

А. С. Мончадский

**ЛЕТАЮЩИЕ КРОВОСОСУЩИЕ ДВУКРЫЛЫЕ НА ТЕРРИТОРИИ СССР
И НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ НАПАДЕНИЯ
НА ЧЕЛОВЕКА**[A. S. MONTSCHADSKY. BLOOD-SUCKING FLIES IN THE USSR AND SOME
REGULARITIES OF THEIR ATTACK AT MAN].

На территории СССР, как и всюду в странах умеренного климата, наибольшее значение среди кровососущих двукрылых имеют комары, мошки, мокрецы и слепни. За исключением покрытых вечным снегом и ледниками горных вершин и островов высокой арктики, нет уголка суши, где бы отсутствовали представители этих семейств кровососов. Очаги постоянного их размножения приурочены главным образом к неосвоенным или малоосвоенным человеком местностям. Хозяйственное их освоение, изменяя веками и тысячелетиями складывавшиеся сообщества, значительно снижает численность кровососущих двукрылых. Так, освоение широколиственных лесов на юге Дальнего Востока вызвало подсыхание поверхностного слоя почвы и привело к резкому снижению численности мокрецов, составлявших там более 90% всех кровососущих двукрылых. Регулирование стока рек путем их шлюзования или при постройке на них плотин и гидроэлектростанций приводит к снижению численности развивающихся в этих реках мошек. Гидротехническая мелиорация и осушение заболоченных территорий способствуют значительному снижению численности комаров, мокрецов и слепней.

Наиболее пораженными различными кровососами ландшафтно-географическими зонами в СССР являются тундровая и таежная, в меньшей степени — степная, лесостепная, полупустынная и пустынная зоны. Это, в первую очередь, связано с широтой распространения и распределения мест массового выплода отдельных видов и групп кровососов в различных зонах.

На обширных пространствах тундры, лесотундры и севера таежной зоны слой вечной мерзлоты после таяния снега задерживает воду на поверхности почвы и создает огромное количество неглубоких, хорошо прогреваемых незаходящим солнцем водоемов и заболоченностей — мест ежегодного массового развития арктических и субарктических видов комаров рода *Aedes*. Даже в местностях с сильно пересеченным рельефом всегда имеется большое число лишенных стока болот, обеспечивающих огромную численность комаров. Более южные виды проникают на север по поймам крупных рек. Их численность может испытывать сильные колебания в зависимости от высоты и сроков наступления весеннего паводка, в результате которого в отдельные годы большинство пойменных водоемов становится проточными, личинки сносятся вниз по течению и погибают. Большинство крупных и мелких рек севера является местом выплода значительного числа видов мошек. Некоторые из них достигают

там такой численности, что как кровососы, особенно во вторую половину лета и осенью, могут соперничать с комарами. Многочисленные заболоченности и их берега и поймы рек служат местами выплода слепней и мокрецов.

Численность комаров и мошек всегда высока и не испытывает значительных колебаний в отдельные годы. Численность слепней понижается в годы с холодным и дождливым летом и в следующие за ними, тогда как жаркое и засушливое лето (например лето 1946 г.) вызывает на севере резкое снижение численности мокрецов.

Таяжная зона, особенно в равнинной части, также богата лесными и луговыми заболоченностями, площадь которых весной возрастает во много раз и служит местом развития разнообразной фауны комаров из родов *Aedes*, *Theobaldia* и др. Влажный поверхностный слой почвы лесов, богатый гниющими растительными остатками, илистое дно многочисленных непересыхающих водоемов являются источником выплода ряда видов мокрецов, местами достигающих невероятной численности. В конце мая и в начале июня в дальневосточной тайге мокрецы нападали на человека в количестве свыше 5000 самок за 5 минут. Густая сеть рек служит местом массового развития ряда видов мошек, а на заболоченных лугах, в моховых болотах, на песчаных отмелях рек и озер и вдоль их берегов в массе развиваются слепни.

Сходные с таяжной зоной условия массового размножения кровососущих двукрылых имеются и в лесной зоне, особенно там, где по условиям рельефа местности сток весенних вод затруднен или замедлен. Таковы, например, значительные территории лесных массивов и заболоченностей в Белорусской, Эстонской, Литовской ССР, в которых сейчас проводятся крупные осушительные работы. В лесной зоне, особенно в южной ее части, большую роль в качестве мест массового выплода кровососов начинают играть поймы крупных рек.

Южнее лесной зоны — начиная от лесостепной и кончая пустынной зоной — площадь мест выплода большинства кровососущих двукрылых все более и более сокращается. Сказывается действие засушливого климата. Лишь в местностях, лишенных стока или со слабым стоком, на значительных пространствах сохраняются обширные мелкие заболоченности и озера на разной стадии засоления, которые являются местами массового размножения комаров, слепней и в меньшей степени мокрецов. Таковы, например, Барабинские озера в Западной Сибири и ряд крупных и мелких озер и заболоченностей в полупустынных Казахстана. В этих зонах места массового размножения кровососов носят резко ограниченный, очаговый характер и, как правило, не охватывают таких обширных пространств, как это наблюдается в более северных зонах.

В южных зонах первостепенными очагами массового размножения кровососущих двукрылых являются поймы и дельты рек. Часто только они и редкие колодцы являются источником вылета кровососов в прилегающих к ним безводных или маловодных территориях. Значение этих очагов особенно велико потому, что населенные пункты особенно густо расположены в оазисах вдоль рек. В таких приречных очагах видовой состав, сезонная активность и численность кровососущих двукрылых, помимо климатических и топографических факторов, определяются гидрологическими факторами, в особенности сроками наступления, длительностью и высотой паводка.

Пойма и дельта крупных рек юга СССР прежде всего отличаются обилием комаров. Фактически вся затопляемая паводковыми водами территория является местом массового их развития. Площадь ее колеблется в зависимости от высоты паводка, но слишком высокий паводок усиливает проточность поймы и вызывает снос личинок вниз по течению, пи-

падение их в основное русло реки и последующую гибель. В такие годы численность ряда видов комаров (*Aedes vexans* Mg., *Aedes caspius* Pall.) уменьшается. Однако при высоком паводке увеличивается площадь более постоянных пойменных озер, стариц и ильменей, что после спада воды увеличивает площадь мест массового выплода ряда видов малярийных (*Anopheles hyrcanus* Pall., *A. maculipennis messeae* Flln., а в более южных районах — *A. maculipennis sacharovi* Favre и *A. pulcherrimus* Theob.) и немалярийных (*Culex modestus* Fic., *Mansonia richiardii* Fic., *Uranotaenia unguiculata* Edw. и др.) комаров.

Мошки в значительной численности встречаются в крупных южных реках, особенно в среднем и нижнем их течении и в дельтах, где количество их может увеличиваться за счет миграций личинок вниз по течению. Нижнее течение и дельта Волги являются в этом отношении хорошим примером. Слепни в условиях речной поймы и в дельтах тоже находят весьма благоприятные условия для размножения. Их фенология, однако, вследствие влияния паводка, изменяется. Весенний подъем воды задерживает вылет слепней из куколок. В поймах южных рек, берущих начало в горах и имеющих поэтому летний паводок, такой задержки вылета не наблюдается. Мокрецы не достигают в поймах южных рек большой численности, но местами, по последним исследованиям Гудевича, в Средней Азии и в Закавказье их нападение весьма заметно.

На юге СССР к рассмотренным выше семействам кровососущих двукрылых прибавляются москиты. Их резко очерченные очаги размножения в ближайшем окружении человека являются вторичными. Первичные, природные очаги их массового размножения рассеяны в дикой природе более диффузно. Они приурочены к норам и логовам мелких и крупных млекопитающих, к гнездам птиц, норам рептилий и к другим стациям, где может происходить накопление органических остатков в условиях затенения и высокой влажности.

Численные соотношения между нападающими представителями отдельных семейств кровососущих двукрылых в различных типах очагов их массового размножения, учитывая обширность территории Союза, выяснены еще недостаточно.

В таблице (стр. 550) приведен ряд примеров различных численных соотношений между нападающими кровососами. Естественно, приведенные суммарные данные сильно изменяются в одной и той же местности прежде всего в зависимости от сезона. Так, на севере могут сначала преобладать мошки, которых быстро численно перегоняют комары; в середине лета к ним присоединяются слепни, а в августе быстро снижается нападение комаров, начинается нападение мокрецов, которые вместе с мошками в сентябре заканчивают сезон активности с наступлением стойких похолоданий. Состав нападающих кровососов может резко изменяться в одном и том же пункте, в одно и то же время, в зависимости от объекта нападения. Из таблицы видно, что северный олень привлекал при прочих равных условиях значительно большее количество мошек и слепней, чем человек. Комары при этом нападали приблизительно в равной численности.

Интересны различия в составе нападающих на человека кровососущих двукрылых в течение одного и того же сезона в двух точках горной тайги на Дальнем Востоке, отстоящих друг от друга на 30—35 км (см. таблицу, место исследования 10). Одна из точек находилась в глухой тайге, там резко преобладали мокрецы. В другой точке в полuosвоенной, сильно разреженной тайге численность мокрецов резко снижена, и преобладание имеют комары.

Абсолютная численность нападающих в единицу времени на человека или животное кровососов в очагах их массового размножения очень

сильно изменяется в зависимости от ряда факторов. Приведем несколько примеров средней и максимальной численности их нападения, полученных методом полного сбора при помощи учетного колокола.

Соотношения между численностью нападения представителей различных семейств кровососущих двукрылых в различных пунктах СССР

Место исследования	Автор и год	Соотношения между семействами (в %)				
		кома- ры	мош- ки	мок- рецы	слеп- ни	мо- скиты
1. Малоземельская тундра; нападение на:						
а) человека	Мончадский (1950)	84.0	15.0	0.7	0.3	—
б) северного оленя	Бреев (1950)	7.0	91.0	—	2.0	—
2. Лесотундра (Кольский полуостров)	Гуцевич и Гребельский (1951)	19.0	41.0	39.0	1.0	—
3. Эстонская ССР (окрестности гор. Тарту)	Ремм (1955)	54.0	27.0	17.0	2.0	—
4. Чувашская АССР	Гуцевич (1943)	80.0	14.0	5.5	0.5	—
5. Дельта Волги	Мончадский (1956)	91.0	7.5	0.1	1.4	—
6. Южный Таджикистан (Средняя Азия)	Благовещенский, Брегетова и Мончадский (1943)	93.3	0.1	3.0	0.5	3.1
7. Восточная Сибирь (р. Ангара)	Мончадский (1956)	6.0	90.0	2.0	2.0	—
8. Забайкалье	Гуцевич (1939)	69.0	28.0	1.0	2.0	—
9. Хабаровская обл.	Гуцевич (1940)	50.5	26.0	13.0	0.5	—
10. Приморская обл.: а) неосвоенная тайга	Мончадский и Раздвинловская (1948)	0.7	1.0	98.0	0.3	—
б) полuosвоенная тайга	Гуцевич (1940)	70.0	4.0	26.0	—	—

В сезон наибольшей численности мокрецов (*Culicoides obsoletiformis* Am.) на Дальнем Востоке в тихую погоду за 5 минут нападало на человека в среднем около 700 самок при максимумах по утрам и вечерам выше 6000 (Мончадский и Радзивиловская, 1948). На севере, в период массового лёта в тихую, теплую погоду за 5 минут нападало на человека, в зависимости от времени дня, в среднем от 365 до 715 самок *Aedes* при максимуме 1100 комаров (Мончадский, 1950). Одновременно средняя численность мошек достигала там всего нескольких десятков при абсолютном максимуме 284 мошки (Берзина, 1953). Там же на северном олене абсолютный максимум достигал 6474 мошки за 5 минут (Бреев, 1950). В дельте Волги численность нападающих комаров была в среднем вдвое ниже, чем на севере (Мончадский, 1956). В пойме р. Волги, в нижнем ее течении, на 1 корову за 5 минут нападало в среднем 128 комаров (*Aedes vexans* Mg., *Anopheles hyrcanus* Pall.) при максимуме 1130 самок (Кудрявцева, 1955). В Восточной Сибири на берегах Ангары средняя численность нападавших мошек (*Gnus cholodkovskii* Rubz.) достигала в течение сезона в 1953 г. 120 за ½ часа при максимуме 2520 самок, тогда как в 1954 г. средняя численность была в 5 раз меньше, а максимум нападения был около 1000 самок.

Вредоносность любого кровососа и переносчика болезней проявляется только при прямом и непосредственном его контакте с его жертвой. Из этого элементарного факта вытекает большое практическое значение знания всех условий, которые способствуют или препятствуют осуще-

ствлению этого контакта. Исследование этих важных вопросов поведения и биологии кровососущих двукрылых начато сравнительно недавно и развивалось в двух направлениях. Первое из них, преимущественно экспериментальное, ставило задачей исследование вопроса, как и чем привлекаются летающие кровососы, главным образом комары, к объектам нападения и кровососания. Эти исследования весьма успешно и результативно проводились главным образом английскими и американскими исследователями. Они общеизвестны, поэтому их касаться не буду. Другое направление ставило задачей изучение влияния факторов внешней среды, преимущественно погодных, на лётную активность и нападение кровососущих двукрылых на человека и, в меньшей степени, на животных. Эти вопросы в ряде исследований были связаны с проблемой горизонтального и вертикального распределения комаров в очагах желтой лихорадки и других тропических болезней (Bates, 1944; Haddow, 1945a, 1945b; Haddow, Gillet a. Highton, 1947; Haddow a. Mahaffy, 1949; Mattingly, 1949; Lumsden, 1952, и др.). Мошкам посвящены специальные исследования (Davies, 1952).

В Союзе ССР исследования влияния погодных факторов на активный лёт и нападение комаров, мошек, мокрецов и, в меньшей степени, слепней ставились как вопросы самостоятельного значения. Они проводились в различных зонах, преимущественно по единой методике (Мончадский и Радзивиловская, 1939 и 1948; Павловский, 1946; Мончадский, 1952), и позволили сделать ряд выводов, имеющих общее значение для всех летающих кровососущих двукрылых. Обзор некоторых результатов этих исследований составляет вторую часть моего сообщения.

ТИПЫ НАПАДЕНИЯ КРОВОСОСУЩИХ ДВУКРЫЛЫХ

Как и у хищных животных, следует различать два типа: 1) п о и с к о в ы й лёт — голодные самки при определенных условиях внешней среды покидают свои убежища и активно отыскивают объекты кровососания; этот тип наблюдается у всех групп кровососущих двукрылых, но у слепней он абсолютно преобладает, а у мокрецов выражен заметно слабее, чем у комаров и мошек, и 2) п о д с т е р е г а ю щ и й т и п н а п а д е н и я — голодные самки, находящиеся в растительном ярусе или на поверхности почвы, вследствие угнетающего их активность воздействия внешних факторов (сильное освещение, близкие к нижнему порогу активности температуры и т. п.), но будучи в потенциально активном состоянии, под влиянием раздражения от проходящих поблизости от них людей или животных активно взлетают и постепенно, по мере движения своих жертв, накапливаясь в численности, преследуют их и нападают на них. Этот тип нападения и лёта резко всего выражен у комаров и мошек, слабее — у мокрецов и не наблюдается у слепней. В отличие от поискового лёта он может быть назван индуцированным лётом сопровождения. Частным случаем подстерегающего типа нападения является наползание: сидящие в растительном ярусе самки при медленном прохождении в непосредственной близости от них пасущихся животных или людей наползают на их ноги, массами ползут вверх, пробираются в шерсть или под одежду и сосут кровь. Наползание особенно характерно для мокрецов, как исключение наблюдается у мошек и отсутствует у комаров и слепней и происходит при неблагоприятных для лёта погодных условиях (близкие к нижнему порогу активности температуры, сильная роса и т. п.). Так, по наблюдениям Глуховой (1956), в Карело-Финской ССР у мокрецов наползание резко преобладает над лётом рано утром, тогда как в течение дня и в не слишком холодные вечера лёт преобладает над наползанием.

ЗАВИСИМОСТЬ ЛЁТА И НАПАДЕНИЯ ОТ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Нападение при активном поисковом лёте в наибольшей степени зависит от погодных условий. Практически те значения отдельных факторов среды, которые в той или иной степени угнетают активный лёт голодных самок, соответственно и определяют численность той части их популяции, которая под влиянием этих факторов перешла от лёта к потенциально активному состоянию, т. е. к подстерегающему типу нападения. То же относится и к явлению наползания у мокрецов. Поэтому изучение влияния внешних факторов на активный лёт и нападение тех или иных кровососущих двукрылых одновременно позволяет судить и о зависимости других типов их нападения от этих факторов.

Такое исследование, проводимое в природных условиях, наталкивается при анализе полученных данных на большие трудности, отсутствующие при экспериментальных исследованиях в лаборатории. Эти трудности заключаются в многообразии всей совокупности одновременно воздействующих на голодных самок факторов внешней среды и в постоянном, но не адекватном друг другу изменении количественных значений этих факторов. Поэтому прежде всего необходимо установить удельное значение отдельных факторов для изучаемого явления — активного лёта и нападения кровососущих двукрылых, т. е. выяснить, какие из внешних факторов и в каком сочетании являются необходимыми условиями, во-первых, для перехода исследуемых кровососов от потенциально активного состояния (подстерегающего типа нападения) к активному поисковому лёту и нападению и, во-вторых, для его прекращения, т. е. являются факторами ведущего значения; какие из внешних факторов определяют только количественную сторону активного лёта и нападения и какие из них являются безразличными и служат только «нейтральным» фоном. Естественно, что резкой границы между факторами, определяющими качественную и количественную стороны активного лёта и нападения голодных самок может и не быть. Один и тот же фактор (например температура) при одних значениях может определять качественную, а при других количественную сторону явления нападения. Некоторые факторы, такие как ветер, влияют только на количественные показатели лёта, могут его прекратить, но не могут изменить основных его закономерностей, выраженных в суточном ритме.

Те факторы внешней среды, которые испытывают строго закономерные периодические, суточные и сезонные изменения и определяют основные элементы сезонного и суточного ритма лёта и нападения, должны оказывать поэтому на кровососущих двукрылых наибольшее влияние. Таким образом, исходя из ясно выраженного приспособительного характера поведения кровососущих двукрылых, основные закономерности их активного лёта и нападения, имеющие важнейшее значение и для жизни отдельной особи и для вида в целом, должны быть теснейшим образом связаны с периодическими изменениями света и температуры.

Свет. Наиболее сильное влияние оказывает свет. Это влияние прежде всего сказывается в определении периода суток, в течение которого вообще возможен активный лёт. Общеизвестно, что слепни и мошки, как правило, летают только в светлое время суток, комары — и в темное, и в светлое время суток, а мокрецы занимают промежуточное положение. Влияние оказывают как абсолютные значения света, так, в особенности, быстрые его изменения, прежде всего связанные с периодами захода и восхода солнца. Наступающий при этом быстрый переход от дневного освещения или от ночной темноты к сумеркам оказывает резкое стимулирующее воздействие на всех находящихся в потенциально активном состоянии голодных самок комаров, мокрецов и, в меньшей

степени, мошек. Так как изменения силы света, хотя и в различной степени, но мгновенно проникают во все микростаии их дневок, то это стимулирующее действие сказывается одновременно на всех голодных самок, охватывает всю соответствующую часть популяции и проявляется поэтому с особой отчетливостью. Именно вечерним и утренним сумеркам соответствуют поэтому вечерний и утренний максимумы активного лёта и нападения комаров и мокрецов. При этом, как показали наши наблюдения (Мончадский, 1956), чем быстрее наступают сумерки и чем они короче, тем резче выражено нарастание численности и тем короче период максимумов нападения. Таким образом, ход кривых вечернего и утреннего максимумов лёта у комаров и мокрецов изменяется, при прочих равных условиях, в зависимости от сезона и от широты местности.

Эти данные полностью подтверждаются таким своеобразным «природным экспериментом», каким является солнечное затмение. Во время солнечного затмения наблюдается резкое увеличение численности лёта и нападения комаров, достигающее максимума во время полной фазы. С началом открывания диска солнца численность кровососов начинает убывать, и нападение становится единичным или прекращается с концом затмения (Гуцевич, 1939; Мончадский, 1953).

Наблюдаются видовые различия в отношении к свету. При наступлении вечернего максимума в дельте Волги первыми начинали нападать комары рода *Aedes* (*Aë. caspius* Pall. и *Aë. vexans* Mg.). Их единичное нападение отмечалось при ослаблении света ниже 10 000 люксов, заметно усиливалось при свете ниже 1000 люксов и достигало максимума в сумерки при свете ниже 1 люкса. При этом *Aë. caspius* всегда был более «световыносливым», чем *Aë. vexans*. При освещении ниже 25 люксов было поймано более 76% всех нападавших *Aë. vexans* и 64% *Aë. caspius*. Одновременно летавшие и нападавшие *Anopheles hyrcanus* Pall. и *A. maculipennis messeae* Fll. были типичными сумеречно-ночными видами. Из 17 000 пойманных самок *A. hyrcanus* только 0.7% нападало при свете выше 1000 люксов, а более 90% при свете ниже 25 люксов. Самки *A. maculipennis messeae* заметно более световыносливы, чем самки *A. hyrcanus* (Мончадский, 1956). Отдельные виды мошек тоже различно относятся к свету. На севере (Берзина, 1953), при прочих равных условиях, первыми начинали летать (при свете 10 люксов) *Simulium pusillum* Fries. При увеличении света до 25 люксов начинался лёт *S. venustum* Mg., *S. latipes* Mg. и *S. ornatum* Mg. Однако заметное увеличение численности *S. venustum* начиналось при свете 500 люксов и достигало максимума при свете 1500 люксов. Этот вид оказался наиболее светолюбивым. Аналогичные видовые различия наблюдаются и у мокрецов.

Многочисленные наблюдения показали, что окончание утреннего максимума лёта и нападения при одних и тех же условиях температуры связано с угнетающим влиянием все усиливающегося освещения. При этом виды наименее световыносливые (*A. hyrcanus*, *A. maculipennis*, *S. pusillum* и др.) прекращают лёт значительно раньше. В течение лета в ясные солнечные дни активный поисковый лёт практически отсутствует, и у всех кровососущих двукрылых, за исключением слепней, подстерегающий тип нападения является преобладающим.

Сейчас можно считать твердо установленным, что при активном лёте кровососущих двукрылых зрение играет наиболее важную роль при отыскании объекта нападения (Kennedy, 1940; Sippell a. Brown, 1953; Бреев, 1950, 1951, и др.). При этом кровососущие двукрылые без разбора летят на всякий предмет, выделяющийся на фоне окружающего ландшафта. Только в непосредственной близости от привлечшего их объекта включаются другие репепторы, воспринимающие химические, термические и другие воздействия. Именно ролью зрения можно объяснить общеиз-

вестные факты преимущественного нападения комаров, мошек и слепней в светлое время на животных темной масти и на людей в одежде темного цвета, а в ночное время, наоборот, — на светлоокрашенные предметы, а также стимулирующую активный лёт роль изменений интенсивности освещения при заходе и восходе солнца.

Таким образом, активный лёт самок в период вечернего и утреннего максимумов нападения является ориентированным. Самки подлетают к любому выделяющемуся на общем фоне предмету и, в зависимости от исходящих от него раздражителей, остаются на нем или покидают его. С наступлением полной темноты ориентирующая роль зрения полностью исключается. Если другие факторы (температура, ветер) не выходят за пределы оптимума, лёт продолжается с прежней интенсивностью, но нападение резко снижается вследствие уменьшения степени вероятности встречи подходящего для кровососания объекта. Наступает ночной минимум нападения, продолжающийся до начала рассвета. Так происходит в темные безлунные ночи.

В лунные ночи выключения ориентирующей роли зрения не происходит, и нападение при свете луны численно соответствует, при прочих равных условиях, среднему уровню вечернего максимума. Имеющиеся данные по комарам (Мончадский, 1953) показывают, что численность их ночного лёта и нападения в природе претерпевает закономерные изменения в течение лунного месяца. В период новолуния она имеет 2 максимума — вечерний и утренний. По мере прибывания луны вечерний максимум становится все продолжительнее, а ночной минимум — короче и передвигается на более поздние часы. Во время полнолуния нападение может длиться всю ночь, а при убывании луны вечерний максимум прекращается с наступлением темноты, а утренний — начинается после восхода луны и длится до восхода солнца.

Влияние лунного света на поведение комаров и мокрецов в действительности значительно более многообразно. Роение, в новолуние совпадающее с часами вечернего и утреннего максимумов лёта и нападения, длится в период прибывающей луны в течение первой половины ночи, в полнолуние может длиться всю ночь, а в период убывающей луны начинается с ее восхода. Таким же периодическим изменениям, связанным с фазами луны, подвержены и периоды залета комаров в помещения. Наблюдавшиеся массовые миграции комаров (Rees, 1945) были приурочены к периоду полнолуния.

Фактические материалы по этому вопросу, а также относящаяся к ним литература были детально разобраны в специальной работе (Мончадский, 1953). Здесь же следует только оттенить вытекающий практический вывод о неравноценности с эпидемиологической точки зрения лунного месяца. Период полнолуния от середины 2-й до середины 3-й четверти является эпидемиологически наиболее опасным, притом в течение всей ночи; период новолуния — наименее опасен; в период прибывающей луны более опасна первая половина ночи, в период убывающей луны — вторая. Эту эпидемиологическую неравноценность необходимо учитывать при планировании и практическом осуществлении всех защитных и профилактических мероприятий.

Важно отметить, что отношение к свету претерпевает закономерные изменения с севера на юг. Так, активный лёт мошек за полярным кругом начинает снижаться под влиянием угнетающего действия только сильного освещения в 60 000 люксов и выше (Бреев, 1950; Берзина, 1953); южнее, около Петрозаводска (62° с. ш.) угнетение активности мошек начинается при 20 000 люксов (Усова); в дельте Волги (46° с. ш.) свет в 3000 люксов уже начинает снижать численность летающих мошек,

а при 20 000 люксов активный лёт часто уже полностью прекращается (Берзина, 1953). Виды мошек были различны, но приспособительное значение этих изменений — очевидно. Если бы в условиях незаходящего солнца Крайнего Севера или белых ночей К-ФССР отношение к свету мошек не испытывало бы приспособительных изменений, то была бы практически исключена возможность их активной жизнедеятельности к северу от 60° с. ш.

Температура. Температура по значению — следующий после света фактор. В пределах, допускающих активный лёт, она определяет, при прочих равных условиях, только численность лёта и нападения, достигающую максимума в зоне оптимальных температур. Общие закономерности суточного ритма активного лёта и нападения, определяемые суточными изменениями интенсивности света, при этом не меняются. Это характерно для теплого летнего периода в умеренных широтах.

Весной и осенью, а также на севере, если температура приближается к нижней температурной границе активности или заходит за ее пределы, влияние ее становится решающим. При утренних понижениях температуры утренний максимум на рассвете отсутствует; наблюдается только небольшой лёт и нападение в поздние утренние часы, уже при высоких значениях света. В это время угнетение активного лёта сильным освещением оказывается значительно более слабым, чем летом. При дальнейшем понижении температуры ранней весной и поздней осенью отсутствуют не только утренний, но и вечерний максимумы лёта и нападения, которые падают на наиболее теплые дневные часы. Угнетающее действие сильного освещения в это время полностью отсутствует. На севере, в наиболее светлые летние дни, когда солнце не заходит за горизонт, по нашим наблюдениям (Мончадский, 1950) суточный ритм активного лёта и нападения полностью регулируется температурой.

Прекращение лёта под влиянием высоких температур обычно наблюдать не удается, так как он прекращается раньше под влиянием сильного освещения. Решающее влияние последнего можно легко наблюдать в жаркие летние дни, во вторую половину дня, когда температура еще близка к 30°, а интенсивность освещения уже начинает заметно убывать. В это время наблюдается значительное увеличение численности нападающих мошек, вечерний максимум которых наблюдается задолго до захода солнца (Берзина, 1953). То же, но только позднее, наблюдается и у комаров, когда высокие температуры, днем «препятствовавшие» активному лёту, вечером, при слабом освещении после захода солнца, не препятствуют их массовому нападению.

В пользу этого вывода говорит и резкое увеличение лёта и нападения комаров, мошек и мокрецов во время солнечного затмения, когда при сильном ослаблении света, температура падает незначительно. Весьма важной особенностью является способность всех кровососущих двукрылых изменять свое отношение к температуре как в зависимости от предшествующего температурного режима, так и от общего климатического режима местности. Приспособительное значение таких изменений по отношению к периодически изменяющимся факторам внешней среды очевидно. Наличие такой способности дает возможность проявлять нормальную жизнедеятельность организма не только кровососущих насекомых, но и всех пойкилотермных животных, в пределах естественных колебаний отдельных элементов погоды и климата. Без такой способности, при стабильности реакций на изменения внешней среды, ставилась бы под угрозу сама возможность существования вида. Сводка по этим вопросам опубликована мною 6 лет тому назад (Мончадский, 1950).

У комаров, мошек и мокрецов одного и того же вида наблюдается смещение температурных границ активного лёта и нападения (нижний

порог, зона оптимума и др.) при изменении температурного режима. Так, в Средней Азии у комаров *Mansonia richiardii* Fic. летом при более высоком температурном режиме нижний порог активного лёта и нападения и зона оптимума были на 9° выше, чем у особей той же популяции в том же месте после наступления первых осенних похолоданий (Мончадский, 1946). На севере, за полярным кругом, в наиболее жаркий период лета (конец июля—начало августа) оптимальными температурами активного лёта и нападения у имеющих там только одно поколение комаров рода *Aedes* были 9—24° Ц, тогда как в более холодной первой половине июля зона оптимума была в пределах 6—15° Ц (Мончадский, 1950).

Соответственно для мошек там же эти температурные границы смещались с 18—27 до 12—24° Ц (Берзина, 1953). На Дальнем Востоке Чагин (1945) наблюдал аналогичное смещение: в наиболее жаркий период лета оптимальные для активного нападения комаров температуры были 17—21°, а осенью 13—15° Ц. В зависимости от общего температурного режима местности наблюдается такое же смещение. Слабый активный лёт и нападение на севере начинаются при 3.5—4, в дельте Волги при 7°, а в Средней Азии в различных по температурному режиму местах при 7—10°.

Все эти факты, а также анализ соответствующей экологической литературы привели меня к выводу, что экологические понятия «порог», «граница», как некие константы, имеющие реальное значение, в действительности в природе не существуют. Реальность этих понятий не простирается дальше отдельного частного случая. Практически же мы всегда имеем дело с амплитудами их колебаний. Именно эти амплитуды, их границы, а также скорость наступления реакции смещения частных значений температурных границ при изменении температурного режима являются элементами экологической характеристики вида.

В е т е р. Ветер чисто механически препятствует лёту кровососущих двукрылых, особенно отличающихся мелкими размерами (комары, мошки, мокрецы). Снижение численности по мере усиления ветра показано в ряде работ (Благовещенский, Брегетова и Мончадский, 1943; Чагин, 1945; Брегетова, 1946; Крохина, 1946, и др.) на большом и разнообразном материале. При этом, однако, удается наблюдать у одного и того же вида изменения отношения к ветру в зависимости от общего режима ветра данной местности. В дельте Волги, где сильные ветры — повседневное явление, малярийный комар *Anopheles hyrcanus* Pall. отличается тем, что активно летает и нападает при ветре 1 м в сек., и только более сильный ветер начинает снижать численность его нападения (Мончадский, 1956). В Средней Азии (Чинаев, 1945) и на Дальнем Востоке (Чагин, 1948) ветер около 0.5 м в сек. уже резко угнетает активный лёт этого вида. То же наблюдается и для широко распространенного вида комара *Aedes vexans* Mg. и для мошек.

Другой интересной особенностью, общей всем исследованным кровососущим двукрылым, является их способность выдерживать ветер большей силы, если другие факторы, главным образом температура, находятся в пределах оптимальной зоны.

П р о ч и е и з ы с л у ч а в ш и х с я ф а к т о р о в — влажность в различных ее выражениях (т. е. относительная влажность, дефицит влажности, испаряемость) и атмосферное давление — не оказывают влияния на активный лёт и нападение кровососущих двукрылых. Несмотря на обширные материалы и самый тщательный анализ, не удалось получить сколько-нибудь реальных доказательств их влияния. Получавшиеся при предварительной обработке материалов данные о зависимости численности лёта и нападения от относительной влажности воздуха или дефицита влажности при дальнейшем анализе

естественно объяснялись как результат влияния температуры и света. Это не удивительно, если помнить о достаточно тесной зависимости в каждой данной точке значений влажности от температуры. Имеющиеся в литературе указания на влияние влажности основаны на недостаточном анализе численно недостаточного материала, а также на следовании литературной традиции, которая не всегда отчетливо различает специфику воздействия факторов внешней среды на течение различных жизненных процессов в организме и на поведение организма в целом. В первом случае роль влажности огромна, во втором ее влияние может и отсутствовать.

Что касается атмосферного давления, то стимулирующее активный лёт воздействие его быстрых изменений (см., например, Naufe, 1954) в природе нам наблюдать не удалось. При этом следует отметить, что увеличение лётной активности при падении давления просто и естественно объясняется влиянием обычно сопровождающего такое падение быстрого уменьшения света вследствие резкого увеличения облачности.

Все изложенное относится к странам умеренного климата и севера и не может без существенных изменений и дополнений быть отнесено к тропикам. Надо надеяться, что эти дополнения сделают энтомологи тропических стран Азии, Африки и Америки.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. 1945. Некоторые замечания об изучении активности комаров. Медицинск. паразитолог. и паразитарн. болезни, 14 (5) : 3—5.
- Берзина А. Н. 1953. Нападение мошек на человека в природе. Паразитолог. сборн. Зоол. инст. АН СССР, 15 : 353—385.
- Благовещенский Д. И., Н. Г. Брегетова и А. С. Мончадский. 1943. Активность нападения комаров в природных условиях и ее суточный ритм. Зоол. журн., 22 (3) : 138—153.
- Брегетова Н. Г. 1946. Активность нападения на человека у комаров *Aedes caspius caspius* Pall. и *Aedes vexans* Meig. в природных условиях южного Таджикистана. Изв. АН СССР, сер. биол., 2—3 : 251—279.
- Бреев К. А. 1950, 1951. О поведении кровососущих двукрылых и оводов при нападении их на северного оленя и ответных реакциях оленей. 1. Поведение кровососущих двукрылых и оводов при нападении их на северного оленя. Паразитолог. сборн. Зоол. инст. АН СССР, 1950, 12 : 167—198. 2. Стадность у северного оленя как фактор защиты от нападения кровососов и оводов. Там же, 1951, 13 : 343—354.
- Глухова В. 1956. О типах нападения мокрецов на человека и животных. Зоол. журн., 35.
- Гуцевич А. В. 1937. Материалы по изучению гнуса (кровососущие двукрылые насекомые) на Дальнем Востоке. Тр. Военно-медиц. акад., 8 : 151—169.
- Гуцевич А. В. 1939. Материалы по изучению кровососущих двукрылых насекомых (гнуса) в Забайкалье. Тр. Военно-медиц. акад., 19 : 37—47.
- Гуцевич А. В. 1940. Материалы по изучению кровососущих двукрылых (гнуса) североуссурйской тайги. Зоол. журн., 19 (3) : 428—444.
- Гуцевич А. В. 1943. Кровососущие двукрылые насекомые Присурского лесного массива. Зоол. журн., 22(1) : 19—26.
- Гуцевич А. В. и С. Г. Гребельский. 1951. О кровососущих двукрылых насекомых Кольского полуострова. Тр. Военно-медиц. акад., 46 : 94—99.
- Гуцевич А. В. и А. Н. Скрынник. 1939. О кровососущих двукрылых и клещах в связи с вопросом о предполагаемых переносчиках весенне-летнего энцефалита. Тр. Военно-медиц. акад., 18 : 161—177.
- Крохина М. Ф. 1946. Активность нападения малярийного комара *Anopheles pulcherrimus* Theo. на человека в природе и ее суточный ритм. Изв. АН СССР, сер. биол., 2—3 : 281—298.
- Кудрявцева Г. А. 1955. Материалы по паразитированию комаров р. *Aedes* на крупном рогатом скоте и лошадях. Автореферат диссертации, М. : 1—16.
- Мончадский А. С. 1946а. Активность нападения комаров на человека в природных условиях. Изв. АН СССР, сер. биол., 2/3 : 233—250.
- Мончадский А. С. 1946б. Активность нападения и ее суточный ритм у комара *Mansonia richiardii* Fic. Изв. АН СССР, сер. биол., 2/3 : 299—323.

- Мончадский А. С. 1949. О типах реакции насекомых на изменения температуры окружающей среды. Изв. АН СССР, сер. биол., 2 : 171—200.
- Мончадский А. С. 1950. Нападение комаров на человека в природных условиях субарктики и факторы, ее регулирующие. Паразитол. сборн. Зоол. инст. АН СССР, 12 : 123—166.
- Мончадский А. С. 1952. Летающие кровососущие двукрылые — гнус. Способы защиты и методы исследования. Изд. Зоол. инст. АН СССР, Л. : 1—66.
- Мончадский А. С. 1953. Ночная активность комаров и ее эпидемиологическое значение. Зоол. журн., 32 (5) : 860—873.
- Мончадский А. С. 1956. Нападение комаров на человека в дельте Волги. Паразитол. сборн. Зоол. инст. АН СССР, 16 : 89—144.
- Мончадский А. С. и З. А. Радзивиловская. 1939 и 1948. Новый метод количественного учета активности нападения кровососов. 1939, Тезисы докладов 1-го Совещ. по паразитол. проблемам : 49—50. 1948. Паразитол. сборн. Зоол. инст. АН СССР, 9 : 147—166.
- Павловский Е. Н. 1946. Динамика кровососущих двукрылых, методы и значение ее изучения. Изв. АН СССР, сер. биол., 2—3 : 211—232.
- Петрова Р. Г. 1955. К изучению слепней (Tabanidae) Московской и Астраханской областей и влияния их паразитирования на организм животных. Автореферат диссертации, Л. : 1—19.
- Рем Х. Я. 1955. Фауна кровососущих двукрылых Эстонской ССР. Автореферат диссертации, Тарту : 1—15.
- Усова З. В. 1956. Материалы по биологии и экологии мошек (Simuliidae) Карело-Финской ССР и Мурманской области. (Рукопись).
- Чагин К. П. 1945. Активность нападения комаров в природных условиях в очаге японского энцефалита. Медицинск. паразитол. и паразитарн. болезни, 14 (5) : 35—47.
- Чагин К. П. 1948. Активность нападения комаров на человека и ее суточный ритм в природных условиях Приморского края. Энтомологическое обозрение, 30 (1—2) : 109—123.
- Чинаев П. П. 1945. Лётная активность и нападение на человека различных видов Anopheles и Culicini в природных условиях Узбекистана. Медицинск. паразитол. и паразитарн. болезни, 14 (5) : 15—35.
- Bates M. 1944. Observations on the distribution of diurnal mosquitoes in a tropical forest. Ecology, 25 (2) : 159—171.
- Brown A. W. A. 1951. Studies of the responses of the female Aedes mosquito. IV. Field experiments on Canadian species. Bull. ent. Res., 42 (4) : 575—582.
- Davies M. 1952. The population and activity of adult female black flies in the vicinity of a stream in Algonquin park, Ontario. Canad. Journ. Zool., 30 (5) : 287—321.
- Haddow A. J. 1945a. The mosquitoes of Bwamba county, Uganda. II. Biting activity with special reference to the influence of microclimate. Bull. ent. Res., 36 (1) : 33—73.
- Haddow A. J. 1945b. The mosquitoes of Bwamba county, Uganda. III. The vertical distribution of mosquitoes in a banana plantation and the biting-cycle of Aedes (St.) simpsoni Theo. Bull. ent. Res., 36 (3) : 297—304.
- Haddow A. J., J. O. Gillet a. R. B. Highton. 1947. The mosquitoes of Bwamba county, Uganda. V. The vertical distribution and biting-cycle of mosquitoes in rain-forest, with further observations on microclimate. Bull. ent. Res., 37 (3) : 301—330.
- Haddow A. J. a. A. F. Mahaffy. 1949. The mosquitoes of Bwamba county, Uganda. VII. Intensive catching on tree-platforms, with further observations on Aedes (St.) africanus Theo. Bull. ent. Res., 40 (2) : 169—178.
- Haufe W. O. 1954. The effects of atmospheric pressure on the flight responses of Aedes aegypti (L.). Bull. ent. Res., 45 (3) : 507—526.
- Kennedy J. S. 1940. The visual responses of flying mosquitoes. Proc. Zool. Soc. London, (A), 109 : 221—242.
- Lumsden W. H. R. 1952. The crepuscular biting activity of insects in the forest canopy in Bwamba, Uganda. A study in relation to the sylvan epidemiology of yellow fever. Bull. ent. Res., 42 (4) : 721—760.
- Mattingly P. F. 1949. Studies on West African forest mosquitoes. I. The seasonal distribution, biting-cycle and vertical distribution of four of the principal species. Bull. ent. Res., 40 (3) : 387—402.
- Rees D. M. 1945. Notes on the migration of mosquitoes in Salt Lake City. Mosquito News, 5 : 4.
- SipPELL W. L. a. A. W. A. Brown. 1953. Studies of the responses of the female Aedes mosquito. V. The rôle of visual factors. Bull. ent. Res., 43 (4) : 567—574.

SUMMARY

There are blood-sucking flies in all geographical zones of the USSR. The abundance of mass species is regulated foremost by the breadth of spreading and the dimensions of their breeding places. The greatest quantities of these insects are found in the taiga, tundra and forest zones. Further to the South the greater concentration of the breeding places is observed in river deltas and floodlands as well as in the places void of the natural flow of water (marshlands and lakes, salted to different degree). Numeral characteristics and the fauna change greatly as regards the season, the geographical aspect of the district, the degree of its cultivation, and the object of attack.

There are two principal types of attack peculiar to the blood-sucking flies: 1. the active search flight and 2. the watch type (when hungry females sit motionless watching and change their potentially active state into that of the flight and pursuing the object as soon as a man or an animal passes by). The active flight is characteristic of all the bloodsucking flies; but in case of horse-flies it is the only type of attack. The watch type is observed in case of gnats, blackflies and midges. The latter practise it not only by flying but by crawling upon as well. Light, temperature and some other factors regulate the interchange of these types.

In gnats, blackflies, and midges, the investigating of the flight and attack dependence on the weather conditions has shown that, as regards the Northern and temperate climate zones, light and temperature are of the greatest importance. Their regular seasonal and twenty four hours' changes govern the main characteristics of the twenty-four hours' rhythm of the flight and the attack in all the blood-sucking flies. Wind exerts its influence upon the numeral characteristic of the flight, but it has none as to the chief regularities of the twenty-four hours' rhythm. Moisture has no influence either. The influence of the atmospheric pressure changes has not been discovered in natural conditions.

Parasitology Department
of the Zoological Institute
Academy of Sciences of the USSR,
Leningrad.
