

И. А. Рубцов

ГОНОТРОФИЧЕСКИЙ ЦИКЛ У РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ВИДОВ
МОШЕК (DIPTERA, SIMULIIDAE)[I. A. RUBTZO V. GONOTROPHIC CYCLE IN NON-BLOODSUCKING
SPECIES OF BLACK-FLIES (DIPTERA, SIMULIIDAE)]

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Изучение гонотрофического цикла у растительноядных видов мошек, помимо общебиологического интереса, имеет методическое значение. Оно облегчает понимание гонотрофического цикла у кровососущих видов, особенно у факультативных кровососов, каким является большинство видов мошек. С факультативностью кровососания связаны резкие колебания активности нападения самок. Факультативность кровососания, столь характерная для мошек (Рубцов, 1955), как теперь начинает выясняться (Глухова, 1956; Амосова, 1956), по-видимому, нередка и в семействе мокрецов (где большинство видов являются растительноядными), указана для комаров (Долматова, 1946; Ениколопов, 1950), слепней (Олсуфьев, 1940) и свойственна, по-видимому, всем другим семействам кровососущих двукрылых. Разнообразные варианты дополнительного питания, отчасти находящие свое выражение в факультативности кровососания, и в связи с этим различные варианты гонотрофического цикла могут быть легче и лучше поняты на фоне эволюционно более первичного развития половых продуктов у растительноядных видов.

Несколько лет тому назад появилась статья Девиса и Петерсона (Davies a. Peterson, 1956) с указаниями на гонотрофический цикл у растительноядных североамериканских видов (*Cnephia dacotensis* D. a. Sh., *C. eremites* Shew., *Gymnopsalis holopticus* Stone и *G. dichopticus* Stone). Названные авторы не рассматривали, однако, развития и изменений жирового тела в связи с созреванием яичников, чему в основном посвящена наша работа. Прокофьева (1959) опубликовала выполненную под моим руководством статью о гонотрофическом цикле у растительноядных мошек, которая не касается вовсе многих вопросов, затронутых мной. Некоторые расхождения о темпах развития яичников и плодовитости между моими данными и данными Прокофьевой я склонен объяснить не ошибками наблюдения той или другой стороны, а чрезвычайной изменчивостью гонотрофического цикла в зависимости от условий питания, температуры и др., которые, естественно, различны в разные годы. Мои наблюдения осуществлены в 1952—1953 гг., Прокофьевой — в 1955—1956 гг. Чрезвычайно интересны для понимания рассматриваемых нами вопросов данные о гонотрофическом цикле у лучше изученных комаров. Здесь удалось экспериментально получить автогенные формы у кровососущих видов. Воспитание одной из форм кровососа *Culex tarsalis* Coq. на средах, богатых питательными веществами, давало автогенно развивавшихся самок;

у тех же форм при голодном воспитании самки, как обычно, нуждаются в кровососании (Bellamy a. Kardons, 1958).

К облигатно растительноядным мы относим те виды, у которых ротовые придатки самок не имеют режуще-рвущих зубцов и, следовательно, не способны прокалывать кожу животных. К настоящему времени известно около десяти растительноядных видов мошек из трех родов — *Prosimulium*, *Cnephia* и *Gymnopaia* (Рубцов, 1956, 1959). Однако можно утверждать, что число растительноядных видов значительно больше, так как при существовавших доныне методах исследования они попросту не собирались. Каждый год приносит новые находки в этом направлении. Все три названные рода характеризуются некоторыми примитивными признаками, систематиками согласно считаются более древними и ставятся всеми в начале системы. К числу таких первичных, более примитивных признаков, относятся, например, дополнительная радиальная жилка на крыле, простые волоски (вместо шипиков) на крыльях, отсутствие пятки и бороздки на ногах, несовершенный кокон, древовидное ветвление дыхательных нитей, наличие 2—6 стернитов у ♀ и некоторые другие признаки; сюда же, очевидно, относится и растительноядность многих видов этих родов.

Все растительноядные виды мошек в фазе личинки развиваются совместно с другими кровососущими видами. Учитывая в общем неизбежный характер улавливания пищи, в подобных случаях приходится объяснять различное протекание процессов гистолиза и гистогенеза не составом пищи, поступающей в кишечник, а избирательным усвоением и своеобразным накоплением пищевых резервов, что обусловлено не текущими экологическими, а сложившимися в процессе эволюции конституциональными особенностями видов.

Под гонотрофическим циклом мы понимаем совокупность процессов питания и связанного с ним развития половых продуктов на всех фазах метаморфоза насекомого от личинки до имаго. Мотивировка подобного понимания гонотрофического цикла сделана нами ранее (Рубцов, 1956). Здесь же только заметим, что у растительноядных видов питание взрослых насекомых (углеводной пищей) сводится к минимуму или может вовсе отсутствовать. Яйца развиваются, созревают и откладываются практически полностью за счет резервов, накапливаемых личинкой. Распространенное главным образом в литературе по комарам понимание гонотрофического цикла как развития половых продуктов, сопряженного с перевариванием заглоченной крови, в данном случае лишено конкретного содержания и реального смысла. Созревание половых продуктов без дополнительного питания кровью не является частным случаем, но весьма обычно не только у растительноядных видов, но и у факультативноядных кровососов.

Основная часть цикла развития половых продуктов (если судить по количеству качественных изменений) протекает на фазе личинки. Вместе с тем, этот личиночный этап развития половых продуктов внешне сходен у разных групп — растительноядных и кровососущих. Различия, как будет подробнее показано ниже, начинаются в фазе куколки и наиболее резко выражены у взрослых насекомых. В связи с этим, а также в связи с относительно лучшей изученностью последних этапов гонотрофического цикла у имаго, рассмотрение развития яичников и связанных с ними органов на фазе личинки будет общим для растительноядных и кровососущих групп.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Из растительноядных мошек исследованы два вида: альпийская мошка (*Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz.) и карельская (*Cnephia lapponica* End.). Фрагментарные сведения были получены для *Gymnopaia bifistulatus* Rubz. Материал по альпийской

мошке и *G. bifistulatus* Rubz. был добыт в Восточной Сибири в ручьях, впадающих в оз. Байкал. Все фазы развития карельской мошки в изобилии добывались под Ленинградом, в окрестностях Шувалова из р. Каменки. Здесь этот вид развивается совместно с десятком других видов (все с ротовыми придатками кровососов). Среди них массовым является один из наиболее облигатных кровососов Ленинградской области — серебристая мошка (*Simulium argyreatum* Mg.).

Развитие половых продуктов исследовалось преимущественно на живом материале: личинки вскрывались в физиологическом растворе или в жидкости Эфруси и Бидля. Оформленные клеточные и неклеточные элементы гемолимфы и половые продукты подкрашивались основными и кислыми витальными красками — нейтраль-ролом, метиленовой синькой, янус-грюном, трипановой синькой. Для выявления жиров пользовались суданом III (спиртовым раствором или в молочной кислоте). Наряду с этим изготовлялись постоянные препараты, фиксировавшиеся жидкостью Жильсона, Карнуа, Шаудином, спиртом и окрашивавшиеся гемалауном и азур-эозином по Нохт-Максимоу. Для выявления белков использованы окраска лихтгрюном по Фельгену, толуидин-блау по Браше и бром-фенил-блау. Гликоген выявлялся жидкостью Луголя или реакцией PAS (периодат+реактив Шиффа).

ПОЛОВЫЕ ЗАЧАТКИ И ПИЩЕВЫЕ РЕЗЕРВЫ У ЛИЧИНКИ

Половые зачатки в виде оогониев, как и другие важнейшие органы (пищеварительный тракт, наружный и внутренний слой жирового тела, гемолимфа с ее клеточными элементами, нервная, мышечная системы и другие), возникают и дифференцируются уже в яйце. В фазе личинки они получают дальнейшее развитие, оформляясь окончательно для нужд взрослого насекомого в фазе куколки.

У свежеотродившейся личинки 1-й стадии самыми крупными и хорошо дифференцированными органами являются: нервная цепочка, пищеварительный тракт, наружный слой жирового тела, мускулатура, органы прикрепления и органы улавливания пищи. Внутренний слой жирового тела, как и половые зачатки, представлен группой мелких (около 3 μ) клеток. Половые зачатки располагаются по бокам задней кишки, а слабо дифференцированные клетки внутреннего слоя жирового тела — впереди от половых зачатков — также преимущественно по сторонам кишечника. Средняя кишка снабжена перитрофической мембраной, и внутри нее обнаруживаются капельки жира. Наибольшее количество жира в виде капель различного размера сосредоточено в клетках наружного слоя жирового тела. Наружный слой жирового тела у личинки 1-го возраста не представляет почти сплошного мешка, как это наблюдается впоследствии, а состоит из серии поперечно расположенных клеток (рис. 1). Часть клеток располагается обособленно, другие группами, особенно в заднем конце тела. Форма клеток неправильная, сильно варьирующая, треугольная, амебоидная, часто с отростками, вытянутыми в длину, анастомозирующими с другими клетками. Наружные границы клеток не явственны. Ядра мелкие и без окраски на живых препаратах обычно не заметны. Самым бросающимся в глаза и наибольшим по объему компонентом клетки являются сферические, разных размеров капли жира. Они переполняют или заполняют клетку, почти соприкасаясь или соприкасаясь между собой. Помимо капелек жира, в клетках наружного слоя жирового тела, преимущественно в наружном слое протоплазмы, видны мелкие темно-бурые или черные зернышки белковой природы, размером около 1 μ . Трактовать их как пигменты, или как экскреты организма, нельзя, судя по их развитию и по их роли в организме (Рубцов, 1959). Подобные же белковые гранулы обнаруживаются и в яйце, а также в изобилии и в гемолимфе личинки 1-го возраста. Наряду с этим в жировых клетках наружного слоя имеются, по-видимому, и пигменты, а также зернышки экскретов, внешне не отличимые от белковых гранул. Их особая природа выявляется лишь химическими реагентами. Вместе с тем белковые гранулы, имея темную окраску, возможно, играют роль как

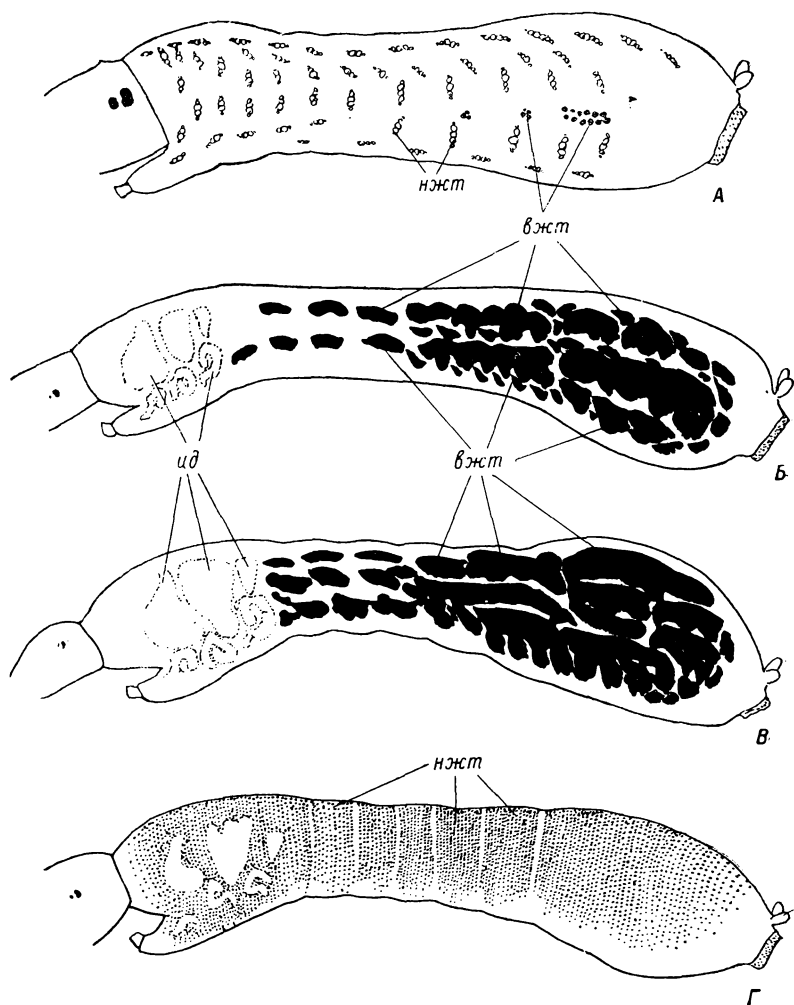


Рис. 1. Жировое тело личинок.

А — личинка 1-й стадии *Odagnia ornata* Mg.; Б — личинка последней стадии *Cnephia lapponica* End.; В — личинка последней стадии *Gymnorais bifistulatus* Rubz.; Г — личинка последней стадии *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz.

Обозначения к рис. 1—5: ад — адипоцит; амл — ампула семенников; б — белковые гранулы; бв — белковые гранулы внутреннего слоя жирового тела и адипоцитов; бн — белковые гранулы наружного слоя жирового тела и зернистых лейкоцитов; в — вакуоль; вжст — внутренний слой жирового тела; г — гемоцит; гр — грегарины; жск — жировые капли; жл — желток; жг — зернистые гемоциты; ид — имангинальные диски; ля — ложные ядра; ма — макроукулециты; ми — микроукулециты; н — нефроцит; нжст — наружный слой жирового тела; нк — питательные клетки; пр — пролейкоциты; р — железисто-мускулистый резервуар семенников; см — семенник; сл — семепровод; слз — сперматозонды; ф — фолликул; фэ — фолликулярный эпителий; х — хорион; э — энцит; эк — экскреты; эск — эпителий средней кишки; эн — энцитотид; я — яичник; як — яйцевая клетка; ят — яйцевая трубочка; яц — яйцо.

пигменты (конденсация тепла). У некоторых видов (родов *Odagmia*, *Gnus* и др.) клетки наружного слоя жирового тела имеют винно-желтую окраску.

Клетки, весьма сходные с клетками наружного слоя жирового тела, обнаруживаются на нервной цепочке, преимущественно между ганглиями. По форме они овальные или округлые, винно-желтой окраски; размеры чаще всего колеблются от 7 до 10 μ . Мы отождествляем их с эноцитоидами. В литературе их иногда называют соединительной тканью.

Изредка (что наблюдалось нами у *Gnus cholodkovskii* Rubz. и *G. relic-tum* Rubz.) встречаются личинки, у которых вместо обычных жировых клеток неправильной формы с отростками обнаруживаются округлые клетки светлой винно-желтой окраски с очень мелкими жировыми сферическими каплями жира и белковыми гранулами, преимущественно по периферии клетки. По форме и размерам они очень сходны с эноцитоидами, покрывающими нервную цепочку. Чем отличаются подобные личинки в последующем развитии и что означают эти различия, нам установить не удалось. Сравнительная редкость нахождения подобных личинок (одна особь на 100—200 нормальных особей) исключает предположение, что перед нами были личинки разных полов. Весьма вероятно, что в данном случае имеет место патология, быть может, связанная с заражением паразитами или дефектами обмена и развития. На таких личинках особенно хорошо прослеживается посегментное расположение клеток наружного слоя жирового тела. Клетки группируются со спинной стороны вдоль аорты, в заднем конце тела — вдоль мальпигиевых сосудов, а на брюшной стороне — между ганглиями нервной цепочки. Эноцитоиды обнаруживаются также в непарной грудной ноге, в голове, по сторонам ее, ниже глаз, а также перед анальным отверстием по бокам от прямой кишки. Клеточными элементами гемолимфа бедна. Преобладают пролейкоциты и недифференцированные элементы мезенхимы. Все клетки мелких размеров порядка 3—5 μ .

Половые зачатки в виде группы клеток обнаруживаются, как отмечено выше, в заднем конце тела, по сторонам от кишечника. В тесном соседстве с ними или примыкая к ним располагается несколько эноцитоидов, по своему строению сходных с эноцитами, покрывающими нервную цепочку.

Трахеальная система у личинок 1-й стадии не обнаруживается, и, как считают авторы (Wagner, 1925), специально занимавшиеся ею, она у них отсутствует, а личинки дышат кожей.

Гигантские клетки, характерные для личинок старших стадий, отсутствуют даже в паутинных железах, отличающихся впоследствии особенно крупными размерами клеток.

Личинка 2-й стадии как по размерам, так и по внутреннему строению сходна с личинкой 1-й стадии. Размеры и строение клеток сохраняют свой характер, т. е. клетки остаются мелкими, преобладают по числу клетки наружного слоя жирового тела. Резко возрастает количество клеток. В наружном слое жирового тела количество посегментно расположенных клеток уже не удается сосчитать, причем местами они образуют синцитий. Нередко видны границы между клетками и ядра. В клетках появляются, наряду с умножающимися по числу сферическими белковыми зернышками, более крупные, по форме овальные белковые включения. Относительное количество жира в них уменьшается. В гемолимфе возрастает количество темных и светлых белковых сферических гранул. Умножается количество мезенхимных клеток, в том числе и клеток внутреннего слоя жирового тела, однако в целом количество их по-прежнему, по сравнению с количеством клеток наружного слоя жирового тела, невелико. Умножается количество клеток в половых зачатках,

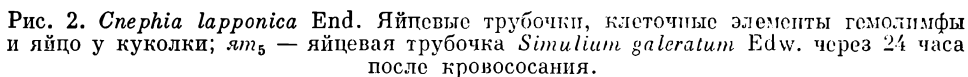


Рис. 2. *Cnephia lapponica* End. Яйцевые трубочки, клеточные элементы гемолимфы и яйцо у куколки; *ят₅* — яйцевая трубочка *Simulium galeralatum* Edw. через 24 часа после кровососания.

но и они состоят из небольшого комочка мелких и лишь с трудом обнаруживаемых клеток. В целом для личинки 2-й стадии характерно умножение числа клеточных элементов с сохранением (внешним) их эмбрионального характера (небольшие размеры клетки, незначительное количество жира-белковых накоплений, слабая дифференцировка или внешне нерезко выраженное различие между разными клетками). Количество клеточных элементов в гемолимфе невелико, но зато сильно возрастает число темных гранул, идентичных тем, которые встречаются в плазме клеток наружного слоя жирового тела. Многие из них в гемолимфе встречаются в гантелеобразной форме, либо со слабой перетяжкой, либо, наконец, в виде двух, сперва склеенных, затем расходящихся зернышек (рис. 4, *бн*). Наблюдения за развитием и поведением этих белковых гранул в гемолимфе создает впечатление их размножения путем простого деления. Исчезают же они как бы распадаясь в гемолимфе. Мы считаем их специализированными бактериоидами-симбионтами.

У личинки предпоследней (3-й) стадии происходит резкая дифференцировка всех клеточных элементов. Половые зачатки самцов и самок уже хорошо различаются. В обоих случаях они представляют овальные или вытянутые в длину мешочки, наполненные делящимися клетками (рис. 5, *Б*, *В*). Наружный слой жирового тела разрастается далее и образует большей частью или по крайней мере на спинной стороне заднего конца тела почти сплошной субгиподермальный слой. Почти все клетки его окрашены в винно-желтый, желтоватый, зеленоватый или буроватый цвет. Их строение (форма и характер жировых и белковых включений, гранулы белка и экскретов, ядро и границы клеток) сходно с таковым у личинок предшествующих стадий. Нередко границы между клетками и ядра хорошо заметны на живой ткани (при тотальном рассматривании объекта под микроскопом). Обращает внимание в таких случаях, что, наряду с преобладающими по числу нормальными клетками, встречаются отдельные клетки, тесно заключенные между нормальными, имеющие ядро, иногда гомогенно окрашенные в желтоватый или зеленоватый цвет, но полностью лишенные жировых капель и белковых гранул.

Не только количественные, но и весьма заметные качественные изменения обнаруживаются в строении и дифференцировке внутреннего слоя жирового тела и клеточных элементов гемолимфы. В мезодерме, в гемолимфе, в паутинных железах и других органах появляются гигантские клетки размером до 30—60 μ . Заметно увеличиваются в размерах клетки внутреннего слоя жирового тела. Происходит массовое размножение гемоцитов. Одновременно происходит размножение, увеличение размеров и качественные изменения во внутреннем слое жирового тела (рис. 3). В гемолимфе встречаются зернистые гемоциты и адипоциты. Гемоциты и адипоциты образуются различным образом и с самого начала резко различаются. Для зернистых гемоцитов характерно присутствие большого числа мелких темных белковых гранул (сходных с гранулами наружного слоя жирового тела) и в адипоцитах более крупных (около 2 μ) светлых сферических белковых гранул, которые теперь появляются и в клетках внутреннего слоя жирового тела. Адипоциты, как и клетки внутреннего слоя жирового тела, хорошо отличаются от других гемоцитов наличием наряду с белковыми гранулами обычно вакуоли, хорошо красящейся нейтраль-ролом, и нескольких жировых капель различного размера. В начале развития жировых клеток внутреннего слоя видны ядра (на препаратах живой ткани). По мере развития личинки 3-й стадии жировое тело увеличивается, клетки наполняются белковыми и жировыми каплями, ядро становится незаметным. Наиболее крупные дольки внутреннего слоя жирового тела располагаются в заднем конце тела по соседству или впереди зачатков половых органов. Небольшие узкие тяжи

простираются в виде двух полосок дорзолатерально и латерально с каждой стороны от кишечника. Отдельные мелкие дольки жирового тела разбросаны по всему телу. Клеточные элементы гемолимфы к концу развития

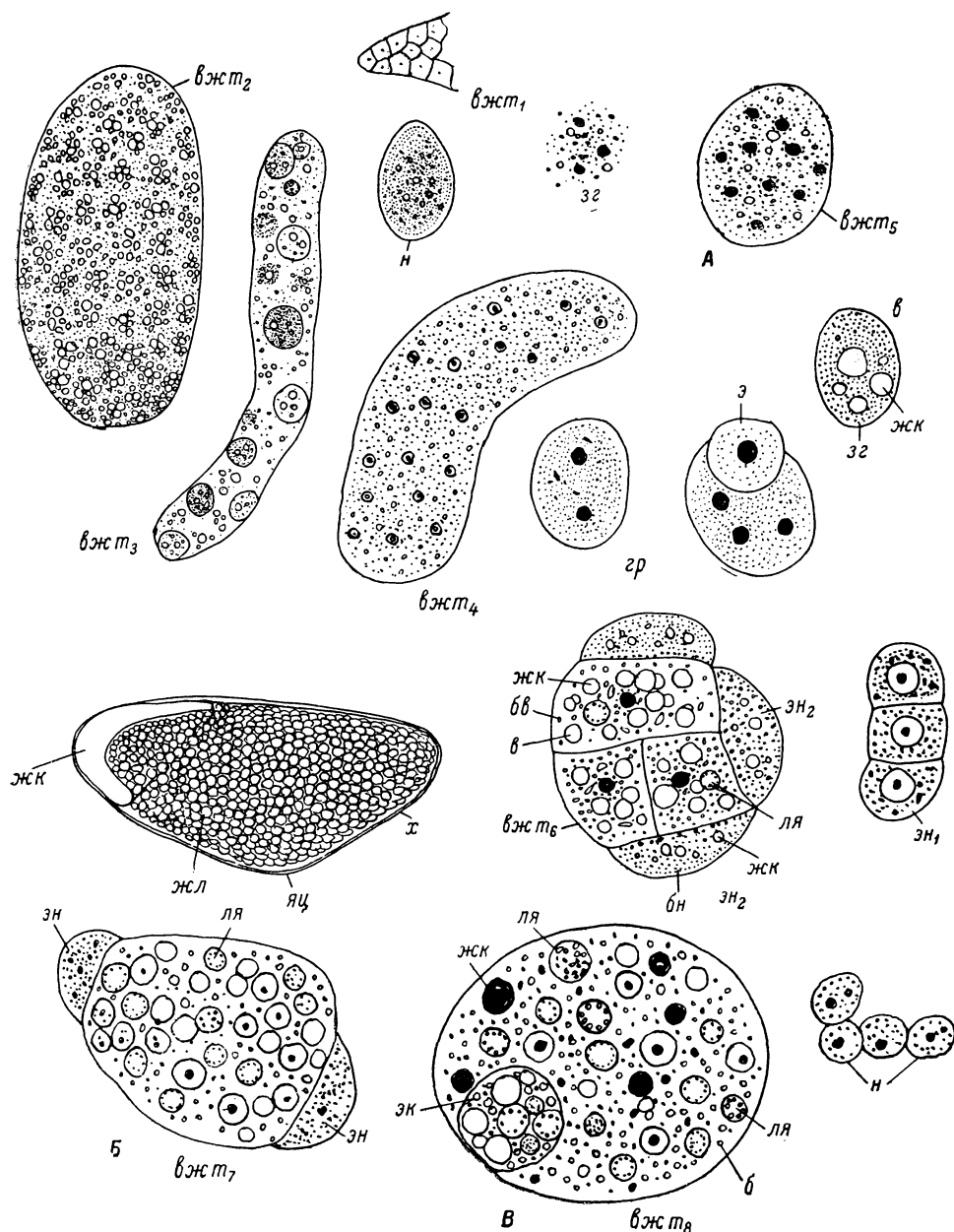


Рис. 3. Жировое тело, клеточные элементы гемолимфы и яйцо у свежееотродившихся самок.

А — *Simulium argyreatum* Mg.; Б — *Simulium morsitans longipalpe* Belt.; В — *Schönbaueria pusilla* Fries; остальные рисунки — с органов *Cnephia lapponica* End.

3-й стадии не только умножаются в числе, но и дифференцируются; к этому времени встречаются округлые и веретеновидные пролейкоциты, амёбовидные фагоциты, микронуклеоциты, макронуклеоциты, круглые и оваль-

ные нефроциты, адипоциты, зернистые гемоциты и энотоиды. Кроме того, в гемолимфе весьма обычны свободные капельки жира различных размеров, многочисленные темные и светлые зернышки белка, а также растворенный белок, выявляющийся при коагуляции окраской нейтраль-ротом, биуретовой реакцией. В жировом теле, особенно в клетках внутреннего слоя, так же как и в эпителиальных клетках средней кишки, обнаруживается гликоген, хотя и в небольшом количестве. Перед линькой количество зернистых гемоцитов и адипоцитов в гемолимфе заметно возрастает. Значительная часть зернистых гемоцитов распадается, как бы растворяясь в гемолимфе. Аналогичные изменения происходят в клетках наружного слоя жирового тела. Процесс трансформации клетки наружного слоя жирового тела показан на рисунках. В процессе развития энотоида ядро становится неясным, границы клетки утрачиваются, содержимое клетки претерпевает изменения: протоплазма становится жидкой, вследствие чего форма ее становится округлой или сферической, а умножившиеся по числу белковые гранулы приобретают подвижность (броуновское движение?). Капельки жира уменьшаются в числе и постепенно как бы растворяются вместе с исчезновением неправильных глыбок белка и ядра этих клеток. В конечный момент развития оболочка плавающего энотоида разрывается, темные белковые гранулы вместе с распеленными жирами и белками поступают в гемолимфу. Аналогичный процесс наблюдается и у адипоцитов, особенно перед линькой. Капельки жира измельчаются, количество белковых гранул увеличивается, нередко они приобретают подвижность и через разрыв оболочки клеток поступают в гемолимфу. Ядро клеток при этом также выявляется лишь окраской. Наряду с таким распадом жировых и белковых резервов и поступлением их в кровь через распад клетки, очевидно, имеет место и другой способ: диффузия питательных веществ через оболочку клеток жирового тела. Последний способ более характерен для взрослых насекомых, реже для личинок последнего возраста, и на нем мы остановимся далее.

К концу развития личинки 3-й стадии яичники представляются в виде овальных мешочков длиной от 100 до 150 μ с зачатками яйцевых клеток размерами 8—10 μ в диаметре. Семенники с множеством более мелких клеток диаметром около 3 μ . В целом личинка 3-й стадии характеризуется дифференцировкой и ростом клеточных элементов, а в жировом теле — дифференцировкой и ростом внутреннего слоя жирового тела, наряду с размножением дифференцированных клеточных элементов гемолимфы. Становятся внешне отчетливыми зачатки имажинальных дисков (дыхательных нитей, крыльев, жужжала, трех пар ног).

Для личинки последнего возраста особенно характерны два ряда изменений: первый — дифференцировка половых зачатков, развитие яйцевой и питательных клеток, а также фолликулярного эпителия у самок и параллельное развитие семенников у самцов; второй — интенсивное накопление пищевых резервов, выражающееся главным образом в росте внутреннего слоя жирового тела. Параллельно идет образование имажинальных дисков (зачатки дыхательных нитей куколки, крыльев, жужжала и трех пар ног).

Формирование яйцевых трубочек, т. е. дифференциация половых клеток и образование фолликулярного эпителия, начинается еще в предпоследней личиночной стадии, судя по тому, что уже у молодых личинок последнего возраста с еще неоформленными и непотемневшими зачатками имажинальных и кукольных органов обнаруживаются яичники с конечным числом яйцевых трубочек, в каждой из которых обнаруживается два фолликула и гермарий. В переднем (дистальном) фолликуле хорошо выражен равномерный фолликулярный эпителий, яйцевая и питательные клетки. В начальных возрастах личинки последней стадии яйцевая

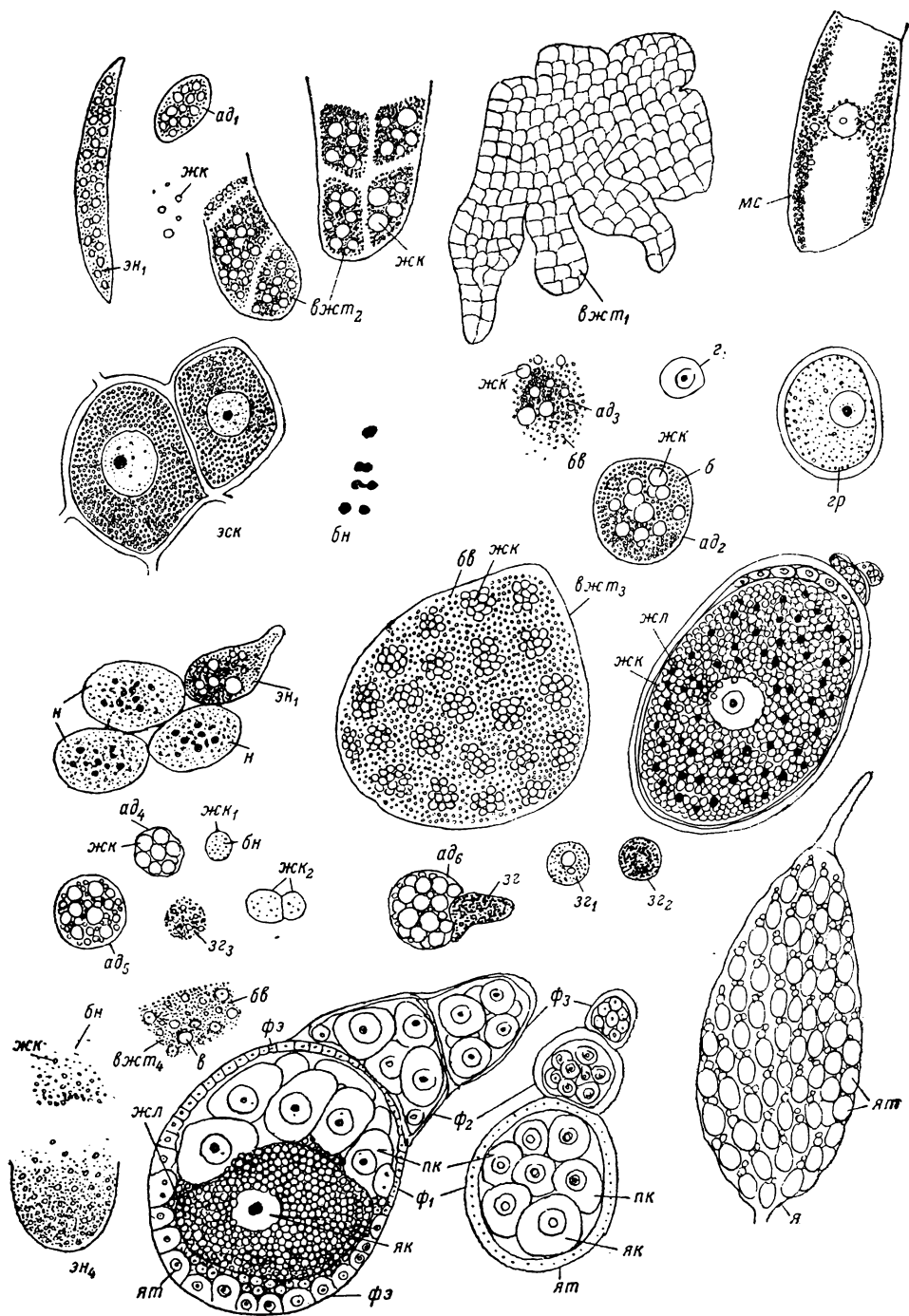


Рис. 4. *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. Жировое тело, клеточные элементы гемолимфы, яичники, отдельные яйцевые трубочки и другие клеточные элементы куколки.

клетка еще слабо отличается от питательных и располагается на дистальном полюсе фолликула. К концу развития личинки половая клетка (яйцевая) заметно крупнее питательных и превосходит их по линейным размерам в $1\frac{1}{2}$ —2 раза. Яйцевые трубочки (особенно первый фолликул) заметно различаются у разных видов (рис. 2 и 4). Различия касаются как относительной величины и формы яйцевых и питательных клеток, так и характера и строения фолликулярного эпителия на различных полюсах яйца. У облигатно растительноядных видов (*Cnephia lapponica* End., *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. и др.) различия между яйцевой и питательной клетками выражены более резко. Фолликулярный эпителий обнаруживает заметные различия на проксимальном и дистальном полюсах яйца. На проксимальном полюсе он значительно мельче, чем на дистальном. Фолликулярные клетки неравновелики и, очевидно, неравноценны по своим функциям. У *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. фолликулярный эпителий начинает интенсивно функционировать, по-видимому, уже к концу развития личинки, судя по появлению капель желтка в первом фолликуле.

Различия между яйцевой и питательной клетками, а также между различными клетками фолликулярного эпителия у облигатных и факультативных кровососов в начале развития личинки последнего возраста выражены нерезко. К концу развития личинки, когда зачатки имагинальных органов хорошо развиты, а дыхательные нити начинают темнеть, в строении фолликулов у отдельных видов обнаруживаются заметные различия в размерах фолликулов, относительной величине яйцевой клетки, в размерах клеток фолликулярного эпителия и, конечно, в биохимическом состоянии этих клеток, которое остается для нас почти полностью не известным. Капель желтка в фолликулах или интенсивной функциональной деятельности фолликулярного эпителия, судя по накоплению питательных веществ, или по внешним признакам, не обнаруживается.

Наружный слой жирового тела в строении своих клеток не обнаруживает заметных отличий, но количество клеток умножается. Практически наружный слой жирового тела образует почти непрерывный мешок под грудной и брюшной частью тела личинки. Жировое тело не развито лишь в голове и на самом заднем конце тела. Процесс отделения энцитойдов в гемолимфу становится особенно интенсивным к концу развития личинки последней стадии. Судьба энцитойдов в гемолимфе описана выше. Гемолимфа переполнена белковыми гранулами обеих форм (из наружного и внутреннего слоя жирового тела).

Внутренний слой жирового тела увеличивается в размерах во много раз. Отдельные клетки жирового тела переполняются жировыми каплями различных размеров, и границы между ними становятся незаметными. Ядро, видимое в молодых клетках внутреннего слоя жирового тела, в зрелых клетках не заметно и выявляется лишь окрашиванием. У переполненных жиром клеток ядро имеет щелочную реакцию и витальными основными красками (например, нейтраль-ролом и метиленовой синькой) не обнаруживается. При истощении клетки, когда в ней остаются лишь следы жира и белка с экскретами, реакция ядра меняется на кислую и оно легко обнаруживается названными основными красками. Рост жирового тела осуществляется не только за счет деления клеток, но и за счет увеличения самих клеток от 10—15 до 30—40 μ в диаметре. К концу развития личинки внутренний слой жирового тела по своей массе становится одним из самых крупных органов. К этому времени, т. е. к моменту оформления имагинальных дисков, становятся отчетливыми различия между отдельными видами и отдельными особями одного вида как в размерах, так и в строении жирового тела. Размеры внутреннего слоя жи-

вого тела гораздо более значительны у облигатно растительноядных видов. Абсолютная масса жирового тела по нашим попыткам измерения составляет у растительноядных видов около 0.2—0.5 мм³ у одной личинки. У факультативных и облигатных кровососов жировое тело обычно менее развито и его объем варьирует в более широких пределах — от 0.1 до 0.4 мм³. Структура и характер включений в клетках жирового тела у растительноядных видов также заметно отличаются. Жировые капли мельче и не столь разнятся по размерам. Биохимический характер их иной, судя по окраске. Белковые включения гораздо значительнее, они занимают преимущественно периферическую часть жировых клеток, благодаря чему отдельные клетки хорошо различаются даже в тех случаях, когда клеточные оболочки не видны.

Очевидно, в связи с задачей интенсивного накопления пищевых резервов во внутреннем слое жирового тела находятся заметные внешние изменения кишечника. Передний отдел средней кишки расширяется за счет увеличения числа и размеров секретирующих желез. Вокруг провентрикулюса передний отдел средней кишки образует либо четыре почковидных выпячивания (род *Eusimulium*), либо несколько конических или мешковидных выпячиваний (роды *Gnus*, *Simulium* и др.). Эпителиальные клетки средней и задней кишки приобретают крупные или гигантские размеры (30—60—100 μ) и интенсивно секретируют. Плазма клеток зернистая, ядра отчетливо видны на живых препаратах. Пищевая кашица из белковых и жировых капелек в виде эмульсии заполняет пространство между перитрофической мембраной и эпителием кишечника задней трети средней кишки. Здесь, очевидно, происходит всасывание и первичное отложение пищевых резервов. Клетки эпителия средней кишки при воздействии на них жидкостью Луголя окрашиваются в красно-бурый цвет, что указывает на наличие гликогена. Количество гликогена, судя по реакции, возрастает от переднего отдела к заднему отделу задней кишки. Реакция переднего отдела средней кишки кислая, судя по большой интенсивности малиновой окраски нейтраль-ротом.

Перед окукливанием кишечник опоражнивается от пищи. Мальпигиевы сосуды также освобождаются от экскретов. Просвет сосудов расширен, в нем еще можно видеть выходящие в заднюю кишку шаровидные капельки экскретов.

Основные и важнейшие отличия внутренней среды личинок растительноядных видов по сравнению с кровососами сводятся к следующему.

Наружный и внутренний слой жирового тела в целом по объему у личинок растительноядных мошек крупнее, чем у личинок кровососов.

У личинок *Prosimulium* и *Cnephia* особенно сильно развит наружный слой жирового тела; он образует здесь сплошной слой под гиподермой, отчего окраска тела кажется буровой или черной. У *Gymnorais*, напротив, развит преимущественно внутренний слой жирового тела; окраска личинки в большей части светлая. Последнее характерно для кровососущих видов *Simulium*.

В жировом теле и гемоцитах личинок растительноядных видов белковые включения разного рода значительно преобладают над жировыми по объему; особенно обильны «пигментные» гранулы наружного слоя жирового тела, что весьма отчетливо выражено на последней стадии развития личинки.

Конечно, за этими внешними количественными различиями скрываются и другие качественные физиологические и биохимические отличия жирового тела. О них мы пока почти ничего не знаем.

Дальнейшее развитие половых продуктов происходит в куколке существенно по-разному у облигатно растительноядных видов и у кро-

вососов, хотя бы факультативных. Поэтому для лучшей обозримости материала рассмотрены дальнейшего развития половых органов целесообразнее вести отдельно для растительноядных и кровососущих видов.

РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ У КУКОЛКИ

При оценке внутренней среды куколки, в которой происходит формирование половых продуктов, необходимо учитывать разностороннюю, глубокую и быструю перестройку и полную замену одних органов другими, составляющую суть метаморфоза, протекающего в этой фазе. Резкие и значительные изменения во всех тканях, в частности в жировом теле, гистолиз и гистогенез, трансформирующие с большой быстротой личинку в куколку и затем во взрослое насекомое, затрудняют выделение тех процессов и изменений в тканях, которые непосредственно связаны с формированием половых органов.

Уже у свежееккликвившихся куколок *Cnephia lapponica* End. яйцевые трубочки хорошо дифференцированы, как обычно имеют два фолликула и гермарий. Дистальный, или первый, фолликул увеличенных размеров (70—80 μ длины и 60—70 μ в диаметре), овальной формы. Яйцевая клетка хорошо обособлена от питательных и располагается на дистальном полюсе фолликула (рис. 2, $пт_3$). Около 15 питательных клеток имеют округлую, не полигональную форму. Фолликулярный эпителий состоит из однородных клеток (на оптическом разрезе). Капли желтка в фолликуле, как правило, отсутствуют, а если и встречаются, то немногочисленны. Наружный и внутренний слой жирового тела сильно развиты. Внутренний слой жирового тела состоит из 70—80 неравновеликих долек разнообразной формы. Определение общего объема всех долек внутреннего слоя жирового тела дает величины порядка 0.3—0.5 мм³. Наряду с хорошо развитым жировым телом, в гемолимфе чрезвычайно многочисленны адипоциты и зернистые гемоциты, многие из них находятся в состоянии особо описанного нами распада (Рубцов, 1959). Адипоциты имеют мелкие капельки жира и содержат, сравнительно с кровососущими видами, большое количество прозрачных белковых гранул. Зернистые же гемоциты, наряду с многочисленными гранулами белка, содержат до 5—7 сферических капелек жира. При обработке раствором Луголя дольки жирового тела окрашиваются в желтовато-бурый цвет, а отдельные зернышки вокруг ядра — в буровато-черный или красновато-бурый цвет, что, очевидно, указывает на наличие в них гликогена. Биуретовая реакция дает фиолетовую окраску в жировом теле, — указание на наличие белка. Окраска по Фельгену, являющаяся специфической реакцией на дезоксирибонуклеиновую кислоту, выявляет ее в ядре, в темных гранулах зернистых гемоцитов и наружного слоя жирового тела, а также в виде сине-фиолетового облачка вокруг капель жира (в этих же клеточных элементах). В адипоцитах и клетках внутреннего слоя жирового тела интенсивно окрашиваются лишь хромидии ядра. Окраска по Браше (реакция на рибонуклеиновую кислоту) выявляет белок в виде мелких гранул как в зернистых гемоцитах и клетках наружного слоя жирового тела, так и в адипоцитах и клетках внутреннего слоя жирового тела. В последних рибонуклеиновая кислота обнаруживается в виде мелких гранул в протоплазме между зернышками протеинов (пептид), составляющими основную массу белковых запасов клетки; эти зернышки красятся в голубовато-синий цвет бром-фенил-блау, а при окраске азур-эозином — в розово-фиолетовый цвет. Таким образом, природа белков и их местоположение в различных форменных элементах гемолимфы существенно различны. Подробнее об этом см.: Рубцов, 1959. Гемолимфа содержит растворенный белок, окрашивающийся в виде

хлопьев нейтраль-ротом в малиновый цвет, и огромное количество мелких темных и более крупных светлых белковых гранул, свободные капли жира и другие включения, очевидно белковой природы, выявляющиеся при окраске нейтраль-ротом, азор-эозином и бром-фенил-блау. Среди темных белковых гранул многие гантелевидной формы либо парами, в интенсивном броуновском движении.

Реакция адипоцитов и зернистых гемоцитов, а также различных участков одной и той же дольки внутреннего слоя жирового тела, заметно различается. Адипоциты красятся нейтраль-ротом в малиново-фиолетовый или оранжевый цвет, зернистые гемоциты — в соломенно-оранжевый. Окраска отдельных долек жирового тела (особенно мелких, откуда частицы запасных пищевых веществ расходуются, по-видимому, в первую очередь) выявляет по отдельным клеткам всю гамму переходов от соломенного через оранжевый к малиновому. В таких истощенных дольках жирового тела реакция ядра меняется из щелочной на кислую, причем ядро отчетливо выявляется малиновой окраской нейтраль-ротом. Яичники окрашиваются нейтраль-ротом в светло-малиновый цвет.

С первых же часов развития куколки фолликулярный эпителий начинает интенсивно функционировать. Клетки его при этом дифференцируются, быть может, размножаются (рис. 2, $фа_1$, $фа_2$). В первый фолликул начинают поступать капли жира и белка (рис. 2, $м_3$). Различие клеток и питательных веществ, поступающих в фолликул, выявляются окраской уже на первых этапах развития яйца. В крупных клетках ядро отчетливо видно и на живых клетках без окраски; нейтраль-ротом они почти не окрашиваются. Мелкие клетки, напротив, интенсивно окрашиваются в темно-малиновый цвет, и при окраске азор-эозином выявляется зернистое или округлое ядро. Капельки, поступающие в фолликул, состоят в основном из двоякого рода веществ: жиров, интенсивно красящихся суданом III и не окрашивающихся нейтраль-ротом, и белковых гранул, хорошо красящихся нейтраль-ротом в малиновый цвет (рис. 2, $м_4$).

Накопление желтка в первом фолликуле у куколки *Сперхия ларпоника* End. протекает очень быстро. На 2—3-й день первый фолликул увеличивается по объему в 3—4 раза. На 6—7-й день, реже на 10-й, т. е. к концу развития куколки, размеры первого фолликула возрастают до 180×280 — 180×300 μ . Питательные клетки сдвигаются к проксимальному полюсу яйца и дегенерируют. Образуется хорион. Яйцевая клетка просвечивает сквозь массу желтка посредине фолликула уже на 3—4-й день развития куколки. На 5—6-й день яйцевая клетка становится незаметной от непрозрачной массы наполняющего яйцо желтка. К концу развития куколки яйца достигают своих дефинитивных и относительно крупных размеров — 200×320 μ . Привлекает внимание относительно небольшое количество одновременно созревающих яиц. В каждом яичнике — около 70 яиц; общее число яиц на одну самку таким образом составляет около 150, реже достигает 200. В процессе развития яиц многие дольки жирового тела сильно сокращаются в размерах, общее число их уменьшается, они обедняются жировыми и белковыми включениями. Яичник в целом несет на себе отдельные крупные энцитойды (30—40 μ), богатые жировыми каплями и белковыми включениями неправильной формы и, как обычно, темными округлыми белковыми гранулами (рис. 2, 3, 4, б).

На фазе куколки возникают и развиваются, параллельно с формированием других органов насекомого, отсутствовавшие на фазе личинки части половых органов: семеприемник, придаточные железы, семепроводы, трубчатые железы у самок, а также половые придатки у самцов.

Развитие половых продуктов самцов на фазе куколки у растительноядных видов протекает также ускоренными темпами. К моменту вылета самцов они располагают вполне оформленными половыми органами

со зрелыми подвижными сперматозоидами (рис. 5). Самцы отличаются по объему вдвое-втрое меньшими размерами. Жировое тело также развито слабее.

По описанной схеме протекает развитие половых продуктов и жирового тела и у альпийской мошки (*Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz.) (рис. 4). Как и у карельской мошки, внутренний слой жирового тела у личинки альпийской мошки к моменту окукливания достигает крупных размеров. Жировое тело (наружный и внутренний слой), зернистые гемоциты и адипоциты характеризуются относительно крупными размерами и большим количеством в них белка. Особенно сильно развит наружный слой жирового тела и генетически родственные ему зернистые гемоциты. Как в жировом теле, так и в гемоцитах характерно относительно большое количество белка (особенно в форме темных гранул) и малое количество жира. Поступление желтка в первый фолликул начинается с первых дней развития куколки. Привлекают внимание чрезвычайно резкие различия в размерах клеток фолликулярного эпителия (рис. 4, *am*). Клетки проксимального отдела первого фолликула, граничащие со вторым фолликулом, значительно меньше и, очевидно, функционируют слабее или по-иному, нежели клетки дистальные. Нам удалось наблюдать на первых этапах развития фолликула поступление в фолликул со стороны яйца не только различных по размерам капелек, дающих реакцию на жир и белок, но и темных белковых гранул (рис. 2, *б*).

К концу развития куколки первый фолликул заполнен желтком и достигает размеров около $200 \times 300 \mu$.

Второй фолликул и гермарий, как и у карельской мошки, к моменту завершения развития яиц в куколке почти полностью дегенерируют. По сравнению с карельской мошкой, развитие яиц у альпийской мошки несколько запаздывает. К концу развития в куколке они сохраняют функционирующий фолликулярный эпителий, имеют характерную для незрелых яиц правильно овальную форму, хотя оболочки яйца не имеют дефинитивной оформленности, как у карельской мошки.

Еще менее продвигается развитие яиц в куколке у видов *Gymnorais*. Самка *G. bifistulatus* Rubz. вылетает по существу с незрелыми яйцниками. И строение их, и размеры, очевидно, требуют дополнительного развития, которое завершается уже у взрослых насекомых.

РАЗВИТИЕ ЯИЦ У ВЗРОСЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Свежевылетевшая самка карельской мошки имеет яйца дефинитивных размеров ($200 \times 320 \mu$), если и нуждающиеся в дополнительном развитии, то самом незначительном, которое протекает очень быстро в течение первых двух дней без всякого дополнительного питания. За это время жировое тело постепенно потребляется и на 3-й день исчезает почти полностью. У свежевылетевшей самки насчитывается еще около 60—70 долек жирового тела, общий объем которых составляет $0.2-0.3 \text{ мм}^3$. На 2-й день он уменьшается вдвое. На 3—4-й день даже при подкормке сахаром жировое тело расходуется полностью, остается 5—10 небольших долек размером $40 \times 50 \times 100 \mu$, почти свободных от жира и белковых гранул, с хорошо заметными ядрами и многочисленными экскретами. Появляются в большом количестве нефроциты (рис. 2, 3, *и*). Адипоцитов и зернистых гемоцитов в гемолимфе почти нет. В сохранившихся зернистых гемоцитах, равно как и в жировом теле, почти нет капелек жира, очень мало белковых гранул и много экскретов. Яйца окрашиваются нейтраль-ротом в светло-розовый цвет. В растворе Луголя яйца соломенно-желтые, в красно-бурый цвет окрашивается лишь один полюс, реже оба (рис. 3, *жк*).

Зоб при наличии жидкости обычно раздут и содержит раствор сахара (при искусственной подкормке). Никаких форменных элементов в зобе

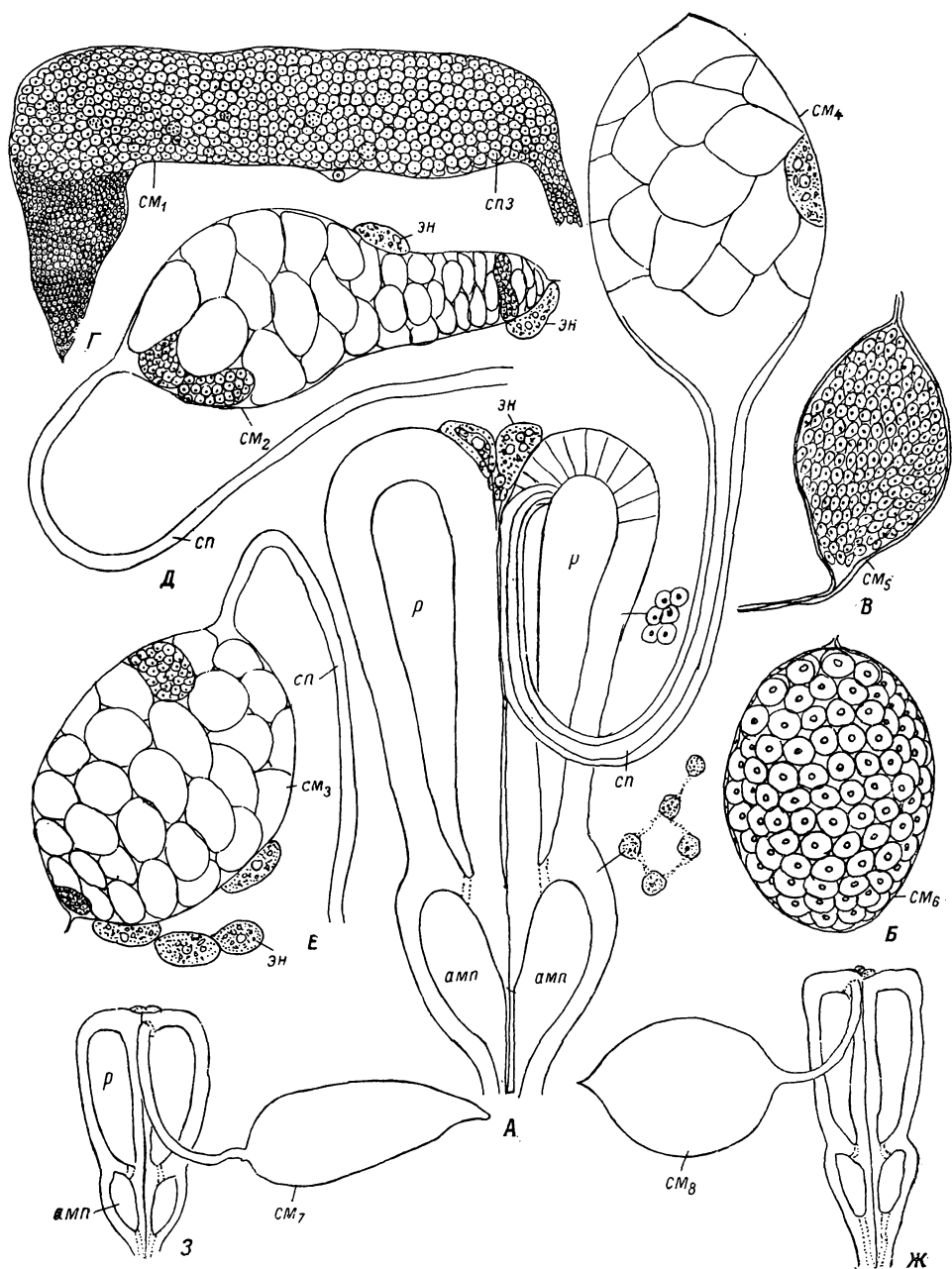


Рис. 5. Половые органы самцов.

A — *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz., свежетродившийся самец; *Б, В, Г* — *Eusimulium bicornе* Dor. et Rubz.: *Б* — зачаток семенника у личинки 2-й стадии; *В* — то же у личинки предпоследней стадии; *Г* — то же у личинки последней стадии; *Д* — то же у личинки последней стадии у *Eusimulium latipes* Mg.; *Е* — то же у личинки последней стадии *Odagnia ornata* Mg.; *Ж* — половые органы у свежетродившегося самца того же вида; *З* — то же у *Simulium morsitans longipalpe* Belt.

не обнаруживается. На 3—4-й день самки в лабораторных условиях (в пробирке) откладывают яйца.

Заключение о кратковременности созревания яиц после отрождения у самок карельской мошки основывается на наблюдениях в лаборатории. Копуляция начинается сразу после отрождения (через полчаса—час). Копуляция у карельской мошки наблюдалась многократно в лабораторных и полевых условиях и может быть истолкована, как способность самок к откладке яиц вскоре после отрождения. На это указывают и полевые наблюдения. Самки, отрождающиеся из водоема, не летают далеко от его берегов, сразу после отрождения копулируют и вскоре приступают к откладке яиц. Наличие пищевых резервов в жировом теле и гемоцитах является, очевидно, запасом, предназначенным преимущественно для процессов жизнедеятельности, связанных с откладкой яиц. В лабораторных условиях, где отсутствуют подходящие условия для откладки яиц, уже оплодотворенные самки не откладывают яиц до полного израсходования энергетических запасов жирового тела. Заслуживают быть отмеченными в процессе развития яичников у карельской мошки: относительно равномерное и одновременное развитие отдельных яйцевых трубочек, равномерное накопление жирового тела у разных особей, крупные размеры яиц и небольшое их число. В этих отношениях растительноядные виды заметно отличаются от облигатных и факультативных кровососов.

Сходным образом протекает развитие яиц у взрослых насекомых альпийской мошки. Они также копулируют вскоре после вылупления. Жировое тело у свежееотродившихся особей достигает значительных размеров, а зернистые гемоциты и адипоциты многочисленны. В лабораторных условиях самки и самцы сосут нектар и воду. Продолжительность жизни при этом у них невелика и определяется, по нашим наблюдениям, 2—3 днями. Откладка яиц у этого вида не наблюдалась, но вскрытие погибших самок обнаруживало в яичниках зрелые яйца.

Очевидно, по-иному протекает развитие у облигатно растительноядных *Gymnops bifistulatus* Rubz. Тот факт, что самки отрождаются с недоразвитыми яичниками и сильно развитым жировым телом, указывает на необходимость дополнительного развития яиц на фазе взрослого насекомого. В связи с редкостью нахождения этого вида в природе и резко выраженной стенобионтностью развитие яиц у этого вида не было прослежено до конца.

У всех растительноядных видов возможен только один гонотрофический цикл. Это следует из фактов дегенерации второго фолликула и гермация к моменту завершения развития яйца в первом фолликуле, истощения запасов жирового тела и гемоцитов и отсутствия каких-либо указаний на возможность их восстановления, судя по лабораторным опытам. Этот вывод подтверждается полевыми наблюдениями. Самки вскоре после вылета исчезают и личинки следующего поколения дружно появляются лишь через год ранней весной в апреле (у карельской мошки) или летом в июне (у альпийской мошки). Окукливание (также дружное) у карельской мошки протекает в конце июня—начале июля, у альпийской обычно в конце августа.

Намеченный здесь единственный гонотрофический цикл свойствен, по-видимому, также другим растительноядным видам — *Prosimulium macropyga* Lundstr., *Cnephia johanseni* Rubz., *Stegopterna* spp. и другим.

ЛИТЕРАТУРА

- Ам о с о в а И. 1956. Фауна и биология мокрецов р. Culicoides (сем. Heleidae) хвойно широколиственных лесов юга Приморского края. Автореферат. Зоолог. Инст. АН СССР : 1—19.
- Г л у х о в а В. М. 1956. Фауна и экология мокрецов (Culicoides) Карело-Финской ССР. Автореферат. Зоолог. инст. АН СССР : 1—16.

- Д о л м а т о в а А. В. 1946. О способности к автогенному развитию яйцников у *Phlebotomus papatasi* (Scop.). Мед. параз. и паразит. болезни, 15, 3 : 58—62.
- Е н и к о л о в С. К. 1950. Автогенное размножение *Anopheles hyrcanus* Pall. Мед. параз. и паразит. болезни, 19, 6 : 544—545.
- О л с у фьев Н. Г. 1940. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней. Зоолог. журн., 19 : 445—455.
- П р о к о фьева К. К. 1959. О возможных типах созревания яиц у некровососущих видов мошек (Diptera, Simuliidae). Энт. обзор., 38, 1 : 58—63.
- Р у б ц о в И. А. 1955. Об изменениях активности кровососущих мошек в связи с гонотрофическим циклом. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 21 : 353—364.
- Р у б ц о в И. А. 1956. Питание и факультативность кровососания у мошек (Diptera, Simuliidae). Энт. обзор., 35, 4 : 731—751.
- Р у б ц о в И. А. 1958. Гонотрофический цикл у кровососущих мошек. Паразитолог. сб. Зоолог. инст. АН СССР, 18 : 255—282.
- Р у б ц о в И. А. 1959. Гемолимфа и ее функции у мошек. Энт. обзор., 38, 1 : 32—57.
- B e l l a m y R. E. a E. H. K a r d o n s. 1958. A strain of *Culex tarsalis* Coqu. reproducing without blood meals. Mosquito News, 18, 2 : 132—134.
- D a v i e s D. M. a B. V. P e t e r s o n. 1956. Observations on the mating, feeding, ovarian development and oviposition of adult blackflies (Simuliidae, Diptera). Canad. Journ. Zool., 34 : 615—655.
- P u r i J. M. 1925. On the life history and structure of the early stages of Simuliids. Parts I, II. Parasitology, 17 : 295—369.
- W a g n e r W. 1925. Bau und Function des Atmungssystems der Kriebelmücken-larven. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol., 42 : 441—486.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The development of gonads in the larval phase is similar with that in blood-sucking species. Essential differences rise in the pupal stage. In young larval instars the outer layer of the fat body is developed in general, the inner layer grows intensively only in the last instar. Haemocytes increase in number at the time of moulting, especially they are numerous within the period of metamorphosis. The development of gonads in the pupal stage of non-bloodsucking species of the genera *Cnephia* and *Prosimulium* carries out more quickly and the maturing of eggs goes more far than in bloodsucking species. In biochemical relation the fat body, adipocytes and granular haemocytes of non-bloodsucking species differ in relatively greater quantity of albumin storage and in different qualitative contents of haemolymph and yolk in the egg. By the end of pupal development in *Cnephia lapponica* End. and *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. the egg in the first follicle is filled with yolk and reaches nearly definitive sizes. Seminal receptacles, spermaduct, accessory glands, tube glands in females and external genitals in males develop in the pupal stage. Freshly emerged adults copulate at the first hours, in 2—3 days ovaries mature and females without or nearly without supplementary feeding, only consuming water, can lay eggs. *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. develop in the similar way, though needs more supplementary carbohydrate feeding. In the process of vital activity the storage of the fat body and haemolymph are completely consumed at the very first days and cannot be renewed.

In *Gymnopais bifistulatus* Rubz. females are emerged with under-developed ovaries and with larger food storage in the fat body and haemolymph. This species needs a longer period of supplementary feeding to complete the development of gonads.

In all non-bloodsucking species the only one gonotrophic cycle is possible. All non-bloodsucking species develop in one generation within a year though the appearance of adults can take place both in spring (*Cnephia lapponica* End., *Prosimulium macropyga* Lundstr.) and in autumn (the majority of species).