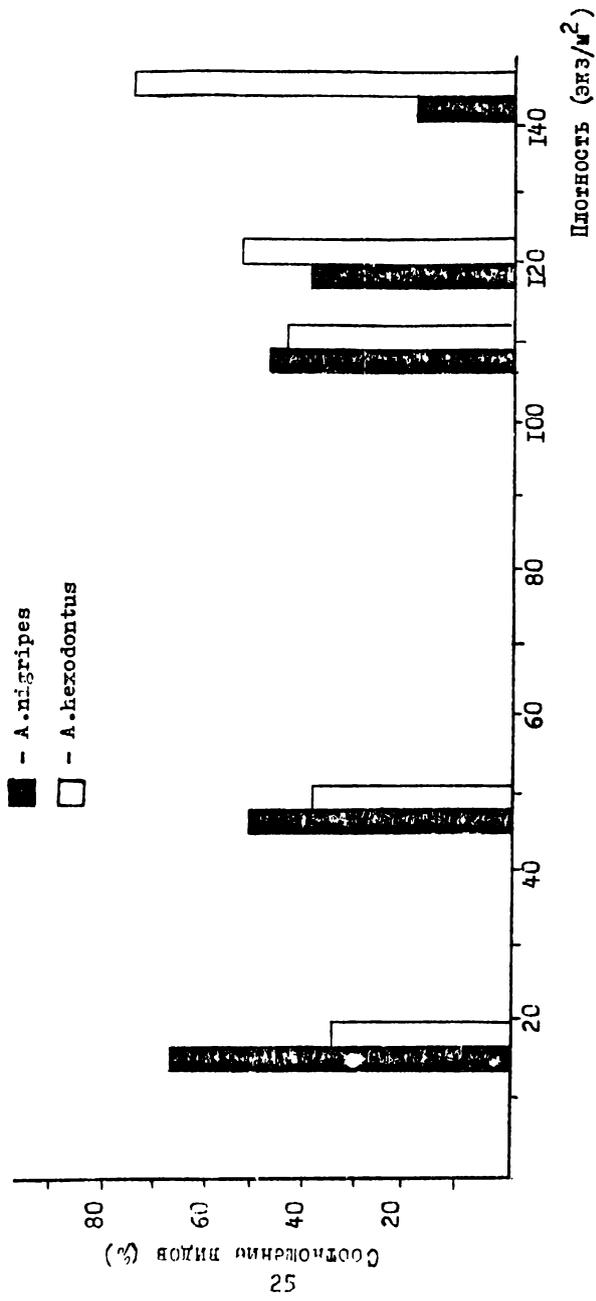


Рис.1 Соотношение *A. hexodontus* и *A. nigripes* при разной плотности личинок в 1974г.

но остальным видам, предпочитает заселять временные осоковые водоемы, где общая плотность личинок всех видов всегда велика: 2760-5800 экз./м². Именно в этих условиях плотность личинок *A. hexodontus* достигала максимального значения (по сравнению с остальными водоемами): в 1972 г. она составляла 206 экз./м², в 1973 г. - 88 экз./м², в 1974 г. - 170 экз./м². Видимо, высокая плотность личинок, создаваемая в этих водоемах главным образом *A. communis*, не снижает выживаемости личинок *A. hexodontus*. Это видно из сравнения соотношения указанных видов в начале и в конце личиночного развития: доля *A. hexodontus* в лесных водоемах либо оставалась неизменной, либо возрастала. Например, при общей плотности личинок в водоеме 1712 экз./м² на долю *A. hexodontus* в указанные сроки приходилось 3,6 и 7,3%; при общей плотности 3328 экз./м² - 3,3 и 3,6%; при плотности 5780 экз./м² - 4,5 и 6,0% (в каждом из трех водоемов исследовали 1800-2000 личинок). Из-за предпочтения личинками *A. hexodontus* осоковых водоемов, расположенных на лесной поляне, численность этого вида достигала там в разные годы 6383, 1665 и 2056 экз./га, т.е. была сходной с численностью в тундре. Личинки *A. nigripes* населяли на лесном участке всего 2-3 водоема, при этом их плотность в разные сезоны составляла II, IO и I2 экз./м²; в те же годы в тундровых водоемах она составляла 29, 44 и 36 экз./м². Поэтому даже максимальная численность этого вида в лесу (на поляне с осоковыми водоемами) не превышала 152, 105 и 128 экз./га.

В тундре при совместном обитании личинок этих видов их соотношение было неодинаковым в водоемах с разной плотностью: при низкой плотности преобладали *A. nigripes*, при высокой - *A. hexodontus* (рис. 1). В 1974 г. плотность личинок *A. nigripes* в разных водоемах варьировала от 10 до 53 экз./м², плотность *A. hexodontus* - от 5 до III экз./м². Отмеченные особенности в рас-

пределении личинок этих видов ссхранялись и в другие сезоны.

В отличие от остальных видов, численность *A. pullatus* в 1973 г. не изменилась, но в 2 раза понизилась в 1974 г. Как следует из табл. 6, развитие личинок этого вида протекало в разные годы при средней плотности 109, 138 и 81 экз./м². Максимальная плотность (344-389 экз./м²) наблюдалась в разнотравнозлаковых и осоковых водоемах с общей плотностью комаров 2400-3700 экз./м². В водоемах с меньшей плотностью обилие *A. pullatus* также снижлось до 12-85 экз./м², а при более высокой плотности - до 39-109 экз./м². Можно предполагать, что высокая плотность личинок *A. communis* неблагоприятна для развития *A. pullatus*. В 1972 г. в водоеме с общей плотностью 3216 экз./м² среди личинок младшего возраста на долю *A. communis* приходилось 87,5%, а на долю *A. pullatus* - 10,2%, тогда как среди личинок старшего возраста - соответственно 91,7% и 5,2%; в водоеме с общей плотностью 7890 экз./м² соотношение этих видов в начальный период развития составляло 84,6% и 10,0%, а перед окукливанием - 94,9% и 3,2%. Снижение численности *A. communis* в 1973 г., наряду с изменением температурного режима, могло способствовать лучшей выживаемости личинок *A. pullatus*. Например, в водоеме с плотностью 416 экз./м² относительное обилие этого вида возросло от 8,6% до 20,4% при одновременном уменьшении доли *A. communis* от 91,4% до 79,0%. Во всех случаях, когда проводили сравнение соотношения двух видов, использовали 1200-1500 личинок.

Численность большинства видов на лесном участке изменялась по годам синхронно. Так, в 1973 г. количество личинок всех видов, кроме *A. pullatus*, сократилось: *A. communis* - в 2,5 раза; *A. excrucians* - в 9,6; *A. hexodontus* - в 3,9; *A. impiger* - в 1,9; *A. intrudens* - в 14; *A. nigripes* - в 1,5 и *A. punctor* - в 3,6 раза. Таким образом, снижение уровня паводка по-разному повлияло на численность отдельных видов. Интересно отметить, что

численность *A. hexodontus* в лесных водоемах сократилась в 2,4 раза сильнее, чем в тундровых. Численность *A. nigripes* как в лесу, так и в тундре менялась мало.

Анализ материалов о встречаемости *A. communis*, *A. pullatus* и *A. hexodontus* показывает, что обилие каждого из них всегда выше при совместном обитании в наиболее благоприятных лесных водоемах, видимо, - за счет одинаковых требований их личинок. Сходные данные были получены при изучении других видов комаров: так, когда личинки *Culex tarsalis* и *Culiseta inornata* живут вместе, их плотность намного выше, чем при раздельном существовании (Panara, Mulla, 1974). Наряду с этим известны случаи, когда в водоемах, населенных личинками нескольких видов, среднее число личинок каждого вида меньше, чем в водоемах с личинками только одного вида (Graham, Bradley, 1962).

Смертность преимагинальных фаз

Личиночное развитие комаров сопровождается значительной смертностью. В природных водоемах смертность личинок *Anopheles maculipennis* до окукливания может достигать 82-92% (Олифан, 1934; Беклемишев, 1944). Высокую смертность личинок не удалось связать ни с одним из исследованных химических факторов: рН, концентрацией кислорода и бикарбонатов (Олифан и др., 1934). Смертность личинок может увеличиваться и по мере роста их плотности. Так, в природе увеличение плотности *A. maculipennis* от 10 до 360 экз./м² сопровождается повышением смертности от 34 до 90% (Олифан и др., 1934). При этом резкое увеличение числа погибших личинок наблюдалось при переходе плотности за пределы 18-30 экз./м², в то время как увеличение обилия сверх 360 экз./м² уже не приводило к дальнейшему росту смертности.

Прогрессивное снижение выживаемости часто наблюдается в экспериментальных условиях, когда создается заведомо высокая ску-

ченность личинок, обостряющая их конкуренцию за пищу и пространство (Surtees, 1959; Moore, Fisher, 1969; Ikeshoji, Mulla, 1970). В природе повышение плотности приводит к далеко не однозначным результатам: в водоемах с высоким обилием личинок выживаемость и конечная продукция комаров часто бывает выше (Олифан и др., 1934). Реакция личинок на одну и ту же плотность различна в зависимости от того, развиваются ли они в молодых или старых, мховых или осковых водоемах. Видимо, здесь проявляется действие биоценологических факторов, а также некоторых специфических механизмов (например, поведение самок при выборе мест яйцекладки), предотвращающих возникновение излишней скученности.

В тех случаях, когда размножение комаров происходит круглый год, смертность в последовательных генерациях может существенно меняться: у *Aedes aegypti* L. она варьирует от 48 до 93% (Southwood et al., 1972). Гораздо чаще, однако, обнаружить в природе зависимость между обилием личинок и их смертностью не удается, и процент погибших особей в популяции из года в год остается неизменным (Бекшемишев, 1944; Wagner, Newson, 1975). Развитие комаров *Aedes* протекает в сравнительно небольших, сильно пересыхающих водоемах, так что все отрицательные последствия загроможденности сказываются в основном на личинках старшего возраста. У комаров *A. fitchii* Felt et Young смертность ранних стадий составляет 25% и увеличивается до 44% на последней стадии, когда ощущается нехватка пищевых ресурсов (Wagner, Newson, 1975). Массовая гибель некоторых видов *Culex* также происходит на стадии зрелых личинок и куколок (Nagstrum, 1971; Nayev, 1975). Во всех случаях подчеркивается лимитирующее действие абиотических и пищевых факторов.

Ежегодно мы определяли смертность личинок *Aedes* в несколь-

ких типичных лесных и тундровых водоемах (Николаева, 1979б). Во всех случаях процент погибших особей был довольно сходным, хотя плотность в отдельных лесных водоемах различалась в десятки раз. Так, в 1972 г. плотность личинок в экспериментальных водоемах варьировала от 307 до 5300 экз./м², а их смертность - от 54 до 73%; в 1973 г. плотность личинок колебалась от 112 до 7616 экз./м², а смертность - от 52 до 67%. Ежедневный выход имаго при большом обилии всегда был выше, несмотря на то, что и абсолютное число погибших особей в расчете на единицу площади водоема также возрастало. Очевидно, обилие личинок не достигало той степени загущенности, при которой действует регулирующий механизм в форме прогрессивного роста смертности. В силу гетерогенности самих водоемов отсутствие скученности замещается иными отрицательными воздействиями, в результате чего смертность и в этих условиях достаточно велика. Например, соотношение личинок комаров и уничтожающих их хищных насекомых в слабо населенных водоемах было менее благоприятным, чем в водоемах с повышенной плотностью. Отсутствие резких различий в выживаемости личинок из отдельных лесных водоемов свидетельствует также о внутривидовой дифференциации особей по степени их чувствительности к действию повышенных плотностей. Наличие такой дифференциации у комнатной мухи убедительно показано (Sokal, Taylor, 1976).

В процессе развития личинок их плотность не остается постоянной. В крупных лесных водоемах плотность со временем снижалась за счет гибели и рассеивания личинок. В водоемах же, подверженных сильному пересыханию, плотность повышалась в 2-5 раз. К моменту окукливания комаров объем воды в таких водоемах сокращался в 10-22 р.з. Если в начале развития на каждую личинку приходилось в среднем не менее 190-770 мл воды, то в конце развития объем уменьшался до 36-120 мл на одну личинку. Однако, как показали ранее эксперименты (Beckel, 1958), уменьшение жиз-

ненного пространства в таких пределах не влияет на выживаемость личинок *A. communis*

Судя по результатам наших исследований, плотность порядка 2-5 тыс. экз./м², при которой развивается основная масса личинок в лесных водоемах, находится в пределах оптимальных значений, а большинство остальных водоемов малонаселены. Повышенная скученность (до 9 тыс. экз./м²) возникает лишь на отдельных участках в последние дни преимагинального развития. Более того, наблюдалось определенное стремление личинок к скучиванию даже при избытке свободной площади. Скопления личинок *Aedes communis* отмечены как в совершенно открытых, так и в затененных водоемах, поэтому их появление не объясняется только предпочтением наиболее прогретых участков (Hocking, 1953; Haufe, 1957). Можно предполагать наличие гregarного поведения, свойственного многим видам насекомых.

В среднем гибель комаров до окукливания в непересыхавших лесных водоемах составила в 1972 г. 66%, в 1973 г. - 58% и в 1974 г. - 61%. За счет полного пересыхания мелких луж преимагинальная смертность увеличилась соответственно до 68, 70 и 65%. Различий в смертности комаров разных генераций не наблюдалось, хотя их личиночное развитие протекало при неодинаковом температурном режиме и плотности. В тундровых водоемах смертность личинок достигала сходных величин - 60, 62 и 57%.

Уже отмечалось, что большое влияние на численность личинок в пойменном биотопе оказывает весенний паводок: чем выше его уровень, тем больше отрождается личинок. На основании данных о численности личинок, завершивших развитие (табл. 3, 4), и о преимагинальной смертности рассчитывали количество яиц, из которых выдупились личинки. При этом его считали равным численности личинок I стадии. В разные годы число жизнеспособных яиц состав

ляло в водоемах лесного участка в среднем 188400, 68840 и 86090 экз./га, а в водоемах тундрового участка - соответственно 19480, 14790 и 12840 экз./га. Следовательно, уменьшение численности комаров в лесном биотопе в 1973-1974 гг. вызвано снижением в 2,2-2,7 раз количества жизнеспособных яиц, а не изменением выживаемости личинок.

Личинки северных видов *Aedes* являются (профагами, используя в пищу отмершую травянистую растительность и перифитон. Определение запасов корма показало, что за период развития личинки используют не более 20% всей растительной массы, так что конкуренция за пищу, видимо, незначительна (Николецка, 1974). Интересно отметить, что при лабораторном выращивании личинок данной группы комаров в условиях оптимального питания их смертность также не превышала 50-60% (Beskel, 1958). Колебания численности комаров по годам не связаны с динамикой их кормовых ресурсов. Установлено (Пешкова, 1976), что разнгодоичная изменчивость продуктивности травянистых сообществ в пойме Хадьты не превышает 2,2-2,4 раз. Максимально высокая продуктивность зарегистрирована в 1973 г., так что весной 1974 г. запасы потенциального корма соответственно возросли. Однако это увеличение не сопровождалось повышением выживаемости личинок: в 1974 г. их обилие в лесных водоемах достоверно не отличалось от предшествующего сезона. Таким образом, корм всегда находится в избытке и не оказывает регулирующего действия на популяцию комаров.

Одним из постоянно действующих факторов смертности личинок комаров являются хищные насекомые (Ganev, 1965, 1966; Harrold, 1965). Было установлено (Николаева, 1979а), что в условиях Хадитинского стационара личинками комаров *Aedes* питаются личинки комаров-хаос орид (Diptera, Chaoboridae), личинки и имаго

плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae), личинки ручейников (Trichoptera, Phryganeidae et Limnophilidae). Семейство хаборид представлено *Chaoborus crystallinus*, Deg., *Mochlonix culiciformis* Deg., *Cryophila lapponica* Bergr. Плавунцы представлены относительно крупными *Colymbetes dolabratus* Payk., *C. striatus* L. и более мелкими *Ilibius subaeneus* Er., *I. angustier* Gyll., *I. guttiger* Gyll.

За счет неравномерного распределения личинок *Aedes* и хищных насекомых их количественное соотношение в разных водоемах неодинаково. Так, в 1973 г. были обследованы три группы водоемов со средней плотностью личинок *Aedes* 58, 283 и 3082 экз./м². Плотность хищных личинок хаборид в первой группе водоемов была в 1,5 раза ниже плотности личинок *Aedes*, во второй группе - в 5 раз, а в третьей группе - в 7 раз. Плотность плавунцов в тех же водоемах была соответственно в 3, 18 и 156 раз меньше плотности их жертв - личинок комаров. Можно предполагать, что в водоемах с невысокой плотностью личинок *Aedes* воздействие хищников, особенно плавунцов, сказывается в большей степени, нежели в водоемах с повышенной плотностью. Однако при наличии слабо выраженной избирательности в питании хаборид и плавунцов их воздействие на численность личинок *Aedes* в том или ином водоеме будет определяться не только плотностью тех и других, но и обилием прочих видов жертв. Ввиду слабой пищевой специализации хищных насекомых трудно ожидать, что доля личинок, изъятых из популяции комаров хищниками, будет существенно меняться по годам вслед за колебаниями их численности (табл.7). Можно предполагать, что хабориды оказывали наибольшее воздействие на личинок комаров в 1973 г., а плавунцы - в 1973 и 1974 гг., когда их собственное обилие относительно численности жертвы возрастало. Например, в 1973 г. плотность хаборид в лесных водоемах была всего

в 4 раза меньше плотности личинок *Aedes*, в остальные же сезоны - в 9-11 раз.

Несмотря на относительно высокую численность хищных насекомых, их деятельность в 1973 г. не привела к росту преимагинальной смертности комаров *Aedes* (смертность до окукливания в непересыхавших лесных водоемах составляла в 1972 г. 66%, в 1973 г. - 58% и в 1974 г. - 61%). Отсутствие строгой избирательности в питании хищных насекомых затрудняет экстраполяцию данных о их прожорливости, полученных в эксперименте, на природные водоемы. Поэтому остается неизвестной конкретная величина гибели личинок от хищников в отдельности от прочих факторов смертности. Так как процент погибших личинок *Aedes* оставался довольно стабильным, то наблюдавшиеся годовые различия в их численности к моменту окукливания (табл. 7) объясняются неодинаковой начальной численностью личинок, отродившихся из яиц, и не связаны непосредственно с динамикой численности хищных насекомых.

Таблица 7

Средняя плотность личинок *Aedes* и хищных насекомых в лесных водоемах в разные сезоны (экз./м²)

Группа насекомых	Сроки учета		
	26.VI-8.VII. 1972	18.VI-2.VII. 1973	25.VI-10.VII. 1974
Culicidae	3423	1335	1833
Chaoboridae	392	306	163
Dytiscidae	32	18	24
Trichoptera	38	19	13

Развитие и рост преимагинальных стадий

Многочисленные экспериментальные исследования показали, что скорость роста и развития личинок может существенно меняться в зависимости от температуры, обеспеченности пищей, а также от плотности их населения. Так, у *A. communis* наименьшая продолжительность развития до имаго (22 дня) наблюдается при температуре 13-14°, а уже при 7-8° увеличивается до 47 дней (Шленова, 1952). Особи, развивавшиеся в условиях нестационарного температурного режима, различаются по весу тела. Например, за счет более длительного личиночного развития и питания особи *Culex tarsalis* на стадии куколки, содержавшиеся при температуре 20°, были на 18% тяжелее тех, что воспитывались при 30° (Hagstrum, Workman, 1971).

Влияние плотности на рост и развитие личинок комаров носит сложный и противоречивый характер. Для большинства изученных видов скорость роста личинок в условиях повышенной плотности снижается, и развитие в целом задерживается (Surtees, 1959; Nayyar, 1968; Nayyar, Sauerman, 1970). При десятикратном увеличении плотности сроки окукливания и вылета увеличиваются часто в 2-5 раз (Terzian, Stanler, 1949; Reisen, 1975). Однако известны случаи, когда развитие при повышенной плотности существенно не меняется, а для *A. communis* зафиксировано даже ускорение развития (Chodorowski, 1958). Хотя начало окукливания и вылета имаго в загущенных культурных личинок часто сдвигается на более поздний срок, многие авторы отмечают при этом большую синхронность процесса, по сравнению с культурами личинок с низкой плотностью (Некрасова, 1976; Nayyar, Sauerman, 1970). В тех случаях, когда плотность личинок достаточно велика, а смертность их все-таки не возрастает, усиливается дифференциация особей по скорости роста и развития, о чем свидетельствуют высокие⁶

значения коэффициента вариации веса личинок и куколок (Некрасова, 1976). Обычно в опытах с высокой плотностью первыми окукливаются быстро развивавшиеся мелкие особи, тогда как вес более поздно окукливающихся личинок повышается. Некоторые авторы (Barbosa, Peters, Greenough, 1972) считают различия в весе "ранних" и "поздних" куколок врожденными, другие (Reisen, 1975) объясняют эти различия тем, что особи, развитие которых задержалось, получали больше пищи. Питанию принадлежит определенная роль в регуляции скорости развития: так, добавление некоторого количества корма в естественные места обитания личинок *Aedes triseriatus* не отражаясь на их смертности, втрое увеличивало скорость развития (Wijeyaratne et al., 1974). Вследствие поглощения меньшего количества пищи личинками из плотных поселений средний вес куколок и имаго оказывается впоследствии в 2-4 раза меньшим, чем вес особей, развивавшихся при сравнительно низкой плотности (Reisen, 1975). Во всех этих экспериментах параллельно с уменьшением веса отмечалось снижение плодовитости и жизнеспособности особей из загущенных вариантов. В тех случаях, когда в силу экологических особенностей вида время личиночного развития не может растягиваться, а вес - снижаться за пределы некоторой критической величины, наблюдается другой тип реакции на скучивание. В результате значительной гибели резко уменьшается число особей, завершающих развитие, при этом сохраняются нормальные размеры тела имаго, а изменчивость веса тела сведена до минимума (Moore, Fisher, 1969). Считается, однако, что такая реакция для двукрылых менее характерна и продуцирование наибольшего возможного числа особей пониженной плодовитости с генетической точки зрения для популяции более выгодно (Sullivan, Sokal, 1963).

Сроки появления личинок ранневесенних видов комаров *Aedes*

определяются таянием снега и могут значительно меняться в зависимости от времени наступления тепла. В 1972 г. первые личинки в тундровых и лесных водоемах появились 12 июня, в 1973 г. - 28 мая, в 1974 г. - 14 июня. Вылупление личинок начиналось при повышении среднесуточной температуры воздуха до 2,4-3,2°C. В силу наследственных различий в способности яиц *Aedes* реагировать на внешние стимулы (Gillett, 1955) выход личинок из яиц растянут даже в пределах одного водоема. За счет неодновременного протавивания различных лесных водоемов сроки отрождения личинок еще более увеличиваются. Одновременным появлением личинок из яиц в дальнейшем обуславливается и асинхронность окукливания и вылета имаго. Прежде всего отрождение личинок начинается в открытых мелких водоемах лесной поймы, которые характеризуются низкой численностью преимагинальных фаз. В 1973 г. выплод личинок в таких водоемах происходил с 28 по 30 мая (3 дня). В прибрежной полосе крупных водоемов вылупление личинок начиналось позднее, но также происходило сравнительно дружно - с 3 по 5 июня. В водоемах со средней и высокой плотностью личинок сроки их появления из яиц более растянуты: в одном из таких водоемов новорожденные личинки встречались с 29 мая по 4 июня (7 дней), в другом - с 28 мая по 2 июня (6 дней). На мелководье пойменных озер личинки появились в течение 7-6 июня (10 дней). И в последнюю очередь началось их развитие во временных водоемах с высокой плотностью, окруженных зарослями ивняка: в одном из таких водоемов выход из яиц продолжался с 11 по 15 июня (5 дней), в другом - с 10 по 18 июня (9 дней). Основная масса личинок появилась в период с 5 по 11 июня, а именно с 8 по 13 июня пойма заливалась речными водами. Общая продолжительность отрождения личинок в лесных водоемах составила в 1973 г. 22 дня. В более однообразных по характеру тундровых водоемах отрождение личинок длилось

только 12 дней. В первую очередь (28-31 мая) личинки появились мелких открытых лужах на буграх и юго-западных склонах. В крупных водоемах, где отдельные части протаивали неодновременно, выплод личинок продолжался не менее 5 дней (с 31 мая по 4 июня). В большинстве тундровых водоемов личинки появились в течение 3-5 июня, а в затененных местах - 7-8 июня. Сроки появления личинок в 1973 г. заметно увеличились за счет холодной погоды; средняя суточная температура воздуха в указанный период составляла 7,4°.

Весной 1972 г. отрождение личинок в лесных водоемах продолжалось в течение 17 дней (с 12 по 28 июня). Синхронизации выплода в этом году способствовали не только более высокие температуры (при средней 10,8°), но и продолжительное высокое заливание поймы (с 17 по 26 июня). В 1974 г. выплод из яиц также продолжался 17 дней (с 14 по 30 июня) при средней температуре воздуха 8,4° и незначительном затоплении поймы (с 18 по 23 июня).

Неоднократно было показано (Шленова, 1952; Naufe, Burgeev, 1956), что олиготермофильные виды *Aedes*, входящие в группу "communis" имеют сходный температурный порог личиночного развития. Среди личинок, собранных в лесных водоемах вскоре после их появления из яиц, одновременно встречались *A. communis*, *A. pullatus*, *A. hexodontus* и *A. impiger*. Систематические наблюдения за развитием личинок в одном из лесных водоемов в 1973 г. показали, что выплод из яиц близких видов - *A. communis* и *A. pullatus* - происходит с одинаковой скоростью: на вторые сутки с начала выплода на долю *A. communis* приходилось 80% от числа новорожденных личинок и за последующие 5 дней соотношение не изменялось (84%). Сходным образом протекает выплод из яиц у *A. hexodontus* и *A. nigripes* в тундровых водоемах.

Для большинства комаров продолжительность водного развития

составляла 20-22 дня, хотя отдельные особи завершали развитие за 18 и 24 дня. Ускоренное развитие характерно для *A. impiger*, личинки которого окукливаются при меньших размерах. Длительность личиночных стадий обычно следующая (в днях): I - от 4 до 5, II - 4, III - от 4 до 5, IV - от 4 до 6, куколки - от 2 до 6. За счет неодновременного появления личинок период их развития до полного вылета из водоема увеличивается до 25-32 дней (табл. 8). В водоемах с высокой численностью личинок, где выплод из яиц более растянут, и общая продолжительность развития увеличивается на 5-7 дней по сравнению с малонаселенными водоемами.

Таблица 8

Продолжительность личиночного развития *A. communis*
в некоторых лесных водоемах в 1973 г.

Плотность в отдельных водоемах (экз./м ²)	Продолжительность выплода из яиц (дни)	Сроки развития до полного вылета имаго (дни)
112-176	5	28.V-2I.VI (25)
416-528	7	29.V-27.VI (30)
1120-3328	12	8.VI-10.VII (32)
2760-4690	9	3I.V-I.VII (31)
2110-7616	9	10.VI-7.VII (28)

За счет асинхронности отрождения из яиц период встречаемости личинок I стадии в отдельных лесных водоемах увеличивался до 9-12 дней, II стадии - до 11-12 дней, III стадии - до 10-11 дней, IV стадии - до 11-12 дней и куколок - до 10-12 дней. Для северных районов обычно приводятся данные о меньшей продолжительности некоторых стадий *A. communis*. В лесных водоемах Дании длительность пяти водных стадий составляет 10, 6, 5, 9 и 10 дней (Iversen, 1971), а на севере Канады - соответственно 10, 7, 7, 10 и 10 дней (Ellis, Brust, 1973).

Развитие преимагинальных стадий в пойменном лесу Хадты продолжалось в 1973 г. 45 дней. Личинки I стадии присутствовали в пробах с 28 мая по 21 июня (25 дней), II стадии - со 2 по 24 июня (23 дня), III стадии - с 5 по 27 июня (23 дня), IV стадии - с 11 июня по 7 июля (27 дней) и куколки - с 17 июня по 11 июля (25 дней).

Начиная с 11 июня, когда завершился выплод из яиц основной массы комаров, и до 22 июня, когда стали вылетать имаго, личиночное население было особенно многочисленным. Именно в это время оно отличалось и наиболее разнообразным возрастным составом: в пробах присутствовали личинки четырех стадий и куколки.

В 1972 г. преимагинальное развитие в водоемах лесного участка протекало с 12 июня по 16 июля (35 дней), а в 1974 г. - с 14 июня по 20 июля (37 дней). В эти годы куколки встречались на протяжении 18 дней - в соответствии с длительностью выхода личинок из яиц. Причиной более растянутого развития в 1973 г. явилось действие пониженных температур: среднесуточная температура воздуха для указанного периода составила только $8,8^{\circ}$, тогда как в 1972 г. она достигала $12,7^{\circ}$, а в 1974 г. - $12,4^{\circ}$.

В тундровых водоемах преимагинальное развитие комаров продолжалось в 1972 г. с 12 июня по 8 июля (27 дней), в 1973 г. - с 28 мая по 30 июня (34 дня) и в 1974 г. - с 12 июня по 9 июля (28 дней).

Средняя дневная температура воды в период личиночного развития в 1973 г. составляла $14,0^{\circ}$, варьируя от $3,0$ до $22,2^{\circ}$. Поскольку измеряли температуру только поверхностного слоя воды, полученная величина, видимо, на несколько градусов выше истинного значения температуры развития. Известно (Ivergen, 1971), что различия в температуре поверхностного и придонного слоев в водоемах, где обитают личинки *Aedes* могут достигать 5°

то же время температурные условия разных водоемов отличаются незначительно: специальные исследования на севере Канады показали, что средние температуры развития личинок *A. communis* везде находятся в пределах 12,2-13,5°C (Naufe, Burgess, 1956). В пойме Хадити различия в дневной температуре для водоемов разной глубины и степени затененности не превышали 2°. Так как в крупных водоемах личинки занимают узкие зоны по краям, где вода теплее, температурные условия не отличаются от таковых в мелких лужах.

Однако, вследствие неодновременного протаивания водоемов развитие личинок, отродившихся в поздние сроки, происходит при более высоких температурах, по сравнению с личинками раннего выпада. В 1973 г. такие температурные различия были особенно выражены в период существования младших стадий: развитие ранних личинок протекало с I по 10 июня при средней дневной температуре воды 9,0°, тогда как развитие поздних личинок - с II по 22 июня при температуре 16,3°. Под воздействием повышенных температур значительная часть особей из водоемов с высокой численностью завершает развитие за 18-20 дней, вместо 22-24, как это наблюдается в водоемах с низкой численностью, где выпад из яиц всегда приурочен к ранним срокам. В результате окукливание в водоемах с высокой численностью начиналось уже на 15-й день с момента появления там первых личинок, в водоемах же с низкой численностью - на 20-й день.

Длительность вылета из куколок определяется не только сроками вылупления из яиц, но и условиями, в которых протекало личиночное развитие (температура, плотность). Различия в темпах вылета иногда связывают исключительно с расположением водоемов: известно, например, что для северных популяций время от начала до конца вылета обоих полов составляет в открытых

водоемах 6-7 дней, а в затененных - 8-10 дней (Naufe, Burgess, 1956). В других же случаях вылет комаров группы "communis" из открытых и сильно затененных водоемов продолжается равное время, хотя в первых он начинается на 5-7 дней раньше (Шеремет, 1974).

Поскольку комары Aedes в условиях севера избегают при размножении сильно затененных мест, и температура населенных водоемов различается мало, вылет из водоемов с одинаковой плотностью происходит в сходные сроки.

Из водоемов с плотностью свыше 1000 экз./м² вылет обычно длится 8-9 дней, из водоемов с меньшей плотностью - 5-6 дней. В 1973 г. вылет комаров из водоема с плотностью 3328 экз./м² был растянут на 12 дней в соответствии со столь же растянутым выплодом личинок из яиц. Из тундрового водоема комары вылетают в течение 4-5 дней. Вылет полностью прекращался в дождливые дни, когда среднесуточная температура воздуха понижалась до 6,5-8,5° (28, 30 июня, 3, 8 июля 1973 г.; 11 июля 1974 г.).

Продолжительность вылета комаров из всех водоемов лесного участка довольно строго совпадала с длительностью отрождения личинок из яиц: в 1972 г. вылет происходил с 30 июня по 17 июля (18 дней), в 1973 г. - с 19 июня по 11 июля (23 дня), в 1974 г. - с 5 по 20 июля (16 дней). Эти данные показывают, что вылет, как и общие сроки личиночного развития, целиком определяется температурным режимом того или иного сезона; колебания же средней плотности в тех масштабах, как это отмечено для лесных водоемов Хадьты, не влияют на ход развития. Так, средняя плотность в 1974 г. была почти вдвое меньше, чем в 1972 г., однако температура воздуха в период вылета достигала сходных величин (соответственно 15,9° и 14,7°), а потом, и длительность вылета была одинаковой. В то же время плотность личиночного населения в 1973 г. достоверно не отличалась от уровня 1974 г., однако

вылет происходил (при температуре $8,9^{\circ}$) значительно раньше. Вылет комаров из гидровых водоемов имел примерно одинаковую длительность: в 1972 г. он происходил с 30 июня по 8 июля (9 дней), в 1973 г. - с 19 по 30 июня (11 дней), в 1974 г. - с 29 июня по 8 июля (10 дней).

Хотя яйца комаров довольно мелкие, уже при выдуплении происходит быстрое увеличение размеров и веса новорожденных личинок за счет поглощения большого количества воды. Как показали наблюдения за развитием личинок в 1973 г., изменения веса по стадиям (в лесных водоемах с плотностью 416, 2416 и 2760 экз./м²) происходило следующим образом. За время I стадии вес особей увеличился от 0,22 до 0,78 мг (в среднем составляя 0,46 мг); за II стадию - от 0,76 до 2,84 мг (в среднем - 1,82 мг), за III стадию - от 2,80 до 4,80 мг (в среднем - 3,60 мг), за IV стадию - от 4,82 до 7,80 мг (в среднем - 5,76 мг). В целом за период личиночного развития вес особи увеличивается в 35 раз.

В соответствии с различиями в плотности биомасса комаров в отдельных водоемах также была неодинаковой (табл.9). Биомасса в лесных водоемах с низким и высоким обилием личинок различалась в 1972 г. в 54 раза, в 1973 г. - в 34 раза, в 1974 г. - в 43 раза. При этом наблюдалась тенденция к снижению веса особей из водоемов с наиболее высокой плотностью (для каждого года различия в среднем весе личинок достоверны при $p < 0,01$). В табл.9 при вычислении среднего веса личинок IV стадии выборки особи из водоемов с высокой и умеренной плотностью были объединены в одну, т.к. специальные предварительные взвешивания показали отсутствие достоверных различий в среднем весе особей из водоемов с плотностью 158 и 2282 экз./м² (в 1972 г.), а также из водоемов с плотностью 68 и 416 экз./м² (в 1973 г.). Различия в весе были особенно выражены в 1973 и 1974 гг., когда

Таблица 9

Средний вес и биомасса личинок Аedes в лесных водоемах
с разной плотностью

Г о д	Средняя плотность, экз./м ²	Число взвешен- ных экз.	Средний вес сосуд, мг	CV, %	Биомасса, г/м ²
1972	158 ± 31	980			0,94 ± 0,18
	2282 ± 322		5,98 ± 0,10	16,5	13,65 ± 1,92
	9329 ± 275	320	5,48 ± 0,13	16,6	51,12 ± 1,51
1973	68 ± 13				0,54 ± 0,10
	416 ± 48	120	8,01 ± 0,57	24,6	3,33 ± 0,38
	2996 ± 416	520	6,11 ± 0,16	18,8	18,30 ± 2,54
1974	74 ± 15				0,59 ± 0,12
	1388 ± 228	270	6,03 ± 0,32	20,5	11,14 ± 1,83
	4375 ± 924	540	5,78 ± 0,13	16,7	25,29 ± 5,34

средний вес особей из водоемов с низкой и умеренной плотностью на 24 и 28% превышал вес особей из водоемов с высокой плотностью. Это согласуется с результатами, полученными при экспериментальном содержании личинок комаров в условиях низкой и высокой плотности, однако там различия в весе обычно достигают 2-2,7 раз (Некрасова, 1977; Reisen, 1975).

Неоднократно отмечалось, что действие повышенной плотности приводит к увеличению изменчивости веса и размеров тела водных животных, которое проявляется в увеличении коэффициента вариации (Шварц, Плстолова, 1970; Nayyar, 1968). Однако, это справедливо только для тех случаев, когда смертность особей невелика; в случаях же значительной гибели индивидуальная изменчивость оставшихся особей из загущенных культур резко снижается (Некрасова, 1977). При сравнении серий лесных водоемов с низкой и более высокой плотностью личинок существенных различий в величине коэффициента вариации ни в один из сезонов не наблюдалось (табл.9). В то же время в 1973 и 1977 гг. в некоторых водоемах с относительно высоким обилием происходила заметная дифференциация особей по весу (табл.10).

В водоемах с растянутым окукливанием вес особей, завершающих развитие в более ранние сроки, был выше, нежели у особей, окукливающихся позднее. Можно предполагать, что такие различия в весе куколок до некоторой степени являются следствием развития рано появившихся из яиц личинок при более низких температурах. Известно, например, что в опытах, где единственным меняющимся фактором была температура, куколки *Culex tarsalis* при 20° использовали большее количество пищи и весили на 18% больше, чем при 30° (Hagstrum, Workman, 1971). Другие авторы объясняют подобные различия в весе комаров из одной культуры исключительно

Таблица 10

Вес особей, окуклившихся в разные сроки,
в некоторых лесных водоемах

Год	№ водоемов	Плотность, экз./м ²	Сроки окукливания	Число взятых экз.	Вес I особи, мг (lim)
1973	1	416	22-24 июня	50	8,71(8,62-9,40)
	2	2416	19-24 июня	50	8,86(7,56-9,64)
	3	2760	22-24 июня	90	7,64(6,60-8,56)
			27-30 июня	70	6,01(5,26-6,68)
	4	3328	23-25 июня	120	6,35(5,22-7,02)
1974	5	616	7-10 июля	100	6,87(6,50-7,54)
	6	1600	4-8 июля	60	8,04(7,82-8,28)
	7	2176	7-9 июля	150	7,03(6,50-7,80)
			10-14 июля	90	5,02(4,64-6,20)
	8	3045	4-6 июля	50	5,62(5,20-6,12)
			7-9 июля	50	5,39(5,24-5,52)
	9	6300	1-3 июля	80	5,25(4,90-5,80)
			4-8 июля	60	4,60(4,50-4,74)
	10	7504	14-17 июля	80	6,22(5,90-6,70)

их генетической гетерогенностью (Varbova, Peters, Greenough, 1972). Генетически обусловленные различия в скорости роста личинок из отдельных водоемов проявляются в том, что вес куколок иногда достигает абсолютно сходных значений при развитии личинок в условиях плотностей, различающихся в 6-12 раз (водоемы № 1 и 2, 5 и 10 в табл.10).

Наиболее низкий вес личинок в лесных водоемах Хадты отмечался в 1972 г., в последующие два сезона, в связи с изменением условий развития (температурного режима, плотности), произошло увеличение их среднего веса (табл.11). Можно предположить, что

Таблица II

Средний вес и биомасса личинок Асеев в лесных и тундровых водоемах

Год	Средняя плотность, экз./м ²	Средний вес особи, мг	св, %	Биомасса, г/м ²
1972	677 ± 76	Лесные водоемы 5,85 ± 0,10 t 2-3 = 2,4	19,4	3,96 ± 0,44
1973	248 ± 23	6,32 ± 0,17 t 3-4 = 0,5	21,4	1,57 ± 0,15
1974	348 ± 52	6,53 ± 0,18 t 4-2 = 3,3	25,0	2,27 ± 0,34
1972	129 ± 12	Тундровые водоемы 5,90 ± 0,20 t 2-3 = 1,2	24,3	0,76 ± 0,07
1973	112 ± 4	6,28 ± 0,24 t 3-4 = 1,1	18,6	0,70 ± 0,02
1974	92 ± 4	5,89 ± 0,26 t 4-2 = 0,03	20,5	0,54 ± 0,02

снижение плотности населения сыграло ведущую роль в изменениях сломассы: в сезоны с низким значением плотности биомасса личинок в лесных водоемах была в 1,7--1,5 раз меньше максимального ее значения (3,96 г/м²). В тундровых водоемах, где плотность личинок более постоянна, их биомасса по годам различалась не более, чем на 23% (табл. IД). Не наблюдалось в тундровых водоемах и достоверных различий в весе личинок в разные годы.

СОТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПЕРИОД ЛИЧИНЧНОГО РАЗВИТИЯ

Соотношение полов - один из факторов, характеризующих популяционную плодовитость. У большинства изученных видов комаров при вылете имаго наблюдается равное соотношение полов, либо самцы в разной степени преобладают (Masters, 1949; Wood, 1962; Istock et al., 1975). У *A. aegypti* "избыток" самцов сохраняется в продолжении всего личиночного развития, при этом соотношение полов в вариантах культуры с повышенной смертностью не изменяется (Wood, 1962). Специальные исследования показали, что встречающиеся в некоторых популяциях отклонения в соотношении полов у комаров этого вида не связаны с плотностью (Hickey, 1970). В других случаях, например, у *Anopheles stephensi* List, намечается тенденция к изменению в соотношении полов по мере роста плотности личинок: при шестикратном ее увеличении доля самцов снижалась от 57,1 до 46,2% (Reisen, 1975).

Причиной дифференцированной смертности личинок разного пола может выступать температура, а также изменения режима питания. Экспериментально установлено, что при более низких температурах развития среди вылетающих имаго *Culiseta bergrothi* Edw. повышается доля самок, тогда как голодание приводит к заметному увеличению относительной численности самцов (Маслов, 1961). Преобладание самок при более благоприятных условиях развития характерно и для *A. maculipennis* (Олифан, 1934; Беклемишва, 1944). С сезонными изменениями температуры связаны явления

соотношения полов в разных генерациях *Culex pipiens quinquefasciatus* Say. холодные месяцы года в популяции доминируют самки (80-75%), в теплые месяцы - самцы (Наyes, 1975). Личинки мужского пола проявляют также большую чувствительность к инвазии паразитических простейших; в результате число самок при вылете из зараженных водоемов в 2,5-8 раз превышает число самцов (Алиханов, 1973).

В табл.12 представлены данные о соотношении полов на личиночной фазе в популяциях разных видов *Aedes*. На протяжении всех сезонов сравнительно высокой была доля самцов у *A.communis* и *A.impiger*. Сравнение *A.communis* и *A.pullatus* показало, что соотношение полов может достоверно различаться даже у этих родственных видов, населяющих одни и те же лесные водоемы ($t = 3,8-10,0$). Аналогичная картина наблюдается при сравнении *A.hexodontus* и *A.nigripes* из тундровых водоемов; в 1972 и 1973 гг. для самцов у *A.nigripes* была заметно выше, чем у *A.hexodontus* ($t = 4,2-5,0$). У личинок *A.hexodontus* из лесных и тундровых водоемов соотношение полов было сходным, за исключением 1973 г., когда доля самцов в тундровых водоемах заметно понизилась. Колебания относительного числа самцов по годам были в большей степени выражены у *A.pullatus* и *A.nigripes*, нежели у остальных видов. Так, доля самцов *A.pullatus* варьировала по сезонам в пределах 16,0%, тогда как доля самцов *A.communis* - только в пределах 9,3%. Обилие самцов *A.nigripes* в тундре изменялось в пределах 15,4%, а обилие самцов обитающего совместно с ним *A.hexodontus* - в пределах 7,4%.

Изменения в соотношении самцов и самок у разных видов в одни и те же годы имели неодинаковую направленность. У *A.communis* и *A.pullatus* достоверное увеличение доли самцов отмечено в год с более теплым периодом личиночного развития и сравнительно невысокой численностью (1974).

Таблица 12

Соотношение личинок с признаками самца у разных видов

Аedes на Хадыте

Вид	Год	Лесные водоемы		Тундровые водоемы	
		(экз.)	Самцы (%)	(экз.)	Самцы (%)
I	2	3	4	5	6
<i>A. communis</i>	1972	11260	45,8 t 2-3=2,6		
	1973	5065	43,6 t 3-4=9,0		
	1974	5220	52,9 t 4-2=8,3		
<i>A. excrucians</i>	1972	259	32,1 t 2-3=0,9		
	1973	60	38,3 t 3-4=0,8		
	1974	24	29,2 t 4-2=0,3		
<i>A. hexodontus</i>	1972	324	32,8 t 2-3=1,7	415	34,6 t 2-3=2,0
	1973	92	43,4 t 3-4=1,4	308	28,2 t 3-4=2,0
	1974	90	33,3 t 4-2=0,1	230	30,6 t 4-2=0,3
<i>A. impiger</i>	1972	87	48,1 t 2-3=1,4		
	1973	52	59,6 t 3-4=0,4		
	1974	27	55,5 t 4-2=0,7		
<i>A. nigripes</i>	1972	10	33,3 t 2-3=0,1	145	55,3 t 2-3=1,1
	1973	12	30,0 t 3-4=0,9	216	49,5 t 3-4=1,7
	1974	18	46,4 t 4-2=0,7	168	39,9 t 4-2=2,7

I	2	3	4	5	6
A. pullatus	1972	398	26,8 t = 2-3=2,3		
	1973	547	33,8 t = 3-4=2,4		
	1974	224	42,8 t = 4-2=4,1	.	

Полученные нами данные о соотношении полов у комаров рода *Aedes* с Хадты вполне согласуются с результатами других исследований. Так, в популяции *A. communis* из Чёрчиля доля самцов при вылете из куколок составляла 53,0% (Beckel, 1958); в таежных районах Финляндии самцы составляли 43,0-44,2% всех особей этого вида (Brummer - Korvenkontio et al., 1971). Те же авторы обнаружили в составе *A. excrucians* 31,8% самцов, а у *A. pullatus* - 40,9% самцов. В популяциях *A. impiger* и *A. nigripes* из канадской тундры самцы составляли соответственно 50,0 и 39,6% (Corbet, 1966).

Значительно сильнее варьирует соотношение полов у личинок *A. communis* из разных водоемов в пределах каждого сезона. В 1972 г. доля самцов среди зрелых личинок варьировала от 30,9 до 56,0%, в 1973 г. - от 33,9 до 57,8%, в 1974 г. - от 31,6 до 64,3%. Как показал анализ данных за 1972 и 1973 гг., отмеченные различия в соотношении полов не связаны с плотностью (рис. 2а,б). Всего в 1972 г. было исследовано 4353 личинки из водоемов с плотностью 1712-3568 экз./м² и 6957 личинок из водоемов с плотностью 7408-11470 экз./м²: в первом случае самцы составили 42,5%, во втором 47,2%. В 1974 г. наблюдалось достоверное увеличение доли самцов среди личинок, развивавшихся при более высокой плотности (рис. 2в): среди 1232 личинок из водоемов с

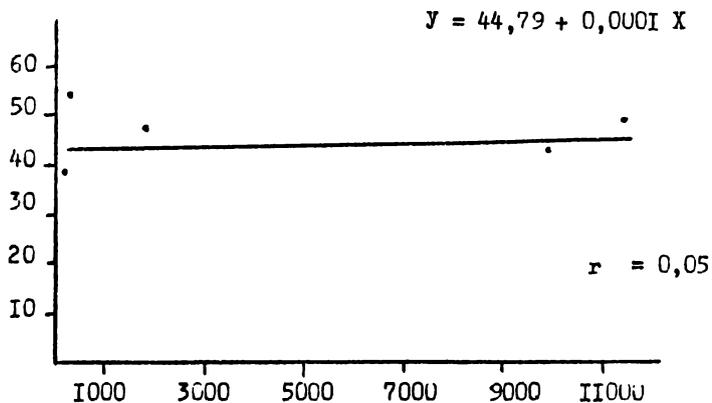


Рис. 2а Доля самцов у *A. somniferus* из водоемов с разной плотностью личинок в 1972 г.
 (по оси абсцисс - плотность, экз/м²,
 по оси ординат - доля самцов, %)

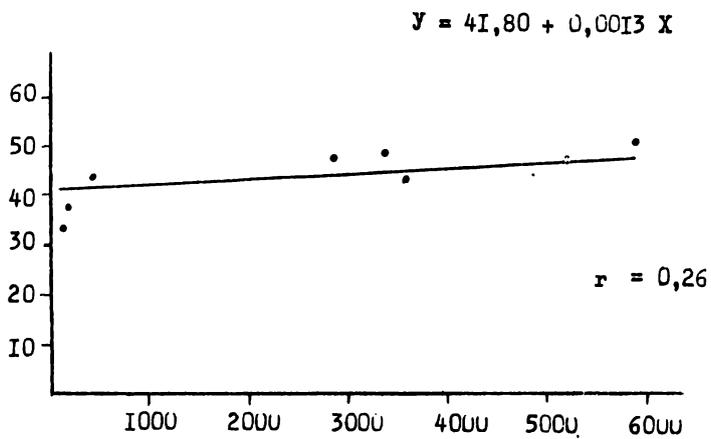


Рис. 26 Доля самцов у *A.complanatus* из водоемов с различной плотностью личинок в 1973 г.
(обозначения те же, что на рис. 2а)

$$Y = 44,38 + 0,0022 X$$

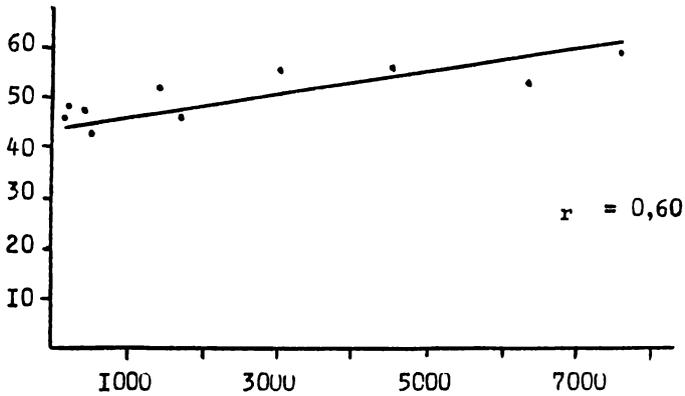


Рис. 2в Доля чампов у *A.communis* из водоемов с разной плотностью личинок в 1974 г.

(обозначения те же, что на рис. 2а)

плотностью 112-616 экз./м² самцы составляли 46,7%, тогда как среди 3988 личинок из водоемов с плотностью 1440-7504 экз./м² - 59,1% (t = 22,6).

Неоднозначность полученных результатов позволяет сделать вывод об отсутствии определенной зависимости между плотностью, при которой развиваются личинки, и соотношением полов. Этот вывод, однако, не исключает возможности дифференцированной смертности самцов и самок в условиях разных водоемов и в разные сезоны (Oliver, Danks, 1972; Науев, 1975). Как уже отмечалось, размах колебаний в процентном соотношении самцов у *A. communis* из отдельных водоемов составлял в разные годы 23-33%. Какой-либо определенной связи между относительной численностью самцов этого вида и смертностью личинок в том или ином водоеме обнаружить нельзя (табл.13). При близких значениях смертности могут наблюдаться большие различия в соотношении полов и, наоборот, сходный процент самцов часто соответствует разному значению смертности.

Для выяснения вероятности дифференцированной смертности личинок разного пола в процессе их развития ежегодно определяли соотношение полов у личинок *A. communis* I-II стадий. В связи с одновременным образованием водоемов сборы личинок производили в разные сроки, но всегда на 4-5й дни после появления из яиц первых личинок. Анализ данных за 1973 г. (табл.14) показал, что в большинстве водоемов существенных изменений в соотношении полов за время личиночного развития не происходит и только в водоеме с плотностью 2416 экз./м², где различия в процентном соотношении самцов в начале и конце личиночного развития составляли 13%, можно предполагать достоверные различия в смертности особей разного пола.

Кроме того, из табл. 14 следует, что уже у личинок *A. communis* I стадии из разных водоемов соотношение полов ~~о~~вает нё-

Таблица 13

Смертность и соотношение полов у личинок *A. communis*
в некоторых лесных водоемах

Год	Плотность (экз./м ²)	Смертность, (%)	Самцы (%)
1972	3216	73,0	54,5
	3232	72,2	30,9
	11470	67,6	51,2
1973	112	57,7	39,3
	416	52,2	44,3
	2760	60,8	48,6
	3328	66,7	49,4
1974	144	60,5	46,5
	166	50,3	47,4
	2176	55,8	64,3
	3045	67,1	55,8
	4480	71,6	56,2

одинаковым. Так, достоверные различия в исходном соотношении самцов (порядка 9-11%) наблюдались между водоемами с плотностью 320 и 416 экз./м², с одной стороны, и водоемом с плотностью 3526 экз./м² - с другой. Таким образом, при оценке различий в соотношении полов у личинок IV стадии из разных водоемов необходимо учитывать возможность исходных различий, возникающих при вылуплении личинок.

Всего в 1972 г. было исследовано 1400 личинок *A. communis* младших стадий, в 1973 г. - 1730 и в 1974 г. - 820. Доля самцов в этот ранний период личиночного развития была во все годы сходной и составляла соответственно 46,7%, 44,2% и 47,5%

Таблица 14

Доля самцов среди личинок *A. communis* разного возраста в некоторых водоемах в 1973 г. (вверху - данные для личинок I стадии внизу - для личинок IV стадии)

Плотность, (экз./м ²)	Даты сборов	Число личинок	Самцы (%)
320	$\frac{5.VI}{22.VI}$	$\frac{203}{312}$	$\frac{54,4}{57,8} = t = 0,9$
416	$\frac{5.VI}{22.VI}$	$\frac{208}{271}$	$\frac{51,8}{44,3} t = 1,7$
2416	$\frac{8.VI}{24.VI}$	$\frac{239}{822}$	$\frac{46,8}{33,9} t = 3,6$
3328	$\frac{11.VI}{26.VI}$	$\frac{430}{894}$	$\frac{46,6}{49,4} t = 0,7$
3526	$\frac{10.VI}{26.VI}$	$\frac{650}{782}$	$\frac{42,8}{45,5} t = 0,7$

Несмотря на то, что соотношение полов в отдельных водоемах может в процессе развития личинок меняться, в 1972 и 1973 гг. во всех изученных водоемах в целом доля самцов при окукливании личинок достоверно не отличалась от начального их соотношения (табл. 12). В 1974 г. относительное число самцов к концу личиночного развития несколько возросло ($t = 3,1$).

Тождество результатов, полученных в 1972 и 1973 гг., на наш взгляд, очень существенно: хотя средняя плотность личинок в лесах и водоемах различалась в эти годы более, чем в 2,5 раза, заметного сдвига в соотношении полов за время личиночного развития ни в том, ни в другом случае не произошло. На основании всех приведенных данных можно сделать вывод о том, что дифференцированная смертность особей разного пола, которая имеет место в некоторых водоемах - результат совместного действия цело-

го ряда факторов.

Плотность населения сама по себе не может быть причиной изменения соотношения самцов и самок в процессе развития, по крайней мере это справедливо для естественных значений плотности. Трудно поэтому согласиться с теми авторами, которые объясняют сдвиг в пользу самок (1,7:1; 2,3:1), отмеченный в некоторых вариантах опыта, исключительно влиянием повышенной плотности личинок (Reisen, 1975; Некрасова, 1977). В природе водоемы с выраженным преобладанием самок (2,0:1; 2,2:1) также не редкость, тем не менее определенной связи с плотностью у этого явления нет (рис. 2а, б). Более того, в экспериментальных условиях, где строго соблюдались некоторая постоянная плотность личинок и пищевой режим, доля самцов *A. communis* все-таки варьировала от 40,3 до 70,6%; таким образом, в некоторых случаях самки также в 1,5 раза преобладали (Beskel, 1958).

В результате исследования большого числа личинок *A. communis* различия в соотношении полов во все сравниваемые сезоны оказались статистически достоверными. Однако, биологическая значимость подобных годовых различий в доле самцов (на 2,2-9,3%) для популяции комаров, видимо, невелика.

Литература

- Алиханов Ш.Г. Изменения в соотношении полов у комаров *Aedes caerius caerius* (Fall.) при заражении естественных популяций микроспоридиями *Thelohanla oracita* Kudo 1922. Паразитология, 1973, т.7, вып.2, 96-100.
- Беклемышев В.Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis*). М., Медгиз, 1944, I-299.
- Белан А.А. Организация и методы борьбы с гнусом в нефтедобывающих районах Западной Сибири. Сб. "Проблемы борьбы с гнусом", М., 1970, 21-25.
- Валентук Е.И. К изучению естественных факторов, ограничивающих численность личинок кровососущих комаров в Киевском Полесье. Сб. "Некоторые вопросы экологии и морфологии животных", Киев, Наукова думка, 1973, 10-12.
- Вашков В.И., Кербасаев Э.Ю., Дремова В.П. Гнус в нефтегазоносных районах Западной Сибири и опыт организации борьбы с ним. Сб. "Проблемы Севера", М., Наука, 1970, вып.14, 172-185.
- Габова Е.Н., Остроушко Т.С. Кровососущие двукрылые лесотундры бассейна р.Усы. Сб. "Биол. основы использования природы Севера", Сыктывкар, 1970, 237-243.
- Гуцевич А.В., Мончадский А.С., Штакельберг А.А. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. т.3, вып.4, сем. Culicidae. Л., Наука, 1970, I-384.
- Максимов А.А., Мерзлякова Е.П. Характеристика половодий в пойме Оби. Труды Биол. ин-та, вып.19, Новосибирск, Наука, 1972, I-238.
- Малафеев Ю.М. Наблюдения за спадом воды и гнездованием птиц на Южном Ямале. Сб. "Природа и природные ресурсы Тюменской области". Тюмень, 1973, 199-200.
- Маслов А.В. Экология развития кровососущих комаров. Соотношение полов при окрылении комаров группы *Culiseta*. Доклады АН СССР, 1961, т.136, № 6, 1465-1467.
- Мезенев Н.П. Кровососущие комары (Culicinae) юго-западной части Таймыра. Паразитология, 1967, т.1, вып.5, 422-430.
- Мезенев Н.П. Кровососущие двукрылые (преимущественно комары) Таймыра и защита от них северных оленей репеллентами. Автореферат канд.дисс., Ленинград, 1970, I-21.

- Мезенев Н.П. Комплекс гнуса в северных районах Таймыра. Сб. "Зоологические проблемы Сибири", Новосибирск, Наука, 1972, 140-142.
- Некрасова Л.С. Рост и развитие личинок комаров *Aedes caspius dorsalis* Mg. в условиях разной плотности. Экология, 1976, № 2, 89-91.
- Некрасова Л.С. Экспериментальное изучение влияния плотности поселений личинок кровососущих комаров на их рост, развитие и выживаемость. Автореферат канд.дисс., Свердловск, 1977, 1-22.
- Нефедов Л.Д. Типы водоемов, продуцирующих гнус в Горьковской области. Зоол.ж., 1962, т.41, вып.11, 1659-1669.
- Николаева Н.В. Численность и биомасса комаров на стационаре "Хадгит". Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1974, 9-11.
- Николаева Н.В., Алексеева Н.С. Численность кровососущих комаров в среднем течении реки Пур. Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1976, 6-7.
- Николаева Н.В. Численность кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала. Зоол. ж., 1978, т.57, вып.7, 1017-1023.
- Николаева Н.В., Ольшванг В.Н. Простейший биоцеометр для учета водяных насекомых в мелких водоемах. Экология, 1978, № 5, 93-95.
- Николаева Н.В. О хищных насекомых, истребляющих личинок кровососущих комаров на Южном Ямале. Зоол.ж., 1979а, т.58, вып.4, 505-508.
- Николаева Н.В. Преимагинальная смертность в северных популяциях комаров рода *Aedes*. Экология, 1979б, № 3, 55-60.
- Октябрьская Т.А. Методы борьбы с кровососущими комарами в г.Москве. Сб. "Проблемы борьбы с гнусом", М., 1970, 13-20.
- Олифан В.И. Экспериментальные исследования влияния плотности популяций *Anopheles maculipennis* на численность их потомства. Сб. "Экология личинки малярийного комара", М.-Л., Медгиз, 1934, 109-121.
- Олифан В., Успенская В., Рахманова П., Марковит Н. Экология личинки *Anopheles maculipennis* в водоемах торфоразработок. Сб. "Экология личинки малярийного комара", М.-Л., Медгиз, 1934, 19-24.

- Петручук О.Е., Митрофанов П.И., Тимофеева Л.В. Места выплода кровососущих комаров и сроки проведения декарбационных обработок в окрестностях г. Мирного Якутской АССР. Мед. паразитология и паразитары, болезни, 1972, т. 41, № 4, 451-458.
- Пешкова Н.В. Пространственная и разногодичная изменчивость среднего запаса надземной биомассы травянистых сообществ Хандыгинского стационара. Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1976, 5.
- Пителина Л.А. О фауне и экологии комаров (Diptera, Culicidae) верхнего течения реки Яны. Паразитология, 1972, т. 6, вып. 2, 118-122.
- Пителина Л.А. Фауна и биология комаров бассейна нижнего течения Вилюя. Паразитология, 1973, т. 7, вып. 5, 450-456.
- Полякова П.Е. К познанию фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicinae) в низовьях р. Оби. Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск, 1963, вып. 10, 97-101.
- Полякова П.Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) окрестностей Норильска. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1966, № 4, вып. 1, 151-153.
- Полякова П.Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) северотаежной подзоны Оби и Енисея. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1968, № 10, вып. 2.
- Полякова П.Е. Кровососущие комары севера Сибири. Автореферат канд. дисс., Пермь, 1970, 1-22.
- Полякова П.Е. Кровососущие комары окрестностей Усть-Хантайской ГЭС. Труды Биол. ин-та СО АН СССР, Новосибирск, Наука, 1972, вып. 11, 112-120.
- Полякова П.Е., Гомолюнова Н.П., Кирьяшкина Л.А., Левина Л.Ф. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) бассейна реки Омолон. Изв. Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск, 1970, вып. 1, 83-98.
- Полякова П.Е., Патрушева В.Д. Фауна и экология комаров (Diptera, Culicidae) Южного Ямала. Сб. "Фауна и экология насекомых Сибири", Новосибирск, Наука, 1974, 90-100.
- Сазонова О.Н. Комары пойм рек Европейской части СССР. Ученые записки Моск. обл. пед. ин-та, 1963, т. 126, вып. 6, 109-133.

- Семушкина Т.В., Ежова В.Д. О колебаниях численности *Anopheles maculipennis messeae* Fall. в зоне выклинивания подпора Куйбышевского водохранилища на Волге за 15 лет его существования (1957-1972 гг.). Мед.паразитология и паразитарн.болезни, 1973, т.42, вып.5, 592-597.
- Соколова Э.И. Основные места выплода личинок кровососущих комаров в условиях северной тайги (Печоро-Ильчский заповедник). Зоол.ж., 1968, т.47, вып.4, 640-643.
- Тоня Р., Макдональд У., Шепард П., Джатанасен С. Масштабы сезонных изменений численности популяций личинок *Aedes aegypti* в Бангкоке, Таиланд. Булл.Всемирн.организ. здравоохран., 1971, т.42, № 6, 975-981.
- Трикс М. Сезонные изменения в численности популяций личинок *Aedes aegypti* в двух биотопах в Дар-Эс-Саламе, Танзания. Булл.Всемирн.организ.здравоохран. 1973, т.47, № 2, 240-249.
- Шверц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. II.Разнообразие действия. Экология, 1970, № 2, 38-54.
- Шевченко А.К., Стеблик М.В. Проблемы гнуса в зонах влияния крупных водохранилищ Украины. Вестник зоологии, 1974, № 5, 3-7.
- Шеремет В.П. Особенности фенологии кровососущих комаров в связи с погодными условиями 1971-1972 гг. Вестник зоологии, 1974, № 5, 8-13.
- Щенцова М.Ф. Температурные условия вылупления личинок из покоящихся яиц. Мед.паразитология и паразитарные болезни, 1950, т.19, вып.6, 541-544.
- Щенцова М.Ф. Скорость развития личинок *Aedes* при разных температурах и сроки их появления в природе. Мед.паразитология и паразитарные болезни, 1952, т.24, № 1, 40-59.
- Щенцова М.Ф. Биология важнейших видов *Aedes* в средней полосе Европейской части СССР. Мед.паразитология и паразитарные болезни, 1959, т.28, вып.2, 193-198.
- Шумков М.А. Опыт борьбы с комарами рода *Aedes* методом выборочной осенней обработки мест концентрации яиц. Сб. "Проблемы борьбы с гнусом". М., 1970, 26-30.

- Barbosa P., Peters T.M., Greenough N.C. Overcrowding of mosquito populations: Responses of larvae *Aedes aegypti* to stress. *Env. Entomol.*, 1972, v.1, 89-93.
- Barlow C.A. The fecundity of *Aedes hexodontus* Dyar (Culicidae) in the laboratory. *Can.J.Zool.*, 1955, v.33, 6, 420-427.
- Beckel W.E. Observations on the rearing of larvae, pupae and adults of some *Aedes* mosquitoes of Northern Canada. *Canad. J.Zool.*, 1958, v.36, 5, 797-808.
- Brummer-Korvenkontio M., Korhonen P., Hämeen-Anttila R. Ecology and phenology of mosquitoes (Diptera, Culicidae) inhabiting small pools in Finland. *Acta Entomol. Fennica*, 1971, v.28, 51-73.
- Chodorowski A. Wplyw wysychania zbernikow okresowych na tempo rozwoju larw komarow z rodzaju *Aedes*. *Ecol. Polska, seria B*, 1958, v.4, 1, 35-39.
- Corbet P.S. Diel pattern of mosquito activity in a high arctic locality: Hazen Camp, Ellesmere Island, N.W.T. *Canad. Entomol.*, 1966, v.98, 12, 1238-1252.
- Ellis R.A., Brust R.A. Sibling species delimitation in the *Aedes communis* (De Geer) aggregate (Diptera: Culicidae). *Canad.J. Zool.*, 1973, v.51, 9, 915-959.
- Fanara D., Mulla M.S. Population dynamics of larvae of *Culex tarsalis* (Coquillett) and *Culiseta inornata* (Williston) as related to flooding and temperature of ponds. *Mosquito News*, 1974, v.34, 1, 98-104.
- Games H.G. Predators of *Aedes atropalpus* Coq. (Diptera: Culicidae) and other mosquitoes breeding on rock pools in Ontario. *Canad.J.Zool.*, 1965, v.43, 1, 155-159.
- Games H.G. Insect predators of univoltine mosquitoes in woodland pools of the pre-Cambrian shields in Ontario. *Canad. J. Entomol.*

- 1966, v.98, 5, 550-555.
- Gillett J.D. The inherited basis of variation in the hatching response of *Aedes* eggs (Diptera:Culicidae). *Bull. Entomol. Res.*, 1955, v.46, 2, 255-265.
- Graham J.E., Bradley I.E. The effects of species on density of mosquito larvae populations in Salt Lake County, Utah. *Mosquito News*, 1962, v.22, 3, 239-247.
- Graham J.E., Bradley I.E. Mode of action of factors responsible for increase in *Culex tarsalis* Coq. populations in Utah. *Mosquito News*, 1969, v.29, 4, 678-687.
- Hagstrum D.W. A model of the relationship between densities of larvae and adults in an isolated population of *Culex tarsalis* (Diptera:Culicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1971, v.64, 5, 1074-1077.
- Hagstrum D.W., Workman E.B. Interaction of temperature and feeding rate in determination the rate of development of larvae *Culex tarsalis* (Diptera:Culicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1971, v.64, 3, 668-671.
- Happold D.C.D. Mosquito ecology in Central Alberta. 1. The environment, the species, and studies of the larvae. *Canad. J. Zool.*, 1965, v.43, 5, 795-819.
- Haufe W.O. Physical environment and behaviour of *Aedes communis* Deg. (Diptera:Culicidae) in Subarctic Canada. *Canad. J. Entomol.*, 1957, v.89, 2, 120-139.
- Haufe W.O., Burgess L. Development of *Aedes* (Diptera:Culicidae) at Fort Churchill, Manitoba, and prediction of dates of emergence. *Ecology*, 1956, v.37, 3, 500-519.
- Hayes J. Seasonal changes in population structure of *Culex pipiens quinquefasciatus* Say. (Diptera:Culicidae): study of an isolated population. *J. Med. Entomol.*, 1975, v.12, 2, 167-178.

- Hocking B. Notes on the activities of *Aedes* larvae. Mosquito news, 1953, v.13, 2, 77-81.
- Ikesheji T., Mulla M.S. Overcrowding factors of mosquito larvae. J. Econ. Entomol., 1970, v. 63, 1, 90-96.
- Istock C.A., Wasserman S.S., Zimmer H. Ecology, and evolution of the pitcher-plant mosquito. 1. Population dynamics and laboratory responses to food and population density. Evolution, 1975, v.29, 2, 296-312.
- Iversen T.M. The ecology of a mosquito population (*Aedes communis*) in a temporary pool in a Danish beech wood. Arch. Hydrobiol., 1971, v.69, 3, 309-332.
- Laven H. Eradication of *Culex pipiens fatigans* through cytoplasmic incompatibility. Nature (Lond.), 1967, v.216, 383-384.
- Masters C.O. A study of the proportions of male and female mosquitoes immediately after emergence. The Ohio Journ. et Science, 1949, v. 49, 5, 188-190.
- Moore C.G., Fisher B.R. Competition in mosquitoes. Density and species ratio effects on growth, mortality, fecundity and production of growth retardant. Ann. Entomol. Soc. Amer., 1969, v.62, 1325-1331.
- Nayar J.K. Biology of *Culex nigripalpus* Theobald (Diptera:Culicidae). 1. Effect of rearing conditions on growth and the diurnal rhythm of pupation and emergence. J. Med. Entomol., 1968, v.5, 1, 39-46.
- Nayar J.K., Sauerman D.M. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. 1. Effect of environmental factors on ontogenic timings, endogenous diurnal rhythm and synchrony of pupation and emergence. J. Med. Entomol., 1970, v.7, 2, 163-174.

- Oliver D.P., Danks H.V. Sex ratios of some high arctic Chironomidae (Diptera). *Canad. Entomol.*, 1972, v.104, 9, 1413-1417.
- Reisen W.K. Intraspecific competition in *Anopheles stephensi* Liston. *Mosquito News*, 1975, v.35, 4, 473-482.
- Sokal R.R., Taylor C.E. Selection at two levels in hybrid populations of *Musca domestica*. *Evolution*, 1976, v.30, 3, 509-522.
- Southwood T.R.E., Murdie G., Yasuno M., Tonn R.J., Reader P.M. Studies on the life budget of *Aedes aegypti* in Wat Samphaya Bangkok, Thailand. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 1972, v.46, 211-226.
- Sullivan R.L., Sokal R.R. The effects of larval density on several strains of the house fly. *Ecology*, 1963, v.44, 1, 120-130.
- Surtees G. Influence of larval population density on fluctuations in mosquito numbers. *Nature*, 1959, v.183, 269-270.
- Terzian L.A., Stahler N. The effects of larval population density on some laboratory characteristics of *Anopheles quadrimaculatus* Say. *J. Parasitol.*, 1949, v.35, 5, 487-498.
- Wada Yoshito. Population studies of Edmonton mosquitoes. *Quaest. Entomol.*, 1965, v.1, 4, 187-222.
- Wagner V.E., Newson H.D. Field investigations on *Aedes fitchii* mosquito populations in a woodland pool ecosystem. *Mosquito News*, 1975, v.35, 4, 518-522.
- Wijeyaratne P.M., Seawright J.A., Weidhaas D.E. Development and survival of a natural population of *Aedes aegypti*. *Mosquito News*, 1974, v.34, 1, 36-42.
- Wood R.J. A preliminary note on sex ratio and hatching-response in eggs of *Aedes aegypti* (Lin.). *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 1962, v.56, 3, 356-359.

Н.В.Николаева. Экология личинок кровососущих комаров
Южного Ямала

Рекомендовано к изданию Ученым советом
Института экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Ответственный за выпуск В.Н.Ольшанг

РИСО УНЦ № 10 (80) РС 12436 Подписано к печати 16/1У-80г.
Формат 60 x 86 1/16. Усл.-печ. л. 3,5
Уч.-изд. л.3,0 Тираж 400. Цена 30 коп.
Заказ.1020

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР
Свердловск, 8 Марта, 202.