

И. С. Амосова

**О ГОНОТРОФИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ МОКРЕЦОВ РОДА  
CULICOIDES (DIPTERA, HELEIDAE)<sup>1</sup>**[I. S. AMOSOVA. ON THE GONOTROPHIC RELATIONS WITHIN THE GENUS  
CULICOIDES (DIPTERA, HELEIDAE)]

Низшим кровососущим двукрылым свойственна такая адаптация к периодическому нападению на добычу, при которой однократного приема и переваривания крови бывает достаточно для полного развития и созревания яиц из первых фолликулов во всех яйцевых трубочках. Вторые (и третьи) фолликулы в это время почти не развиваются. Развитие вторых фолликулов может наступить после откладки первой порции яиц только в случае повторного приема крови. Помимо процессов развития яичников, ритмичная деятельность, связанная с принятием и перевариванием крови, характерна и для других физиологических процессов: выделения перитрофической оболочки, деятельности мальпигиевых сосудов, деятельности смазочных желез (Беклемишев, 1940, 1942; Алмазова, 1940; Беклемишев и Детинова, 1940; Денисова, 1940; Долматова, 1942). Этот параллелизм в фазах пищеварения и в развитии фолликулов был назван гонотрофической гармонией (Swellengrebel, 1929). Эти особенности отличают низших кровососущих двукрылых (*Orthorrhapha*) от высших (*Cyclorrhapha*). Для созревания одной порции яиц у последних, ввиду одновременного развития нескольких фолликулов в каждой яйцевой трубочке, однократного приема крови недостаточно (Беклемишев и др., 1934; Кузина, 1942, 1950). У *Cyclorrhapha* нет строгой зависимости между перевариванием пищи и созреванием фолликулов; независимо от принятия крови выделяется перитрофическая мембрана и функционируют мальпигиевы сосуды. Таким образом, гонотрофическая гармония у *Cyclorrhapha* отсутствует.

Сведения по гонотрофическому циклу мокрецов немногочисленны (Молев, 1955; Амосова, 1956; Глухова, 1956, 1958), поэтому более подробное изложение имеющихся в моем распоряжении сведений может представлять интерес.

В литературе принято деление всего пути развития фолликула на V фаз по Кристоферсу—Меру (Christophers, 1911; Mer, 1936). Это деление основывается на нескольких признаках: 1) появление желточных зерен в яйцеклетке и ее заполнение желтком; 2) отношение размера яйцеклетки (в длину) ко всему фолликулу; 3) появление формы зрелого яйца и хориона. Фактически различают восемь фаз, так как в пределах I фазы Кристоферса выделяют (по Меру) еще три, а в пределах II фазы Кристоферса — две стадии (Mer, 1936; Дербенева-Ухова, 1952). Процесс пищеварения принято делить на 7 фаз по Селла (Sella, 1920), описанных для комаров, но примененных также и к москитам. Применение общепринятого деления

<sup>1</sup> Материал собран в Спутинском заповеднике Приморского края летом 1954 г.

процессов развития яиц и этапов пищеварения сказалось, с некоторыми видоизменениями, возможным и для мокрецов.

Ниже я привожу описание фаз развития фолликулов для *Culicoides obsoletiformis* Amosova.<sup>1</sup>

#### ФАЗЫ РАЗВИТИЯ ФОЛЛИКУЛОВ ГОНОТРОФИЧЕСКОГО ЦИКЛА *CULICOIDES OBSOLETIFORMIS* AMOSOVA

**Фаза I.** Фолликул состоит из группы недифференцированных клеток; фолликулярный эпителий еще не развит, — стадия  $N_0$ .

Развивается фолликулярный эпителий, но яйцеклетка еще не отличима от трофических клеток; диаметр фолликула равен 0.02 мм, — стадия N.

Фолликул становится несколько более овальным; яйцевая клетка отличима от трофических, — стадия I Мера.

**Фаза II.** В протоплазме появляются отдельные желточные зерна, размер фолликула от 0.035 до 0.045 мм при ширине 0.025 и 0.035 мм, — стадия IIА (рис. 1, 1Г).

В протоплазме появляются более крупные и многочисленные зерна; яйцо занимает до 0.5 размера фолликула; ядро яйцеклетки не видно; фолликул достигает 0.05—0.07 мм длины при ширине 0.035—0.04 мм, — стадия IIВ (рис. 1, 2Г и 2Г<sub>2</sub>).

**Фаза III.** Яйцо занимает от 0.5 до 0.75 длины фолликула, который имеет от 0.06 до 0.135 мм длины при 0.045—0.070 мм ширины (рис. 2, 1Г).

**Фаза IV.** Яйцеклетка достигает более чем 0.75 длины фолликула. Последний имеет длину от 0.110 до 0.175 мм при ширине 0.06—0.09 мм. В конце фазы IV происходит изменение формы фолликула: сужение его в поперечнике и вытягивание по продольной оси. Фолликул достигает 0.30—0.32 мм длины, ширина становится равной 0.05—0.055 мм. Отличием такого удлинённого фолликула фазы IV от зрелого яйца фазы V является отсутствие хориона и присутствие трофических клеток (рис. 2, 2Г<sub>1</sub> и 2Г<sub>2</sub>).

**Фаза V (зрелого яйца).** Яйцо сигаровидное, слегка изогнутое, имеет хорион и поэтому, в отличие от яиц конца фазы IV, имеет строго определенную, неизменяющуюся форму. Трофические клетки почти или совсем отсутствуют. Длина зрелого яйца 0.29—0.31 мм (среднее 0.30), ширина 0.050—0.055 мм (среднее 0.052 мм) (рис. 3, 1Г).

В изложенном здесь описании фаз и стадий имеются некоторые отличия от определений фаз развития фолликулов москитов (Долматова, 1942) и комаров (Шленова, 1933; Беклемишев, 1944). Беклемишев делит, согласно Меру (Mer, 1936), фазу II на две стадии: I—II и II. В стадии I—II вокруг ядра появляется венец желточных зерен. Мне не удалось наблюдать этого, поэтому я следую Кузиной, которая, не наблюдая такого венца желточных зерен у осенней и коровьей жигалок, описала вместо стадии I—II Мера, стадию IIА. Стадия IIА характеризуется появлением в яйцеклетке отдельных разбросанных зерен желтка.

Для москитов Долматова (1942) также не отмечает венца желточных зерен около ядра яйцеклетки. Однако она не подразделяет фазу II на две стадии.

Мне думается, что подразделение фазы II на две стадии является рациональным. Как будет описано ниже, фолликул достигает стадии IIА у самок обоих исследованных мною видов [*C. obsoletiformis* Amosova и *C. pulicaris* (L.)], а также у *C. obsoletus* (Meig.) и *C. griseus* Edw., по данным Глуховой (1956, 1958), без принятия крови, тогда как стадия IIВ достигается лишь после принятия крови.

<sup>1</sup> Этому виду близок, а может быть и идентичен с ним *C. sinanoensis* Tok. (Arnaud, 1956).

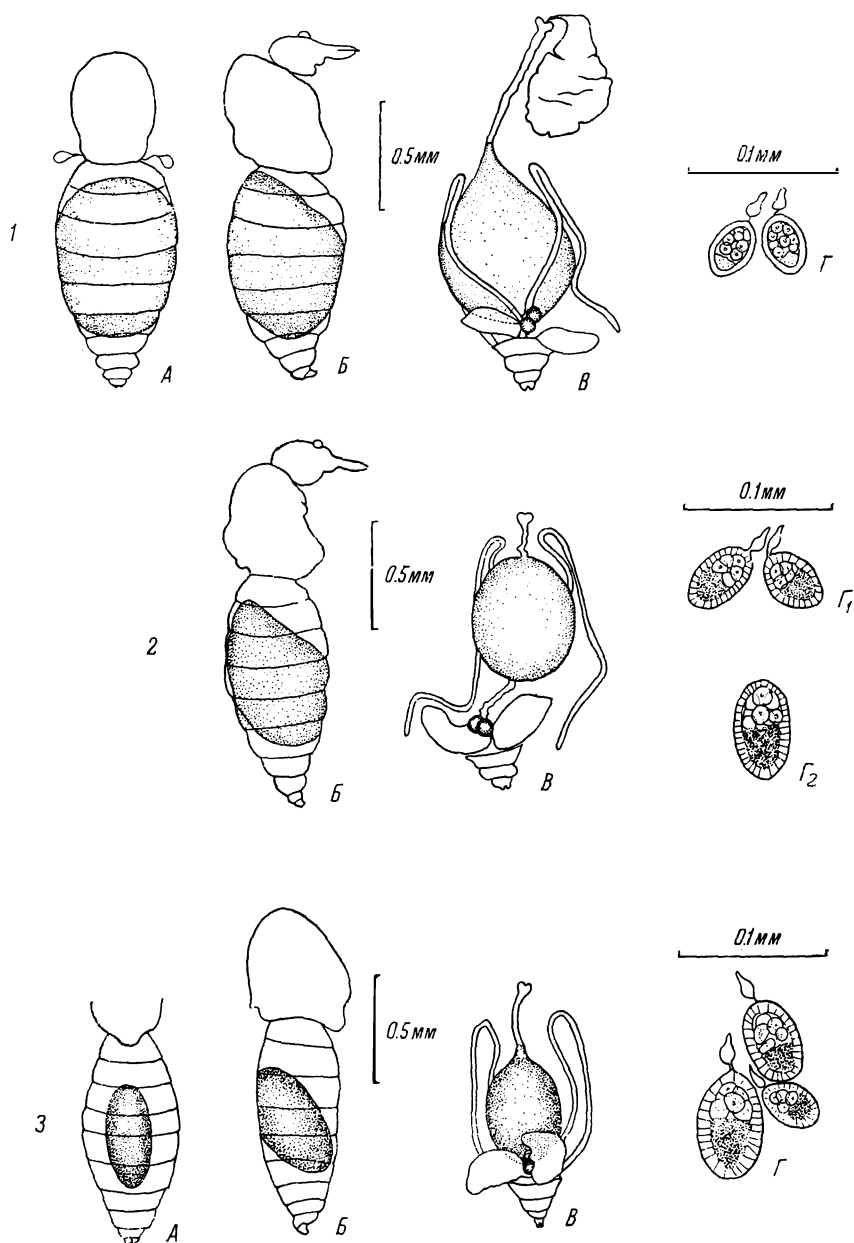


Рис. 1. Фазы гонотрофического цикла у *Culicoides obsoletiformis* Амосова по вскрытиям.

*A* — вид с брюшной стороны; *B* — вид сбоку; *В* — извлеченный кишечник и гонады; *Г* — строение фолликулов. 1 — фаза IIA фолликула при полном сосании (фаза 3 пищеварения по Селла); 2 — фаза IIB фолликула при полном сосании (фаза 3 по Селла;  $\Gamma_1$  и  $\Gamma_2$  у разных самок); 3 — то же при неполном сосании.

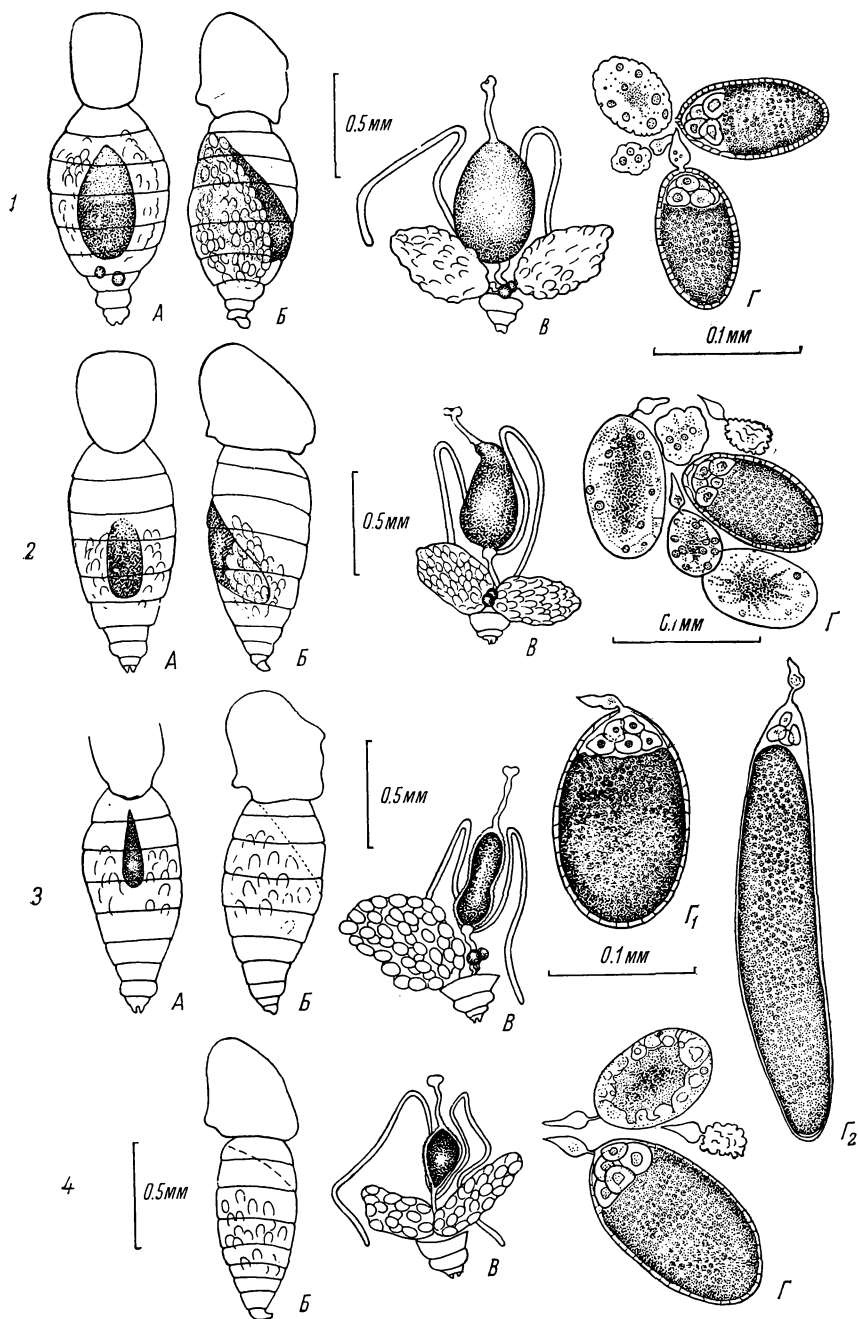


Рис. 2. Фазы гонотрофического цикла у *Culicoides obsoletiformis* Amosova по вскрытиям.

А — вид с брюшной стороны; В — вид сбоку; Г — извлеченный кишечник и гонады; Г<sub>1</sub> — строение фолликулов. 1 — фаза III фолликула при полном сосании (фаза 4 по Селла); 2 — то же при неполном сосании; 3 — фаза IV фолликула при полном сосании (фаза 5+6 по Селла; Г<sub>1</sub> и Г<sub>2</sub> у разных самок); 4 — то же при неполном сосании.

Глухова (1956, 1958) наблюдала венец желточных зерен вокруг ядра яйцеклетки у *C. obsoletus* и *C. griseus* и предлагает выделить в фазе II также и стадию I—II. Мне кажется, что слишком большое дробление про-

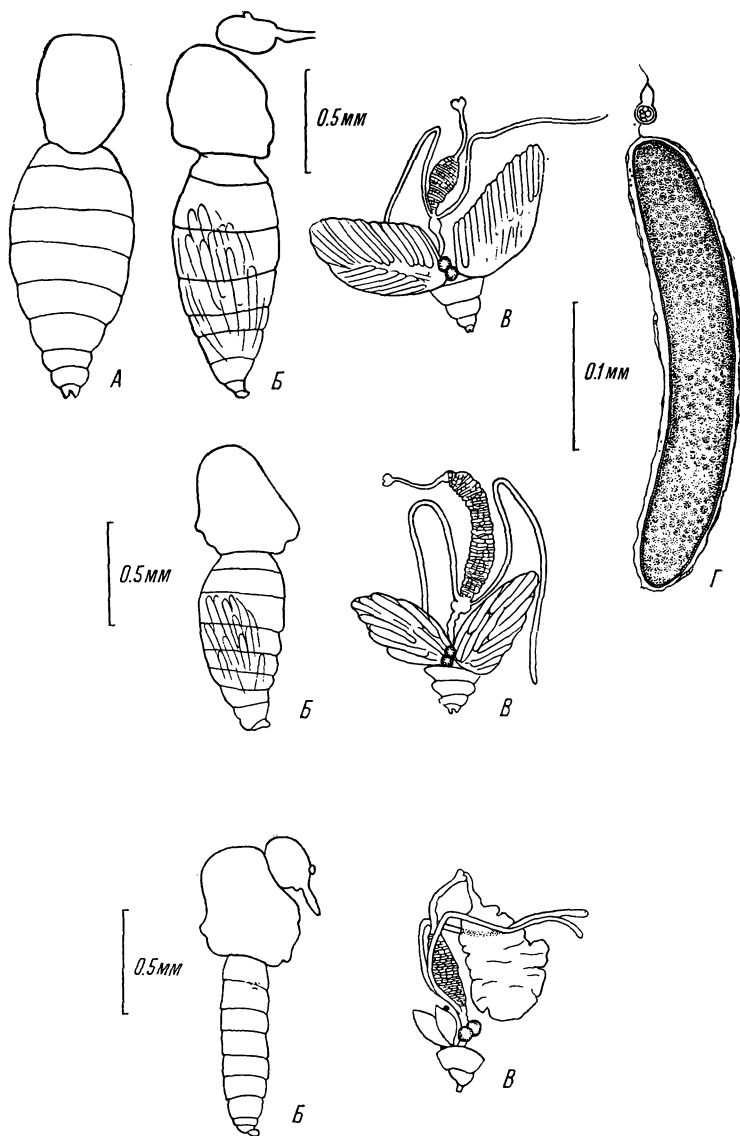


Рис. 3. Фазы гонотрофического цикла *Culicoides obsoletiformis* Амосова по вскрытиям.

А — вид с брюшной стороны; Б — вид сбоку; В — извлеченный кишечник и гонады; Г — строение фолликулов. 1 — фаза V фолликула при полном сосании (фаза 7 по Селла); 2 — то же при неполном сосании; 3 — самка, вскрытая после откладки яиц.

цесса развития не рационально, по крайней мере до тех пор, пока нам известны только те случаи, когда обе стадии (и I—II, и IIA) достигаются мокрецами без припятия крови.

При определении начала фазы IV все авторы (Шленова, 1933; Долматова, 1942; Кузина, 1942; Беклемишев, 1944) указывают два признака:

продолговатая форма фолликула и то, что яйцеклетка занимает более  $\frac{3}{4}$  (0.75) фолликула. Мне пришлось выбирать один из этих двух признаков, так как у мокрецов яйцеклетка уже занимает 0.75 длины фолликула тогда, когда форма ее еще не удлинена и неотличима от таковой на предыдущей фазе (на фазе III).

Деление процесса пищеварения на 7 фаз по Селла (примененное не только к комарам, но и к москитам) при разборе материала по мокрецам оказалось менее подходящим. В основу этого деления (Беклемишев, Виноградская и Митрофанова, 1934; Долматова, 1942) положено количество сегментов брюшка, занимаемых кровью (фазы 2—6) и цвет крови. На фазе 1 по Селла кишечник пуст, яичники не развиты. На фазе 2 кишечник полон красной крови, яичники не развиты. Свободны от крови 2 стернита и 3 тергита или 2 сегмента полностью, т. е. кровью заняты 6 сегментов брюшка. На фазах 3, 4, 5 и 6 средняя кишка уменьшается в объеме от фазы к фазе на 1—1½ сегмента, так что на фазе 6 она занимает не более двух сегментов или содержит следы крови (Долматова, 1942). При этом на фазе 3 средняя кишка содержит много еще красноватой крови, а на фазах 4, 5 и 6 кровь уже черная. На фазе 7 кишечник пуст, яичники зрелые.

Относительно применения к мокрецам фаз 1, 2 и 7 по Селла затруднений не встречается. Фазу 3 выделить уже труднее, на фазах 4, 5 и 6, когда кровь становится черной, средняя кишка располагается в брюшке мокреца наискось, в связи с чем трудно объективно решить, какое количество сегментов занято кровью. Количество тергитов или стернитов, к которым прикасается кишечник, тоже не может служить хорошим показателем, так как это зависит от степени растянутости брюшка.

Мне не кажется необходимым разбивка этого периода пищеварения на три фазы; я делю его на две фазы, определение которых приведены ниже. При этом, во избежание путаницы, я обозначаю их как фазы 4 и 5+6 по Селла. Кроме общепринятых характеристик, я привожу результаты промеров средней кишки. Измерение проводилось по рисунку брюшка в профиль по длинной оси средней кишки и в перпендикулярном направлении.

#### ФАЗЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ ПО СЕЛЛА ГОНОТРОФИЧЕСКОГО ЦИКЛА CULICOIDES OBSOLETIFORMIS AMOSOVA

На фазе 1 средняя кишка не содержит крови (яичники не превышают стадию IIА).

На фазе 2 средняя кишка полна ярко-красной, прозрачной крови, занимающей от 5 до 6 сегментов брюшка. Длина средней кишки 0.75—0.8 мм, ширина 0.45—0.65 мм (рис. 1, 1А, 1Б, 1В).

На фазе 3 кровь в средней кишке еще ярко-красная; средняя кишка занимает 4—4½ сегмента брюшка. При рассмотрении мокреца с брюшной стороны видно, что средняя кишка прилегает к боковым стенкам брюшка (рис. 1, 2Б, 2В).

На фазе 4 кровь непрозрачная, средняя кишка имеет темно-красную окраску, вплоть до черной, занимает 2½—3½ сегмента брюшка, уже располагаясь наискось (рис. 2, 1А, 1Б, 1В).

На фазе 5+6 кровь непрозрачная; средняя кишка имеет черную окраску, обычно прикасается к одному—полуторам стернитам; к одному тергиту подходит вытянутый передний конец средней кишки. Ее трудно промерить, так как часто сбоку средняя кишка бывает закрыта яичниками (рис. 3, 1А, 1Б и 1В). Ввиду немногочисленности моих наблюдений я допускаю, что может возникнуть необходимость в некотором изменении границ стадий, но для целей настоящей работы эти определения оказались вполне удобными.

# НОРМАЛЬНЫЙ ГОНОТРОФИЧЕСКИЙ ЦИКЛ CULICOIDES OBSOLETIFORMIS AMOSOVA

Результаты вскрытий полностью насосавшихся мокрецов, получавших сахарный сироп, помещены в табл. 1, где за ведущий признак взяты фазы развития фолликулов как наиболее точно определяемый признак.

**Фаза I** Кристоферса—Мера. Стадия N<sub>0</sub> Мера была отмечена только для второго фолликула. Вылупившаяся самка имеет первый фолликул в фазе I стадии N Мера (рис. 5, 4). То же можно наблюдать и во втором фолликуле у самки с готовыми к откладке яйцами (рис. 3, 1Г) и у самки только что отложившей яйца. Жировое тело только что вылетевшей самки *C. obsoletiformis* занимает небольшое пространство (рис. 5, 3).

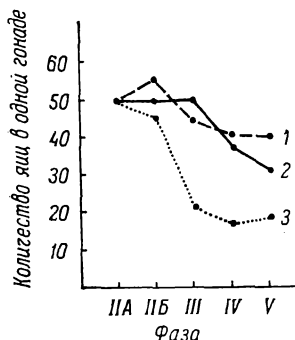


Рис. 4. Изменение количества яиц вследствие частичной дегенерации в разных условиях опыта у *Culicoides obsoletiformis* Amosova.

1 — полностью насосавшиеся, получали сахар;  
2 — полностью насосавшиеся, получали воду;  
3 — недокормленные, получали сахар.

**Фаза II.** Стадии IIA достигали фолликулы самок без кровососания (рис. 1, 1Г и 5, 5 и 6). Фолликул на этой стадии имеет овальную форму, яйцеклетка либо равна трофической клетке, либо немного превышает ее по размерам и содержит мелкие зерна желтка. Иногда они были довольно многочисленными и на живых экземплярах выглядели мелкими ирризирующими зернышками. Стадия IIA сочеталась либо с фазой 1, либо с фазой 2 пищеварения. На стадии IIB яйцеклетка содержит многочисленные зерна желтка, которые при жизни клетки придают ей темную окраску. Стадия IIB наблюдалась только через 12—15 часов после сосания крови у самок, находящихся на фазе 3 пищеварения по Селла.

**Фаза III** Кристоферса—Мера наблюдалась у самок *C. obsoletiformis*, находящихся на фазе 4 пищеварения по Селла. По времени эта фаза приурочена ко вторым (11 экземпляров) или третьим (4 экземпляра) суткам (30—58 часов после кровососания).

**Фаза IV** Кристоферса—Мера, в которой яйцеклетка занимает более 0.75 длины фолликула, сочетается с фазой 5+6 пищеварения (12 экземпляров) и реже с фазой 7 пищеварения по Селла (1 экземпляр). Второй фолликул в это время находится на стадии N Мера.

У *C. obsoletiformis* фаза IV включает процессы изменения формы фолликула, тогда как рост в это время уже почти отсутствует. Это заключение было сделано при подсчете средних объемов<sup>1</sup> яиц на различных фазах развития (табл. 1). Процесс вытягивания фолликула, по-видимому, идет быстро, так как из 35 самок, имевших фолликулы на этой фазе, только у 5 фолликул имел форму промежуточную между начальным и конечным состоянием его на фазе IV (рис. 2, 3Г<sub>1</sub> и 3Г<sub>2</sub>). Фаза IV наблюдается через 50—78 часов после кровососания (9 экземпляров достигли фазы IV на третьи сутки, 4 экземпляра — на четвертые сутки).

**Фаза V** (зрелого яйца) обнаруживается у самок, переваривших кровь, т. е. достигших фазы 7 пищеварения (по Селла). Брюшко бывает растянуто созревшими яйцами. Эта фаза обнаруживалась, начиная с четвертых суток вплоть до 11 суток. Откладка яиц наступала как на

<sup>1</sup> Объем фолликула вычислялся по формуле объема эллипсоида вращения  $v = \frac{4}{3} \pi a^2 b$ , где  $a$  — радиус поперечного сечения, а  $b$  — половина длины фолликула.

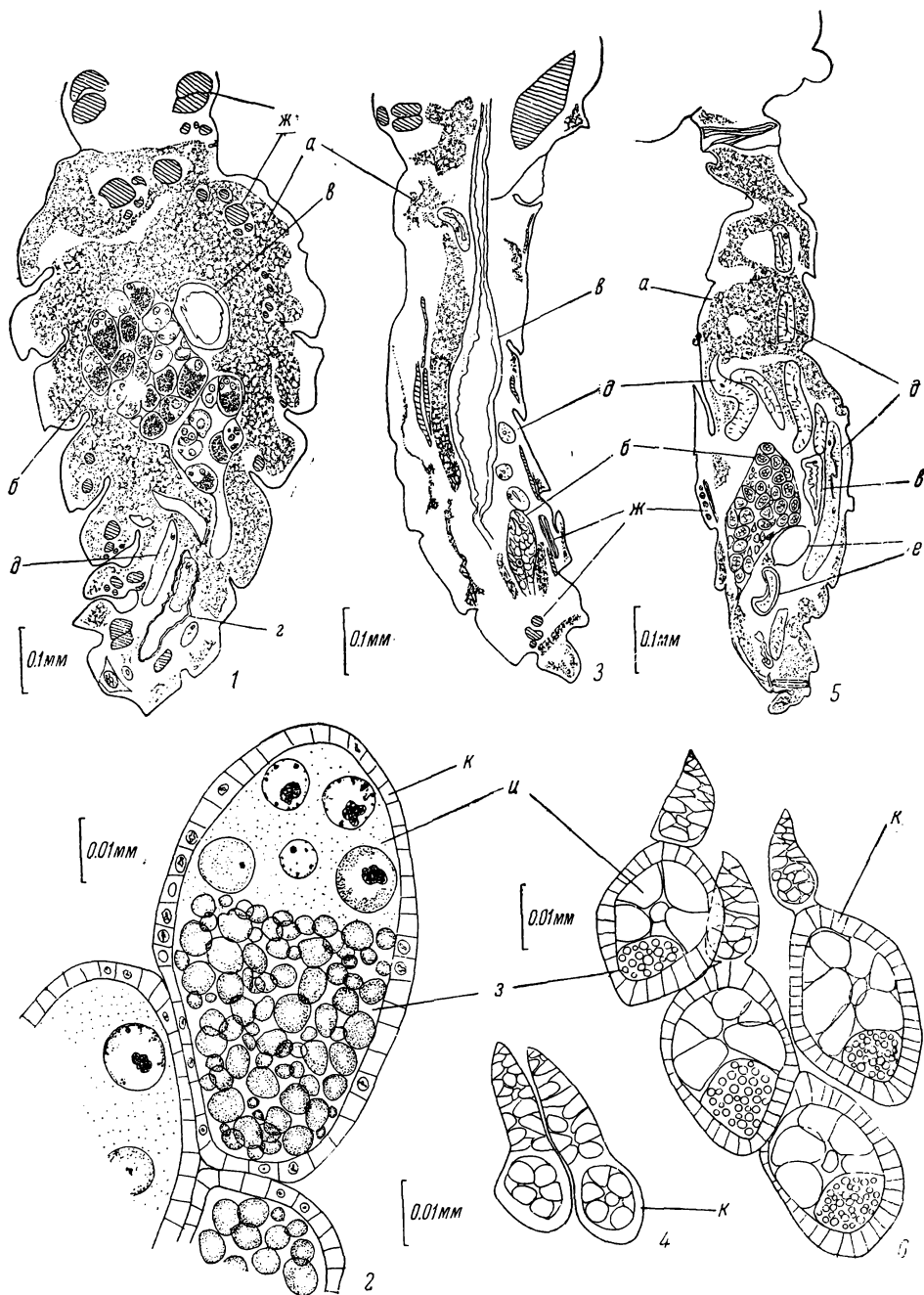


Рис. 5. Срезы.

1 — самка *Culicoides dendrophilus* Amosova в день вылупления (фронтально); 2 — фолликулы этой самки; 3 — самка *Culicoides obsoletiformis* Amosova в день вылупления (сагиттально); 4 — фолликулы этой самки; 5 — голодная самка *Culicoides obsoletiformis* Amosova (сагиттально); 6 — фолликулы этой самки. а — жировое тело; б — гонады; в — средняя кишка; г — задняя кишка; д — мальпигиевы сосуды; е — сперматеки; ж — мышцы; з — яйцеклетка; и — трофические клетки; к — фолликулярные клетки.

Таблица 1  
Гонотрофический цикл полностью насосавшихся *Culicoides obsoletiformis* Амосова, получавших сахарный сироп (по вскрытиям)

| Фаза развития фолликула | Время с момента кровососания (в часах) | Фаза пищеварения по Селла | Размеры желудка (в мм) |           | Размеры гонал (в мм) |           | Размеры фолликулов (в мм)                 |                                             | Количество яиц в 1 гонаде | Средний объем фолликулов         | Число вскрытий |
|-------------------------|----------------------------------------|---------------------------|------------------------|-----------|----------------------|-----------|-------------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------|----------------|
|                         |                                        |                           | длина                  | ширина    | длина                | ширина    | длина                                     | ширина                                      |                           |                                  |                |
| IIA . .                 | 0—12<br>(4,6 ч.)                       | 2 (или 1)                 | 0,75—0,8               | 0,45—0,55 | 0,2                  | 0,1       | 0,035—0,045                               | 0,025—0,035                                 | 51—51<br>(51)             | $18 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$  | 15             |
| IIB . .                 | 12—14 (13,3)                           | 3                         | 0,65—0,8               | 0,45—0,5  | 0,3—0,4              | 0,15—0,2  | 0,05—0,07                                 | 0,035—0,04                                  | 45—62<br>(55)             | $38 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$  | 8              |
| III . . .               | 30—58                                  | 4 (14 ♀)<br>5 + 6 (1 ♀)   | 0,4—0,7                | 0,3—0,45  | —                    | —         | 0,060—0,135                               | 0,045—0,07                                  | 34—56<br>(44)             | $192 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$ | 15             |
| IV . . .                | 50—78 (39)                             | 5 + 6                     | 0,3—0,5                | 0,1—0,4   | 0,4—0,7              | 0,2—0,4   | 1) 0,11—0,17<br>2) 0,30—0,32<br>0,29—0,30 | 1) 0,06—0,09<br>2) 0,05—0,055<br>0,05—0,055 | 30—51<br>(40)             | $393 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$ | 13             |
| V . . .                 | 72—8-е<br>сутки                        | 7                         | Желудок пустой         |           | 0,65—0,75            | 0,30—0,32 |                                           |                                             | 29—58<br>(40)             | $375 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$ | 19             |
| Всего . .               |                                        |                           |                        |           |                      |           |                                           |                                             |                           |                                  | 70             |

четвертые сутки, так и позже — до 11 суток. Такая задержка яйцекладки в лаборатории отмечалась и у москитов Долматовой (1942), которая предполагала, что это может быть связано с отсутствием субстрата подходящей влажности.

Было отмечено два случая, когда при фазе 7 пищеварения по Селла наблюдались незрелые яйца (фаза III и IV), что, по-видимому, объясняется неудовлетворительным содержанием мокрецов в опыте.

Среднее количество яиц в одной гонаде *C. obsoletiformis* при подсчете на стадии IIA равнялось 51, на стадии IIB — 55. На начальных стадиях отмечены колебания числа яиц от 45 до 62 экземпляров на одну гонаду. Во время развития происходит постепенная регенерация некоторого количества яиц, так что среднее число яиц на одну гонаду на фазе V равняется 40 (от 29 до 58) (табл. 1; рис. 4), а среднее количество откладываемых одной самкой яиц *C. obsoletiformis* в наших опытах равнялось 80. Таким образом, дегенерировало в среднем 28% фолликулов. Объем фолликула за счет питательных веществ крови возрос от  $18 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$  на стадии IIA до  $375 \cdot 10^{-6} \text{ мм}^3$  на фазе зрелого яйца, т. е. приблизительно в 20 раз.

Собранный мною материал по деятельности мальпигиевых сосудов невелик (около 60 самок), однако факт разгрузки мальпигиевых сосудов и их последующей загрузки в соответствии с процессом переваривания крови удалось установить и на этом количестве вскрытий (табл. 2). Эти данные в основном совпадают с материалами других авторов по комарам (Беклемишев и Дитинова, 1940; Алмазова, 1940; Денисова, 1940), москитам (Долматова, 1942; Шошина, 1951) и мокрецам (Глухова, 1956, 1958); однако ввиду немногочисленности моих наблюдений я не останавливаюсь подробно на этом вопросе.

## РОЛЬ ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО УГЛЕВОДНОГО ПИТАНИЯ

Для выяснения влияния дополнительного углеводного питания на развитие гонад мокрецов было поставлено некоторое количество опытов, отраженных в табл. 3. Полностью насосавшиеся самки *C. obsoletiformis* (всего с этой целью было вскрыто 39 экземпляров) содержались в одинаковых условиях с мокрецами, получавшими сахарный сироп (1-я партия). 2-я партия, однако, не подкармливалась сахаром, а получала только воду. Несмотря на небольшое число вскрытий, было очевидно, что эта партия чувствовала себя более угнетенно, что выразилось в следующем (табл. 3):

1) наблюдались случаи задержки в развитии фолликулов; так, 2 экземпляра из 7 имели сочетание фазы IIВ развития фолликула и фазы 4 пищеварения, чего не наблюдалось ни у одной из 8 самок предыдущей партии, вскрытых на стадии IIВ; было отмечено 2 случая из 18, когда фаза IV фолликула сочеталась с фазой 7 пищеварения; в партии самок, получавших сахарный сироп, таких фактов не отмечено;

2) в партии самок, не получавших сиропа, наблюдалась также большая дегенерация яиц в процессе развития (табл. 3 и рис. 4, из которых видно, что дегенерирует около 44% фолликулов против 28% в 1-й партии).

Несмотря на небольшое количество опытов, можно сказать, что отсутствие дополнительного углеводного питания несколько снижает продуктивность самки, но что дополнительное получение углеводов (в природе через питание соками растений) для развития гонад не является обязательным. Таким образом, в составе выпитой крови мокрецы получают все вещества, необходимые для развития гонад. По аналогии с комарами (Беклемишев, 1944, 1957; Дитинова, 1953) и мухами (Дербенева-Ухова, 1935) чистое углеводное питание мокрецов служит только для поддержания жизни самой самки.

Таблица 2

Состояние мальпигиевых сосудов  
*Culicoides obsoletiformis* Amosova  
на разных фазах гонотрофического цикла

| Фаза мальпигиевых сосудов | Фаза пищеварения по Селла |   |   |   |     |    | Число вскрытых самок |
|---------------------------|---------------------------|---|---|---|-----|----|----------------------|
|                           | 1                         | 2 | 3 | 4 | 5+6 | 7  |                      |
| I                         | 7                         | 5 | 1 | 0 | 1   | 3  | 17                   |
| II                        | 6                         | 0 | 5 | 6 | 0   | 0  | 11                   |
| III                       | 0                         | 0 | 1 | 3 | 2   | 0  | 6                    |
| VI                        | 0                         | 0 | 0 | 2 | 9   | 1  | 12                   |
| V                         | 0                         | 0 | 0 | 0 | 2   | 10 | 12                   |
|                           | Всего                     |   |   |   |     |    | 58                   |

# ГОНОТРОФИЧЕСКИЙ ЦИКЛ *CULICOIDES OBSOLETIFORMIS* AMOSOVA ПРИ ПРИЕМЕ НЕПОЛНОЙ ПОРЦИИ КРОВИ

Для выяснения вопроса, возможно ли развитие яиц до конца при получении неполной порции крови, было произведено вскрытие 46 не полностью насосавшихся самок *C. obsoletiformis*, дополнительно получавших сахарный сироп.

Путем взвешивания 100 полностью насосавшихся и 100 голодных самок *C. obsoletiformis* было выяснено среднее количество крови, выпиваемое одной самкой этого вида. Оно равняется 0.112 мг при среднем весе голодной самки 0.075 мг. Таким образом, вес выпитой крови почти в полтора раза превышал вес тела (1.48). Взвешивание неполностью насосавшихся мокрецов было произведено при отсаживании серии самок, получивших минимальное количество крови (иногда не дававшее развития гонад). Это количество крови было так мало, что вес тела 100 неполностью насосавшихся самок оказался равен весу 100 голодных самок.

Гонотрофический цикл полностью насосавшихся *Culicoides obsoletiformis* Amosova, не получавших сахарного сиропа, а только воду  
(по вскрытиям)

[illegible]

Гонотрофический цикл *Culicoides obsoletiformis* Amosova, получивших неполную порцию крови и сахарный сироп (по вскрытиям)

| Фаза развития фолликула | Время с момента кровососания (в часах) | Фаза пищеварения по Селла | Размеры желудка (в мм) |          | Размеры гонад (в мм) |           | Размеры фолликулов (в мм) |                          | Количество яиц в 1 гонаде | Средний объем фолликулов                  | Число вскрытий |
|-------------------------|----------------------------------------|---------------------------|------------------------|----------|----------------------|-----------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|-------------------------------------------|----------------|
|                         |                                        |                           | длина                  | ширина   | длина                | ширина    | длина                     | ширина                   |                           |                                           |                |
| IIА . .                 | Несколько часов (4 ♀)                  | 2                         | 0.42—0.5               | 0.1—0.23 | 0.2                  | 0.05—0.08 | 0.03—0.04                 | 0.02—0.025               | —                         | —                                         | 7              |
| IIВ . .                 | 24—36 (3 ♀)                            | 4                         | 0.35—0.56              | 0.2—0.32 | 0.25—0.33            | 0.12      | 0.05—0.07                 | 0.03—0.045               | 26—55 (45)                | —                                         | 8              |
|                         | 21—36                                  | 5                         |                        |          |                      |           |                           |                          |                           |                                           |                |
| III . . .               | 24—38                                  | 7 (1 ♀)                   | 0.4                    | 0.22     | 0.38—0.4             | 0.15—0.22 | 0.065—0.135               | 0.045—0.08               | 12—28 (21)                | —                                         | 11             |
| IV . . .                | 48—71 (3 ♀),<br>9-е сутки (1 ♀)        | —                         | —                      | —        | 0.38—0.52            | 0.2       | 1) 0.13—0.145<br>2) 0.29  | 1) 0.07—0.08<br>2) 0.052 | 12—22 (17)                | —                                         | 4              |
| V . . .                 | 72—11-е<br>сутки                       | 7                         | Желудок пустой         |          | 0.52—0.55            | 0.25      | 0.295—0.305               | 0.045—0.05               | 10—27 (19)                | 366 x<br>10 <sup>-6</sup> мм <sup>3</sup> | 16             |
|                         |                                        |                           |                        |          |                      |           |                           |                          |                           | Всего . . .                               | 46             |

Большинство самок 3-й серии (не докормленных кровью самок, получавших сахарный сироп) имело фолликулы, развивающиеся в нормальном темпе (табл. 4). Следует обратить внимание на отдельные факты задержки развития, наблюдавшиеся в группе самок, получивших особенно маленькие порции крови. Так, у 3 самок на вторые сутки после принятия крови фолликулы оставались неразвитыми (стадия IIА), хотя кровь по окраске могла быть отнесена к фазе 4 пищеварения. Детального сравнения по отдельным фазам не проводится. Однако кажутся убедительными следующие выводы. При неполном сосании развивается только часть яйцевых трубочек в гонадах (табл. 4 и рис. 4). Наименьшее количество яиц, развившихся в одной гонаде, равнялось 10, наибольшее 27 (среднее 19). Таким образом, в среднем дегенерировало 66% фолликулов. Сокращение числа развивающихся фолликулов наступает сразу же, что видно из сравнения числа яиц по отдельным сериям (табл. 4 и рис. 4). Однако дегенерация продолжается и в течение всего периода развития яиц, о чем свидетельствуют факты нахождения в одном яичнике фолликулов разной степени дегенерации (рис. 2, 2Г) от крупных фолликулов, содержащих в центре остатки желтка, до мелких, сморщенных мешочков. В этой серии опытов откладка яиц отмечена также, начиная с четвертых суток, у отдельных самок — вплоть до 10—11 суток. Из нескольких кладок были выведены личинки, что указывает на жизнеспособность яиц от самок, получивших неполную порцию крови. Размер зрелых яиц таких самок колеблется в пределах нормы.

Глухова (1958) наблюдала созревание части яиц при неполном сосании у *C. obsoletus* (Mg.) и *C. griseus* Edw.; у *C. obsoletus* (Mg.) наблюдались откладка яиц и вылупление личинок.

Таким образом, подобно *Phlebotomus papatasi* Sc. и некоторым видам *Aedes* (Детинова, 1942, 1943), мокрецам свойственна «более высокая степень гонотрофической гармонии, при которой число развивающихся яиц зависит от количества выпитой крови» (Детинова, 1953).

#### НОРМАЛЬНЫЙ ГОНОТРОФИЧЕСКИЙ ЦИКЛ У *CULICOIDES PULICARIS* L.

Вскрытие самок *C. pulicaris*, собранных после нормального кровососания, позволило подтвердить у них наличие гонотрофической гармонии.

При лабораторном содержании самок этого вида также была отмечена дегенерация некоторой части фолликулов. Первоначальное число фолликулов в одном яичнике на стадии IIА в среднем было равно 67. На фазе V в одном яичнике в среднем насчитывалось 49. Таким образом, дегенерировало в среднем 18%. Путем взвешивания 100 нормально насосавшихся и 100 голодных самок *C. pulicaris* выяснено, что вес крови, выпитой одной самкой, равен 0.145 мг, т. е. несколько меньше веса тела самки, равного 0.180 мг. Объем фолликулов от фазы IIА до фазы V, так же как у *C. obsoletiformis*, увеличивается в 20 раз (от  $31 \cdot 10^{-6}$  мм<sup>3</sup> до  $665 \cdot 10^{-6}$  мм<sup>3</sup>). Созревшие яйца отмечены также на четвертые сутки (табл. 5). В отличие от *C. obsoletiformis* у *C. pulicaris* на фазе IV имеет место не только изменение формы, но и процесс роста фолликула.

#### О ВОЗМОЖНОСТИ АВТОГЕННОГО РАЗВИТИЯ ЯИЦ У *CULICOIDES DENDROPHILUS* AMOSOVA

В роде *Culicoides* известно большое количество кровососущих видов. Относительно части видов данные по питанию самок отсутствуют, хотя, судя по развитию хоботка, принято считать, что все виды рода *Culicoides* являются кровососущими. Из 20 видов моих сборов 1953—1954 гг.

Таблица 5  
Гонотрофический цикл нормально насосавшихся *Culicoides pulicaris* L., получающих сахарный сироп (по вскрытиям)

| Фаза развития фолликула | Время с момента кровососания (в часах) | Фаза пищеварения по Селла | Размер желудка (в мм) |                    | Размер гонад (в мм) |                      | Размер фолликулов (в мм)                               |                                                       | Количество яиц в 1 гоноте | Средний объем фолликулов               | Число вскрытий |
|-------------------------|----------------------------------------|---------------------------|-----------------------|--------------------|---------------------|----------------------|--------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------|----------------|
|                         |                                        |                           | длина                 | ширина             | длина               | ширина               | длина                                                  | ширина                                                |                           |                                        |                |
| II A . .                | —                                      | 1                         | —                     | —                  | 0.25                | 0.1                  | 0.050—0.055<br>(0.052)                                 | 0.03—0.04<br>(0.035)                                  | —<br>(67)                 | $31 \cdot 10^{-6}$<br>мм <sup>3</sup>  | 2              |
| II B . .                | 6—8.5                                  | 3                         | 0.8—1.5<br>(1.1)      | 0.5<br>(0.5)       | 0.23—0.55<br>(0.39) | 0.12—0.20<br>(0.15)  | 0.048—0.065<br>(0.056)                                 | 0.034—0.042<br>(0.039)                                | 50—72<br>(64)             | $42 \cdot 10^{-6}$<br>мм <sup>3</sup>  | 7              |
| III . .                 | (30—36,<br>33)                         | 4                         | 0.85—1.0<br>(1.16)    | 0.3—0.55<br>(0.41) | 0.3—0.55<br>(0.44)  | 0.17—0.30<br>(0.21)  | 0.072—0.120<br>(0.081)                                 | 0.04—0.075<br>(0.057)                                 | 45—71<br>(57)             | $129 \cdot 10^{-6}$<br>мм <sup>3</sup> | 9              |
| IV . .                  | 35—80<br>(52)                          | 5—6                       | 0.7—0.9               | 0.12—0.3           | 0.4—0.7             | 0.25—0.37<br>(0.136) | 1) 0.110—0.160<br>(0.136)<br>2) 0.175—0.225<br>(0.200) | 1) 0.07—0.095<br>(0.083)<br>2) 0.060—0.085<br>(0.070) | 36—63<br>(55)             | $482 \cdot 10^{-6}$<br>мм <sup>3</sup> | 12             |
| V . .                   | 72—6-е<br>сутки                        | 7                         | Желудок<br>пустой     | —                  | 1.0                 | 0.35                 | 350—385<br>(0.365)                                     | 0.06—0.063<br>(0.061)                                 | 34—66<br>(55)             | $665 \cdot 10^{-6}$<br>мм <sup>3</sup> | 13             |
| Всего . .               |                                        |                           |                       |                    |                     |                      |                                                        |                                                       |                           | Всего . .                              | 43             |

на добыче собрано 9. Отчасти это следует объяснить малочисленностью некоторых видов, но может быть связано и с различной биологией питания самок.

Так, для *C. dendrophilus* Amosova был установлен факт развития первой кладки яиц без принятия крови. Срезы через только что вылетевших самок этого вида (экземпляра) выявили заметные отличия от двух кровососущих видов (*C. obsoletiformis* и *C. pulicaris*). Первые фолликулы только что вылупившейся самки *C. dendrophilus* содержат яйцеклетки, заполненные многочисленными зернами желтка. По размерам яйцеклетка достигает и даже несколько превышает 0.5 фолликула, так что должна быть отнесена к стадии IIA или даже к фазе III развития (рис. 5, 2). Длина такого фолликула 0.07 мм. Зрелое яйцо достигает 0.40 мм в длину, тогда как у только что вылупившейся самки *C. obsoletiformis* фолликул находится на стадии N (фазы I) и имеет длину 0.016 мм (рис. 5, 4); у *C. pulicaris* — на той же стадии длину 0.20 мм. Жировое тело *C. dendrophilus* сильно развито и заполняет все пространство между органами (рис. 5, 1). Особенно ярко это выступает при сравнении с состоянием жирового тела *C. obsoletiformis* (1 экз.; рис. 5, 3) и *C. pulicaris* (4 экз.). У двух последних оно занимает относительно небольшое пространство.

У комаров и мошек (Мончадский, 1937; Рубцов, 1956) растительный образ жизни и личинок, и взрослых насекомых является первичным и сохранился у многих представителей этих семейств. Среди комаров (кроме цели-

ком растительного подсемейства *Dixinae*) «этот более первичный тип меняется в том направлении, что или взрослые самки переходят на сосание крови, или самки продолжают питаться растительными соками, а личинки становятся хищными» (Мончадский, 1937). У всех комаров, за исключением подсемейства *Dixinae*, «питание животными белками на одной из фаз развития стало обязательным условием для созревания половых продуктов» (Мончадский, 1937). По аналогии с комарами, следует искать белковое питание и у личинок *C. dendrophilus*. Личинки и куколки этого вида в большом числе встречаются в дупловых водоемах. Личинки либо зарываются в толщу древесной трухи, либо плавают в слое воды над трухой. Специальных наблюдений над питанием личинок не велось, так как сам факт откладки яиц без сосания крови был выяснен уже по приезду в Ленинград. Но еще на Дальнем Востоке мне удалось однажды наблюдать скопление личинок *C. dendrophilus* на трупе личинки жука, живущего в тех же дуплах, что указывает на возможность некрофагии. Вопрос о том, возможно ли развитие вторых фолликулов без кровососания, — сейчас решить нельзя.

Факты развития первой кладки яиц без кровососания известны и среди кровососущих комаров: *Culex pipiens* L., *Stegomyia scutellaris* (Hecht, 1933), *Aedes concolor*, *Theobaldia subochrea* Edw. (цит. по Маркович, 1941), *Anopheles bifurcatus* L. (Маркович, 1941). Беклемишев (1942) считает это первым шагом к вторичной утрате кровососания. В случае с *C. dendrophilus* также более естественным кажется вторичная утрата кровососания, ввиду того что ротовые органы этого вида относятся к колюще-сосущему типу; их укороченность заставляет предполагать отсутствие способности к сосанию крови.

В настоящее время имеются данные о наличии гонотрофической гармонии у 4 видов мокрецов: *C. obsoletus* (Молев, 1955; Глухова, 1956, 1958), *C. pulicaris* (Молев, 1955; Амосова, 1956, 1958), *C. obsoletiformis* (Амосова, 1956) и *C. griseus* (Глухова, 1956).

Кроме того, установлена способность некоторых видов к автогенному развитию первой порции яиц (*C. dendrophilus*, — Амосова, 1956; *C. circumscriptus* Kieff. — Глухова, 1956, 1958; *C. riethi* Kieff., — Кривошеина, 1956, 1957).

Все изложенное говорит о том, что в роде *Culicoides* представлены виды с различной биологией, и, кроме облигатных кровососов, имеются виды, идущие по пути утраты кровососания.

#### ЛИТЕРАТУРА

- А л м а з о в а В. В. 1940. Функционирование мальпигиевых сосудов на разных отрезках жизненного цикла. Вопр. физиол. и эколог. маляр. комара, 1 : 53—64.
- А м о с о в а И. С. 1956. Фауна и биология мокрецов рода *Culicoides* (сем. Helicidae) хвойно-широколиственных лесов юга Приморского края. Автореф. канд. дисс. : 3—19.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1940. Гонотрофический ритм как один из основных принципов биологии малярийного комара. Вопр. физиол. и эколог. маляр. комара, 1 : 3—22.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1942. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих. Мед. паразитол. и паразит. бол., XI, 3 : 39—44.
- Б е к л е м и ш е в В. Н., О. Н. В и н о г р а д с к а я и Ю. Г. М и т р о ф а н о в а. 1934. О гонотрофическом цикле *Anopheles*. Мед. паразитол. и паразит. бол., III, 6 : 460—479.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. и Т. С. Д е т и н о в а. 1940. Физиологический цикл мальпигиевых сосудов у самок *Anopheles superpictus* Grassi. Вопр. физиол. и эколог. маляр. комара, 1 : 65—85.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1944. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mgn.). М., Медгиз : 3—299.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1957. Некоторые общие вопросы биологии кровососущих низших двукрылых. Мед. паразитол. и паразит. бол., 26, 5 : 562—566.

- Глухова В. М. 1956. Фауна и экология мокрецов Карело-Финской ССР. Автореф. канд. дисс. : 3—16.
- Глухова В. М. 1958. О гонотрофическом цикле у мокрецов рода *Culicoides* (Diptera, Heleidae) в Карельской АССР. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, XVIII : 239—254.
- Денисова З. М. 1940. Функциональные изменения в мальпигиевых сосудах *Anopheles maculipennis messeae* Fall. в связи с гонотрофическим циклом. Вopr. физиол. и экол. маляр. комара, 1 : 86—95.
- Дербенева-Ухова В. П. 1935. Влияние питания imago на развитие яичников у *Musca domestica* L. Мед. паразитол. и паразит. бол., IV, 5 : 394—403.
- Дербенева-Ухова В. П. 1952. Мухи и их эпидемиологическое значение. М., Медгиз : 3—271.
- Детинова Т. С. 1942. К вопросу о биологии комаров рода *Aedes*. Мед. паразитол. и паразит. бол., XI, 3 : 44—52.
- Детинова Т. С. 1953. Механизмы гонотрофической гармонии у обыкновенного малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mg.). Зоол. журн., XXXII, 6 : 1178—1188.
- Долматова А. В. 1942. Жизненный цикл *Phlebotomus papatasi* (Scopoli). Мед. паразитол. и паразит. бол., XI, 3 : 52—70.
- Кривошеина Н. П. 1956. Фауна и биология мокрецов (Heleidae) Окской поймы. Автореф. канд. дисс. : 3—14.
- Кривошеина Н. П. 1957. Об автогенном созревании яичников у самок *Culicoides* Latr. Мед. паразитол. и паразит. бол., 26, 1 : 53.
- Кузина О. С. 1942. О гонотрофических взаимоотношениях у жигалок (*Stomoxys calcitrans* L. и *Haematobia stimulans* L.). Мед. паразитол. и паразит. бол., XI, 3 : 70—78.
- Кузина О. С. 1950. Сравнительно-паразитологические и экологические наблюдения над жигалками *Stomoxys calcitrans* L., *Haematobia stimulans* Meig. и *Lyperosia irritans* L. Сб. «Эктопаразиты», 2 : 139—163.
- Маркович Н. Я. 1941. Новые данные по биологии *A. bifurcatus* (наблюдения на Северном Кавказе). Мед. паразитол. и паразит. бол., X, 1 : 24—34.
- Молев Е. В. 1955. Экология мокрецов (*Culicoides*) и их роль как промежуточных хозяев нематоды *Onchocerca cervicalis* и как переносчиков онхоцеркоза лошадей в условиях Московской и Ивановской областей : 1—371. Диссертация ЗИН АН СССР.
- Мончадский А. С. 1937. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах семейства *Culicidae*. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1329—1347.
- Рубцов И. А. 1937. К эволюции кровососущих мошек (*Simuliidae*, Diptera). Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1290—1321.
- Рубцов И. А. 1955. Об изменениях активности кровососущих мошек в связи с гонотрофическим циклом. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXI : 353—364.
- Рубцов И. А. 1956. Питание и факультативность кровососания у мошек (Diptera, *Simuliidae*). Энтомол. обозр., 35, 4 : 731—751.
- Шленова М. Ф. 1933. Осенние изменения физиологического состояния самок *Anopheles maculipennis* в Каратале. Мед. паразитол. и паразит. бол., II, 6 : 389—397.
- Шошина М. А. 1951. Гонотрофический цикл самок *Phlebotomus papatasi* Scop. и *Ph. caucasicus* Marz. в южной Киргизии. Вopr. краевой, общей и эксперим. паразитол. и мед. зоол., VII : 79—87.
- Arnaud P. 1956. The Heleid genus *Culicoides* in Japan, Korea and Ryukyu Islands (Insecta : Diptera). Microentomology, 21, 3 : 84—207.
- Christophers S. R. 1911. The development of the egg follicle in Anophelines. Paludism № 2, Trans. Comm. Study Malaria in India : 73—87.
- Hecht O. 1933. Die Blutnahrung, die Erzeugung der Eier und die Überwinterung der Steckmückenweibchen. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg., 37, № 3 : 1—87.
- Mer G. G. 1936. Experimental study on the development of the ovary in *Anopheles elutus*, Edw. (Dipt. Culic.). Bull. Ent. Res., XXVII, 3 : 351—359.
- Sella M. 1920. Relazione della campagna antianofelica di Fiumicino (1919), con speciale riguardo alla biologia degli Anofeli ed agli Anofeli infetti. Ann. d'Igiene, Suppl. XXX, Roma : 81—314.
- Swelengrebel N. H. 1929. La dissociation des fonctions sexuelles et nutritives (dissociation gono-trophique) d'*Anopheles maculipennis* comme cause du paludisme dans les Pays-Bas, et ses rapports avec « l'infection domiciliaire ». Ann. Inst. Past., XLIII, 10 : 1370—1389.

## SUMMARY

The data of this investigation have been collected during the summer of 1954 in the Suputinka reservation (Maritime Territory). Gonotrophic relations in *Culicoides obsoletiformis* Amosova and *C. pulicaris* L. are described. The phases of digestion and follicle development adopted for other blood-sucking Diptera have been applied to these species with slight modifications (figs. 1, 2 and 3).

Three series of experiments have been made with *C. obsoletiformis*. The object of the first and second series were fully engorged females. In the first series the females received sugar syrup as supplementary feeding while in the second series they were supplied with water only. In the third series the females that were not fully engorged but had received only a part of the quantity of blood required, were supplied with sugar syrup for supplementary feeding. In all the three series the complete maturation of eggs and the beginning of oviposition was recorded on the fourth day. The average fecundity of females supplied with water only (table 3) was lower than that of females supplied with sugar syrup (table 1), the proportions of degenerating eggs being 44 and 28 per cent respectively. It was thus established that the supplementary carbohydrate feeding is not absolutely indispensable, although without it the fecundity of females is considerably reduced. In the females that had received only a part of the amount of blood required only 19 follicles per gonad out of 55 (in the average) attained the phase I of maturation, the average proportion of degenerating eggs being 66 per cent. This indicates that in *C. obsoletiformis* the fecundity of females depends on the amount of blood consumed.

It has been established that in *C. dendrophilus* Amosova the first portion of eggs is deposited without any preliminary blood-sucking. At the time of the emergence the female of this species has large follicles at the phase III of maturation and a well developed fat body (fig. 5, 1, 2). In *C. obsoletiformis* and *C. pulicaris* the fat-body is poorly developed and the follicles attain at the time of emergence but early phase of maturation (phase N).

According to the data obtained with mosquitoes by A. S. Monchadsky (Мончадский, 1957) it can be expected that the food ration of *C. dendrophilus* includes animal proteins.

---