

И. А. Рубцов

**ПИТАНИЕ И ФАКУЛЬТАТИВНОСТЬ КРОВОСОСАНИЯ У МОШЕК
(DIPTERA, SIMULIDAE)**[J. A. RUBZOV. NUTRITION AND FACULTATIVITY OF BLOODTHIRSTINESS
IN BLACKFLIES]**ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Потребность кровососания является источником утомительной назойливости мошек при нападении, болезненных ощущений при укулах и заболеваний у подвергшихся нападению кровососов. Нападение кровососов снижает производительность человеческого труда и продуктивность животных. Активность кровососов является одним из основных вопросов в проблеме гнуса (Павловский, 1946—1948; Павловский, Первомайский и Чагин, 1951; Мончадский, 1956, и др.).

Потребность кровососания у насекомых вызывается, в основном, необходимостью созревания половых продуктов. Как теперь выясняется, созревание половых продуктов у мошек во многих случаях может происходить и без дополнительного питания кровью. Большинство видов мошек не зарегистрированы как кровососы и, повидимому, при нормальных условиях развития не нападают для кровососания. Оказывается, что потребность в кровососании сильно варьирует у одного и того же вида в зависимости от условий развития, меняется из года в год, а также внутри популяции, от одной особи к другой, выплывающих в одно время и в одном водоеме. Потребность в кровососании, с которой связаны все пагубные последствия, у мошек оказывается явлением факультативным, хотя и свойственным в историческом развитии большинству видов, судя по строению ротовых придатков. Явление это, крайне важное с практической точки зрения, почти вовсе не изучено.

Рабочая гипотеза для объяснения явлений факультативности кровососания вытекала из представлений о зависимости физиологического состояния взрослых насекомых от условий развития личинки. Суть ее сводилась к следующему. При благоприятных условиях развития и питания личинка накапливает к моменту окукливания резервы белков, жиров, углеводов, солей и других веществ, достаточные для развития половых продуктов без дополнительного питания кровью. Обратно, при неблагоприятных условиях развития и питания, необходимые для завершения развития половых продуктов резервы отсутствуют и основное — белки — должны быть добыты самкой в виде крови. Отсюда — потребность кровососания.

Исходя из подобной рабочей гипотезы неправильно и невозможно при изучении гонотрофического цикла у мошек ограничиваться исследованием лишь взрослых насекомых; очевидно, что исследование должно начинаться с личинки, у которой гонады появляются уже на первых стадиях и развиваются в течение всей ее жизни.

Наблюдения велись над рядом наиболее обычных и доступных облигатных и факультативных кровососов: *Gnus cholodkovskii* Rubz., *Simulium argyreatum* Mg., *S. morsitans longipalpe* Rubz., *S. galeratum* Edw., *Schönbaueria pusilla* Fries и частично над другими.

Для понимания развития половых продуктов у факультативных кровососов большой интерес представляли наблюдения над развитием их у облигатно растительноядных видов, где кровососание исключено первичным морфологическим строением ротовых придатков. С этой целью исследованы два растительных вида: *Cnephia lapponica* End. (в Ленинградской области) и *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. (в Восточной Сибири). Некоторые наблюдения проведены над третьим растительноядным видом *Gymnopais bifistulatus* Rubz.

Большая часть наблюдений над развитием внутренних органов проведена на живых тканях вскрытых в физиологическом растворе личинок и взрослых насекомых. Личинки младших стадий развития позволяют вести наблюдения над многими органами без вскрытия, благодаря прозрачности их кутикулы, что и было широко использовано при изучении жирового тела, клеточных элементов гемолимфы, кишечника и других органов. Позднее мы пользовались прижизненной окраской. Испытаны различные красители: нейтраль-рот, метиленовая синька, метил-виолет, азур-эозин и др. Наилучшие результаты для наших целей дали нейтраль-рот и метиленовая синька в разведении 1 : 1000 — 1 : 5000 на физиологическом растворе. Количество жиров определялось либо на срезах, либо сразу после вскрытия окрашиванием суданом III. Гликоген выявлялся иодом, по способу, примененному Вигглсворсом для комаров (Wigglesworth, 1947). Для выявления белковых веществ использована биуретовая реакция. Работа начата в 1953 г. в Восточной Сибири у истоков р. Ангары и на Байкале в экспедиции по изучению «гноса», возглавлявшейся А. С. Мончадским. Она была продолжена в других условиях Восточной Сибири (в среднем течении р. Ангары) в 1954 г. и далее в 1955 г. в Ленинградской области.

За три года вскрыто и изучено свыше тысячи особей на разных стадиях развития, относящихся преимущественно к 3—4 видам. Для некоторых целей взрослые насекомые содержались в садках и подкармливались раствором сахара (1 : 10).

В настоящей статье излагаются лишь некоторые новые факты и наблюдения, относящиеся к сложному и многогранному вопросу о гонотрофическом цикле в связи с условиями развития и питания у кровососущих двукрылых. Отдельные стороны вопроса по этим наблюдениям уже отчасти освещены в специальной статье (Рубцов, 1955) и в работе, печатающейся в серии «Фауна СССР». Здесь эти данные опущены. Специальные и более детальные наблюдения, касающиеся строения и развития жирового тела и клеточных элементов гемолимфы мы излагаем в особой статье.

ДВОЙСТВЕННЫЙ ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ ВЗРОСЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Личинки мошек, как известно, являются фильтраторами и питаются преимущественно микроорганизмами и веществами органического происхождения, улавливаемыми с помощью сложного фильтрующего аппарата в потоке воды: бактериями, водорослями, простейшими, детритом и т. п. Хотя относительное значение различных компонентов в питании личинок мошек точно не известно, но сравнивая содержимое начала и конца средней кишки, сопоставляя это с содержимым задней кишки и выделяя то, что в ней подвергается наибольшему изменению, можно заключить, что основным источником питания являются бактерии и микроскопические

водоросли. Диаомовые водоросли с прочным панцырем не усваиваются и обнаруживаются в заднем отделе кишечника почти неповрежденными. Полупереваренными оказываются водоросли с поврежденным (проколотым мандибулами) панцырем. Простейшие, реже и в небольших количествах захватываемые в токе воды, очевидно, имеют второстепенное значение. Личинки, таким образом, являются в основном растительноядными организмами.

Заслуживают быть отмеченными некоторые морфологические различия в строении процеживающего аппарата. Виды рода *Prosimulium*, а также некоторые виды других родов, дающие преимущественно или исключительно растительноядных самок, не нападающих для кровососания, отличаются щетинками с более тонкой и густой пектинацией. Расстояния между волосками на щетинках порядка 1—2 μ , т. е. размера бактерий. Это наводит на мысль, что орган рассчитан на улавливание частиц указанного размера, может быть именно бактерий.

Однако у всех известных видов рода *Cnephia* пектинация вееров состоит из двух рядов редко и под углом расставленных щетинок. Возможно, что, наряду с различным у разных групп решением механической задачи процеживания, здесь решается и задача избирательного улавливания различных элементов планктона. И хотя преимущественно растительноядные виды развиваются в родниках, а кровососущие — в крупных реках, сплошь и рядом в одном и том же водоеме развиваются и облигатно растительноядные, и облигатно кровососущие виды (например, *Cnephia lapponica* End. и *Simulium argyreatum* Mg.). Это указывает на то, что из одного и того же потока пищи разные виды усваивают различные вещества и накапливают их в неодинаковых количествах. Личинки видов рода *Gymnopaia* вовсе не имеют вееров и не фильтруют воды; пища добывается соскребыванием растительной пленки микроорганизмов с субстрата. Это не меняет основного положения об исключительно или преимущественно (если принимать во внимание простейшие животные организмы) растительноядном питании личинок. Для взрослых мошек, как и для ряда других кровососов, характерен так называемый двойственный характер питания. Самки потребляют воду, нектар и другие выделения растений. Это исторически первичное питание. Наряду с этим самки нередко нуждаются для развития половых продуктов в дополнительном питании кровью. Кровососание у мошек, как и у других кровососущих двукрылых, исторически является вторичным. Поэтому будет правильным называть преимущественно углеводное питание взрослых мошек (самцов и самок) на растениях — основным, а питание кровью — дополнительным.

Об основном питании мошек, т. е. питании их водой, нектаром и другими выделениями растений в литературе очень мало сведений, несмотря на то, что этот тип питания свойствен обоим полам всех видов и для большинства видов, если не везде, то на значительной части их ареала, является единственной формой питания, вполне обеспечивающей существование вида.

Скудость сведений об основном растительном питании объясняется, прежде всего, трудностью собирания соответствующих фактов. Самки как и самцы, при растительном питании рассеиваются на значительной площади и с большим трудом, очень редко и только при специальных поисках обнаруживаются в природе.

В отечественной литературе по затронутому вопросу нами не обнаружено никаких сведений, кроме тех, которые приведены в «Фауне СССР» (Рубцов, 1940). Основанные главным образом на исследовании анатомии кишечника пойманных в природе самок, эти наблюдения сводятся к тому, что зоб, а иногда и средняя кишка у всех анализируемых видов (около 10) содержат жидкости, иногда густые и, повидимому, растительного

происхождения. Там же высказывается предположение, основанное исключительно на анатомо-морфологических особенностях строения ротовых придатков, неприспособленных для прокалывания каких бы то ни было твердых покровов, что целый ряд видов (*Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz., *P. kamtshaticum* Rubz. и др.) ограничивается часто растительным питанием.

Там же описаны *Prosimulium hirtipes* var. *tridentatum* Rubz. и *Stegopterna duodecimum* Rubz., у самок которых максиллы снабжены тремя слабыми зубчиками, едва ли пригодными для прокалывания кожи млекопитающих. Названные формы не обнаружены среди кровососов, нападающих на человека или животных. Зато близкие виды рода *Stegopterna* (*St. richteri* End. и *St. asema* Rubz.) снабжены нормальными ротовыми органами и обнаружены среди нападающих самок.

Наблюдения над питанием насекомых в природе сводятся к следующему.

В Восточной Сибири *Simulium vulgare* Rubz., *S. morsitans* Rubz., *S. galaratum* Edw., *Gnus cholodkovskii* Rubz., *Cnephia tungus* Rubz. встречались на иве, тысячелистнике и цветущих зонтичных.

В Ленинградской области питающиеся мошки *Schönbaueria pusilla* Fries, *Simulium morsitans longipalpe* Rubz. чаще всего собиралась на зонтичных, в частности на *Hieracium* sp.

Обычно наблюдатели, отмечая нахождение насекомых на цветущих растениях, связывают это с питанием их на цветах, хотя заключение это не всегда сопровождается изложением подкрепляющих наблюдений или вскрытиями содержимого кишечника.

Мы наблюдали поведение насекомых на растениях и вскрывали их. Не всегда насекомые, находясь на растении, питаются. Иногда они встречаются, особенно на стеблях, неподвижно сидящими в тени или на солнце. Находясь на цветах, самцы и самки активно подвижны и ведут себя подобно другим насекомым, питающимся нектаром. Они переползают с цветка на цветок и погружают голову в раструб цветка, к основанию лепестков. Вскрытие насекомых всегда обнаруживает зоб раздутым и переполненным жидкостью. В большинстве случаев это оказывается вода, иногда со следами сахара.

О значении этого питания нектаром нет никаких специальных исследований.

В литературе имеются сведения о значении подкормки сахаром в лабораторных условиях (Bequaert, 1934; Davies, 1953, и др.). При отсутствии подкормки водой и сахаром насекомые погибают в течение первых двух дней. При подкормке 10%-м раствором сахара самки, не питавшиеся кровью, живут 20—30 дней и более. Самки, питавшиеся кровью, живут до 63 дней при соответствующих условиях. Интересно, что самки не полностью насосавшиеся крови, живут дольше, чем самки с переполненным брюшком. Отдельные особи в природе, как это установлено для *S. metallicum* Bell. путем мечения, могут жить до 85 дней (Dalmat, 1950, 1952).

Аналогичные опыты и наблюдения проведены нами над *Gnus cholodkovskii* Rubz. и рядом других видов (Рувцов, 1955). Подкормка сахаром и особенно наличие воды необходимы при развитии и удлинении жизни как самок, ищущих крови, так и самок, уже насосавшихся крови, примерно так же, как и в только что изложенных наблюдениях. Однако для самок, ищущих крови, подкормка сахаром не заменяет белковой пищи, и у содержащихся на сахарном растворе, но нуждающихся в крови самок развитие яиц не только не завершается, но и не продвигается заметным образом.

Возможно, что роль этой углеводной подкормки совсем иная у факультативных кровососов, где развитие завершается без дополнительного

питания кровью. В этом направлении фактические данные почти полностью отсутствуют. Некоторые отрывочные наблюдения, сделанные нами в самое последнее время, будут изложены позже, при описании гонотрофического цикла у факультативных кровососов.

Косвенным источником сведений о местонахождении взрослых насекомых может быть анализ наружных покровов и кишечника самок на пыльцу растений. Самки, посещая цветы для питания, уносят на своем теле или заглатывают пыльцу. В литературе (Lewis, 1953, и др.) недавно появились указания о нахождении пыльцы в кишечнике и на ротовых придатках взрослых насекомых. Результаты наших анализов оказались неожиданными. Оказалось, что на большинстве самок, пойманных вокруг человека и животных, обнаруживаются пыльца хвойных растений, главным образом сосны. Обнаруженный нами факт систематического и преимущественного нахождения пыльцы хвойных на самках мошек и в их кишечнике в корне меняет наши представления о местах укрытия и питания мошек после отрождения. Систематическое нахождение пыльцы хвойных на самках отмечено для *Gnus cholodkovskii* Rubz., *Simulium galeatum* Edw., *S. morsitans* Edw., *Wilhelmia equina* var. *bianchii* Rubz., *Boophthora erythrocephala* De Geer, *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz. в Восточной Сибири. В Ленинградской области то же явление обнаружено для *Schönbaueria pusilla* Fries, *Simulium galeatum* Edw., *S. morsitans* var. *longipalpe* Rubz., *Cnephia lapponica* End. Пыльца обнаруживается как на покровах, так и в кишечнике, притом не только у самок, пойманных в природе, но и у выведенных в лаборатории. Это обстоятельство требует дополнительных исследований. Не исключено, что пыльца попадает с током пищи в кишечник личинки, а затем через куколку передаются взрослым насекомым. На такую возможность указывает весьма обычное нахождение пыльцы хвойных среди яйцекладок мошек, а значит и в токе воды. Наконец, не исключено, что наполняющая воздух, во время цветения хвойных, пыльца случайно попадает на покровы насекомых. Кроме пыльцы хвойных, у *Schönbaueria pusilla* Fries нами обнаружена пыльца сложноцветных, но лишь в немногих самках.

В коллекционных материалах Зоологического института АН СССР имеются некоторые сведения о нахождении мошек на цветах. А. А. Штакельберг собирал самцов и самок *Eusimulium latipes* Mg., *E. freyi* End., *E. angustitarse* Lundstr., *Schönbaueria pusilla* Fries, *Sch. subpusilla* Rubz., *Wilhelmia equina* var. *ivashentzovi* Rubz., *Odagmia frigida* Rubz., *Simulium morsitans* var. *longipalpe* Rubz. на цветущих растениях ивы, *Heracleum* sp. и некоторых других зонтичных. В иноземной литературе мы находим очень мало сведений. Эдвардс (Edwards, 1915: 32) отмечает для Англии нахождение самцов *Simulium reptans* L. на камнеломке *Saxifraga* sp. (yellow *Saxifraga*). В Германии этот же вид собирали на цветах плюща *Hedera helix* (Wilhelmi, 1920 : 50). Сمارт (Smart, 1943) находил самцов и самок *Wilhelmia salopiensis* Edw. в большом количестве на иве.

Почти столь же скудны сведения о питании мошек на цветах и в Новом Свете. По Бекверту (Bequaert, 1934 : 197), *Simulium pecuarum* Riley был отмечен на цветах *Sassafras variifolium*, *Prunus serotinia*, *Salix cordata*, *Chaerophyllum procumbens* и *Zizia aurea*. Были это самцы или самки — не указывается. По наблюдениям Хокинга и Пикеринга (Hocking a. Pickering, 1954), *Eusimulium furculatum* Shewell (оба пола) был обнаружен на *Salix cordifolia*, *Rubus acaulis* и *Achillea millefolium*, а *Simulium venustum* Say (оба пола), кроме названных растений, — на *Heracleum maximum*, *Cicuta mackenziana* и *Ledum groenlandicum*.

Столь же скудные сведения, хотя и самые подробные из всех известных в литературе, приводит Льюис (Lewis, 1953) для *Simulium damnosum* Theob. по наблюдениям в экваториальной Африке.

Помимо единичных пыльцовых зерен, в зобу самок обнаруживаются прежде всего сахаристые вещества. Льюис полагает, что они добываются самкой с нектаром, хотя прямых наблюдений о нахождении самок на цветах не сделано. Косвенным указанием на это является нахождение пыльцы растений на ротовых придатках и в кишечнике. Пылца эта была четырех сортов и принадлежала растениям из семейств *Asclepidaceae* и *Orchidaceae*.

В зобу, кроме того, вместе с сахаристыми веществами попадают песчинки, которые, по мнению названного автора, попадают в зоб вместе с водой. Льюис разделяет мнение Бекверта о том, что самки мошек питаются нектаром и водой.

Рубо и Гренье (Roubaud et Grenier, 1943) отмечают, что *Simulium griseicolle* Becker в массе посещает цветы и плоды мангового дерева.

По нашим наблюдениям, самцы и самки всех видов, особенно в первые часы и дни после отрождения, держатся в прибрежной растительности, которая является не только укрытием, но и источником питания водой и нектаром. Зоб всех самок, собранных в прибрежной растительности, как правило, раздут и переполнен вязкой жидкостью, в которой всегда обнаруживаются сахаристые вещества. Пищевое значение их не подлежит сомнению, хотя и остается с физиологической стороны не изученным.

Питание самок кровью привлекало естественно гораздо больше внимания. Самки при кровососании концентрируются вокруг человека и домашних животных и при этом легко доступны для сбора и наблюдения. С этой формой питания связано медико-ветеринарное и эпидемиологическое значение мошек, а потому это по существу дополнительное питание самок и к тому же, как будет показано далее, часто факультативное, известно несколько лучше. Тем не менее, в целом и эта сторона вопроса изучена еще крайне слабо. Причины необходимости или факультативности дополнительного питания кровью, роль его в развитии и созревании половых продуктов, изменения в потребности кровососания в зависимости от экологических и географических условий, специфичность кровососов, гонотрофический цикл — все это в целом остается почти вовсе не изученным.

Первые сведения о развитии половых продуктов в зависимости от питания кровью сделаны Померой (Pomeroy, 1916) и лишь немного уточнены Камероном (Cameron, 1922) для некоторых североамериканских видов. С тех пор сделано очень мало.

Для палеарктических видов имеются наблюдения (Рубцов, 1936, 1940) для *Gnus cholodkovskii* Rubz. (= *Gnus decimatum* Dor. et Rubz.), развивающегося в Восточной Сибири, произведенные около 20 лет назад и несколько уточненные за самое последнее время (Рубцов, 1955). Современные наблюдения имеются еще лишь в отношении некоторых видов Молотовской области (Бельтюкова, 1955) и *Simulium damnosum* Theob. (Lewis, 1953) для тропической Африки (Wanson et Lebied, 1948), т. е. для условий, резко отличных от условий сибирской тайги, где мошки являются наиболее злостными кровососами.

Все наблюдения согласно подтверждают, что для взрослых насекомых всех кровососущих видов мошек исторически характерен двойственный тип питания: обязательное основное растительное питание и дополнительное (чаще всего факультативное) — кровью теплокровных животных или человека.

Интересно отметить еще одно, мало изученное явление, на которое многократно обращалось внимание в литературе.

Самки менее активно нападают поблизости от мест выплода у реки и гораздо более агрессивны в некотором удалении на (5—10 км). Такие ука-

зания впервые, насколько нам известно, приводились для колумбацкой мошки в долине Дуная. Льюис (Lewis, 1948) излагает подобные же наблюдения в отношении *Simulium damnosum* Theob. для экваториальной Африки. Нами наблюдались аналогичные факты во многих районах СССР. У истоков р. Ангара *Gnus cholodkovskii* Rubz. нападает очень слабо, а *Simulium galeratum* Edw. не нападает вовсе. На расстоянии 10—18 км по прямой от р. Ангара в тот же самый день наблюдалось активное нападение *S. galeratum* Edw., который даже преобладал по числу над мошкой Холодковского. Подобные особенности поведения едва ли возможно объяснить погодными или иными атмосферными условиями. При вскрытиях нападающих самок обращает внимание факт почти полного отсутствия внутреннего слоя жирового тела, а также постоянно наблюдаемое истощение или исчезновение гликогена в адипоцитах и кишечном эпителии и белковых частиц и жиров в гемолимфе. Примечателен также весьма высокий процент заражения нападающих самок паразитами по сравнению с выводимыми из водоема. В 1954 г. у Братска (с. Красный Яр) в среднем каждая пятая, а в некоторых популяциях каждая третья-четвертая особь среди нападающих была заражена мермисами. Весьма обычны у нападающих самок также грегарины из р. *Lankesteria*, реже *Tetraedrospora*. Заражение паразитами обычно сопровождается истощением пищевых запасов. Все эти факты склоняют к заключению, что активность поисков крови находится в связи с истощением пищевых резервов и невозможностью даже частичного завершения гонотрофического цикла без дополнительного питания кровью.

РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ ВИДЫ И ФАКУЛЬТАТИВНОСТЬ КРОВОСОСАНИЯ

До самого последнего времени принималось, что все виды семейства мошек — кровососы. Заключение это основывалось на том, что у всех ранее исследованных видов имеются ротовые придатки самок режуще-рвущего типа, приспособленные для прорезывания кожи и разрыва мелких кровеносных сосудов. В иноземной литературе лишь в самое последнее время появились указания (притом на основании ссылок на русские источники) о существовании у мошек ротовых придатков иного устройства, исключающего возможность прокола, разреза или разрыва кожи млекопитающих. Вместе с тем указания на то, что обнаруживаемые в водоемах виды не всегда регистрируются в качестве кровососов, довольно многочисленны (Гупевич, 1937, 1939, 1940; Lewis, 1953, и др.).

Prosimulium alpestre Dor. et Rubz. из Прибайкалья явился первым видом, у которого были обнаружены ротовые придатки растительноядного типа: на верхних и нижних челюстях вместо крепких режуще-рвущих зубцов имеются лишь слабые тонкие щетинки, исключающие возможность прокола кожи, а следовательно, и кровососания. С тех пор в фауне СССР обнаружено свыше 10 видов с ротовыми органами растительноядного типа. Из них описаны пока только 3 вида: *Prosimulium macropyga* Lundstr., *P. kamtshaticum* Rubz. и *Cnephia lapponica* End. Описание остальных растительноядных видов сделано во втором издании «Фауны мошек СССР» (в печати). К числу растительноядных видов по анатомическим признакам относятся, повидимому, все виды (известно пока 5 видов) рода *Gymnopaia* (в СССР — *G. bifistulatus* Rubz. и *G. trifistulatus* Rubz.) — весьма своеобразной группы форм, у которых личинки не имеют вееро-подобных выростов. Следует отметить, что у одного из вновь описываемых нами видов *Gymnopaia bifistulatus* Rubz. в строении ротовых придатков самки намечается переход к органам кровососов.

Виды, у которых анатомически исключена возможность кровососания, относятся к родам *Prosimulium*, *Gymnopaïs* и *Cnephia*. Таковы, кроме выше-названных: *P. pecticrassum* Rubz., *P. candicans* Rubz., *P. czekanowskii* Rubz., *P. arshanense* Rubz., *P. macropyga* Lundstr., *Cnephia lapponica* End., *C. lyrata* Rubz. Все известные виды рода *Eusimulium* (свыше 80 видов) имеют ротовые придатки кровососов, хотя лишь у немногих (около 10 видов) самки зарегистрированы нападающими на человека и животных.

Более половины общего числа некровососущих видов обнаружены в ручьях вокруг оз. Байкал. Отдельные виды найдены в Ленинградской области, на Алтае, в Якутии, на Камчатке и в ряде других точек в зоне тайги, на Аляске, и, вероятно, существуют во многих других районах как Палеарктики, так и Неарктики. Значительное количество некровососущих видов (по анатомическим признакам) вокруг Байкала не является случайностью или только следствием лучшей изученности этой области. На закономерностях этого явления мы останавливались ранее (Рубцов, 1955). Там же мы коснулись других закономерностей в географических изменениях активности нападения. Здесь мы отметим, что выявление некровососущих видов представляет большие трудности, ибо оно связано с необходимостью специального обследования горных водоемов, требует выведения взрослых насекомых из куколки, с последующим специальным анатомическим исследованием. Такое изучение мошек еще не проделано в широком плане и осуществлено лишь в отдельных немногих точках Палеарктики. Поэтому естественно ожидать в процессе дальнейшего исследования семейства значительного увеличения числа именно некровососущих видов, которые при прежних методах коллектирования не попадали в руки энтомолога.

Давно отмечалось, что, наряду с такими облигатно не кровососущими видами, по анатомо-морфологическим причинам не способными к нападению на млекопитающих, многие достоверные кровососы, развивающиеся и выплывающиеся в изобилии в водоемах данной местности, не обнаруживаются затем вокруг человека и домашних животных (см. выше, стр. 737). В попытках объяснения этого явления мысль обращалась к поискам других доноров крови, помимо человека и домашних животных. Прежде всего в качестве таких дополнительных доноров крови могут иметь и иногда имеют значение дикие животные и птицы. По этому вопросу пока очень мало данных, и он не прост из-за трудностей, связанных с добыванием подобного материала. Все же имеются некоторые сборы около диких животных (птиц и млекопитающих), сделанные в заповедниках — Воронежском, Астраханском, Хибинском, Алтайском и других. Существенное значение имеют обширные сборы из многих районов Союза ССР, произведенные самыми различными коллекторами в значительном удалении от человеческого жилья, от самого человека и домашних животных, в зонах тайги, лесостепи, тундры и полупустыни. Все эти данные согласно показывают на отсутствие ясно выраженной специфичности или специализации кровососов по видам хозяев. В тайге и на диких животных обнаруживаются те же виды мошек, которые нападают на человека и домашних животных. Питание кровью амфибий и рептилий, на что указывается в литературе, имеет явно эпизодический характер и практически может не приниматься во внимание. Еще меньшее и уже совершенно случайное значение имеет питание кровью беспозвоночных и, в частности, гемолифой насекомых (наблюдалось питание самок на гусеницах бабочек: Friederichs, 1919). Наконец имеются более тщательные наблюдения для освоенных территорий в СССР и Западной Европы, где дикие животные вообще редки. Ни птицы, ни изредка встречающиеся здесь дикие животные, очевидно, не могут быть поставщиками необходимого количества крови для массы мошек, развивающихся и выплывающих

вающихся в водоемах данной местности. У нас имеются многолетние наблюдения над мошками, выплаживающимися из р. Ангары (1930—1936, 1953—1954 гг.) и некоторых ее крупных (реки Белая, Иркут, Иреть) и мелких притоков (реки Мальтинка, Олха, Кая и др.) (1931—1936 гг.), из р. Варзоб Таджикской ССР (1942—1944 гг.), р. Каменки Ленинградской области (1937—1941 гг.), и более или менее спорадические наблюдения над составом выплаживающихся в водоемах мошек и летающих в воздухе кровососов, произведенные в разные годы в Забайкалье, Северном Кавказе, в Крыму, Ленинградской и Иркутской областях, на Дунае (1947 г.). Все эти наблюдения, в общей совокупности охватывающие период около 25 лет и около ста водоемов, согласно подтверждают общий вывод о факультативности кровососания у мошек и о необычайной лабильности их нападения.

Этот общий вывод может быть кратко сформулирован в следующих тезисах:

1) лишь немногие из числа развивающихся в любом водоеме видов мошек нападают в данной местности на человека и млекопитающих для сосания крови;

2) активность нападения одного и того же вида меняется в зависимости от условий развития личинок и не одинакова в различные годы;

3) развитие личинок в неблагоприятных условиях подготавливает повышенную активность нападения самок, вылетающих из подобных личинок; самки же, вылетающие из куколок, личинки которых развивались при благоприятных условиях и накопили достаточные пищевые запасы, обладают пониженной потребностью кровососания или лишены ее вовсе.

Для иллюстрации и конкретизации этих общих выводов можно привести следующие примеры.

В верхнем течении р. Ангары (от истоков до г. Усолье) на протяжении около 140 км выявлено 10 видов мошек: *Simulium subvariegatum* Dor. et Rubz., *S. galeratum* Edw., *Gnus cholodkovskii* Rubz., *G. malyshevi* Dor. et Rubz., *G. decimatum* Dor. et Rubz., *Eusimulium pygmaeum* Mg., *Odagmia arensae* Rubz., *Byssodon transiens* Rubz., *Boophthora erythrocephala* De Geer, *Wilhelmia equina* var. *bianchii* Rubz. Кроме того, в воздухе обнаружены нападающими самки *Gnus jacuticum* Rubz., которые не обнаружены в лучше обследованных притоках р. Ангары и, по всей вероятности, развиваются в самой Ангаре. Виды расположены в порядке их численности по сборам в водоеме, т. е. в порядке их обилия, поскольку об этом можно судить по материалам экспедиции Иркутского биолого-географического института по Ангаре в 1951—1952 гг. от истоков до Балаганска и нашим — в 1953—1954 гг. на участке от истоков до г. Иркутска и от Заярска до Братска. Четыре первых вида составляют 99% общего количества особей, добытых из водоема, остальные встречены единично. В воздухе около человека и животных нападающими обнаружены самки 5 видов: *Gnus cholodkovskii* Rubz., *G. jacuticum* Rubz., *Simulium galeratum* Edw., *Boophthora erythrocephala* De Geer и *Gnus decimatum* Dor. et Rubz. Из этих пяти видов 99% составляли самки одного вида — мошки Холодковского (*Gnus cholodkovskii* Rubz.). Остальные 6 видов в воздухе не обнаружены и при специальных поисках, несмотря на то, что они составляют, судя по сборам из водоема, более 50% общего числа выплаживающихся особей. Если же к ним прибавить еще и массовый вид *S. galeratum* Edw., обнаруженный в воздухе в единичных случаях, то количество выплаживающихся и затем исчезающих особей составит около 80—90% от общего числа развивающихся в Ангаре.

Столь же выразительные соотношения наблюдались нами в 1954 г. в среднем течении Ангары от Заярска до Падунских порогов (протяжение около 100 км). В водоеме зарегистрировано также около 10 видов, по со-

ставу почти все те же, но в несколько иных по численности соотношениях. Следуя порядку обилия в водоеме по сборам в течение лета, они распределяются в такой последовательности: *Simulium galeratum* Edw., *S. morsitans* Edw., *Wilhelmia equina* var. *bianchii* Rubz., *Gnus cholodkovskii* Rubz., *Byssodon transiens* Rubz., *Boophthora erythrocephala* De Geer, *S. subvariegatum* Dor. et Rubz., *Odagmia arensae* Rubz., *Cnephia tungus* Rubz., *Eusimulium pygmaeum* Mg. По численности (около 90%) составляют первые три вида. Численность важнейшего кровососа (мошки Холодковского) по сборам в водоеме колебалась в разное время и в разных стациях от 1 до 30% общего числа особей, в среднем составляя около 5%. Пять последних видов в водоеме встречались единично.

В воздухе нападающими на человека и домашних животных из числа развивающихся в Ангаре обнаружено 5 видов: *Gnus cholodkovskii* Rubz., *Boophthora erythrocephala* De Geer, *Wilhelmia equina* var. *bianchii* Rubz., *Cnephia tungus* Rubz., *Simulium galeratum* Edw. и, кроме них, не найденный в водоеме *Eusimulium* sp. aff. *costatum* Fried. Среди нападающих самок 99% составляют самки одного вида — мошки Холодковского. В отдельные дни и в разных районах в заметных количествах появлялись *Boophthora erythrocephala* De Geer и *Wilhelmia equina* var. *bianchii* Rubz. В пос. Рудник (в 10 км от Падунских порогов) 18 июня 1954 г. из 533 определенных особей 54% составляла *Boophthora erythrocephala* De Geer, 43% — *Gnus cholodkovskii* Rubz. и 3% — *Wilhelmia equina* var. *bianchii* Rubz. В остальное время в течение всего лета вдоль Ангары в прибрежной зоне от Заярска до Братска в воздухе встречается и нападает практически один, не самый многочисленный в водоеме вид — мошка Холодковского.

Таким образом, в обоих случаях налицо резко выраженное несоответствие численности и состава, с одной стороны — выплывающих из водоема, а с другой — нападающих мошек.

К этому следует еще добавить несколько показательных деталей, подчеркивающих это несоответствие. Мошка Холодковского в среднем течении р. Ангары несоизмеримо более агрессивна, нежели в истоках. *S. galeratum* Edw., наоборот, относительно чаще встречался среди нападающих самок у истоков Ангары, нежели в ее среднем течении. Далее, что особенно существенно, все обнаруженные в Ангаре виды известны из разных районов как злостные кровососы. Так, например, *S. galeratum* Edw. — массовый и злостный кровосос во многих районах Западной Сибири, Южного Урала, европейской части СССР и Западной Европы. *S. morsitans* Edw., *S. subvariegatum* Dor. et Rubz., *B. transiens* Rubz., *G. decimatus* Dor. et Rubz., *E. pygmaeum* Mg. наблюдались мной как злостные кровососы в 1930—1935 гг. в долинах р. Иркутка и р. Белой (выплывавшая из названных рек). *Wilhelmia equina* var. *bianchii* Rubz. отмечен мной как преобладающий по числу кровосос в 1932 г. в долине р. Молька, в 12 км от берега р. Ангары (против Балаганска).

Виды группы *O. ornata*, выплывающие в р. Ангаре (*Odagmia arensae* Rubz.) или в ее притоках (*Odagmia frigida* Rubz.), в районах наблюдений 1953—1954 гг. практически не нападали, хотя в другие годы и в других районах, от Ленинградской области до Восточной Сибири, эти виды многократно регистрировались как злостные кровососы.

Важнейший кровосос Приангарья — мошка Холодковского — распространен (по материалам Зоологического института АН СССР) от Алтая на западе, в зоне тайги, до Забайкалья. Северные и южные границы ареала не ясны. Судя по многолетним личным наблюдениям в Восточной Сибири и Забайкалье, названный вид является злостным кровососом в таежной зоне Восточной Сибири и Забайкалья по долинам крупных рек, таких, как Кама, Бирюса, Ока, Ангара, Уда, Селенга и др., причем может относиться ветром на 70—80 км от берегов рек, в которых выплывает

Этот же вид вокруг Байкала, равно как и в истоках Ангары, уже не является столь злостным кровососом. На Алтае и в других районах своего распространения он также не является преобладающим среди кровососущих мошек, судя по тому, как это обнаруживается в сборах коллектора, собирающего вокруг себя нападающих на него кровососов.

Помимо этого, нами обследовано в Восточной Сибири свыше 40 различных текущих водоемов, больших и малых, в которых обнаружено около 40 видов мошек. Более подробное описание водоемов и населяющих их видов, а также биологическая характеристика этих видов составляют задачу особой работы. Здесь мы отметим, что большая часть этих видов не зарегистрированы вовсе как кровососы, хотя и обладают типичными ротовыми придатками кровососов. Далее имеются виды (*Prosimulium hirtipes* Fries, *Eusimulium latipes* Mg., *Eus. pygmaeum* Mg., *Odagmia frigida* Rubz., *Cnephia pallipes* Fries, *Gnus decimatum* Dor. et Rubz., *G. relictum* Rubz., *Byssodon transiens* Rubz., *Simulium subvariegatum* Dor. et Rubz., *S. vulgare* Rubz. и др.), которые не отмечены как кровососы в районе стационарных наблюдений в 1953—1954 гг. Однако эти виды неоднократно регистрировались как злостные кровососы в других районах в разное время. Например, *Eusimulium latipes* Mg. и *Odagmia ornata* Mg. нападают на человека и животных от Западной Европы до Восточной Сибири; в Восточной Сибири они наблюдались как массовые кровососущие виды в долинах рек Каи, Олхи (притоки р. Иркуты), Мальтинки и Мольки (притоки р. Ангары). Там же отмечены как весьма обычные кровососы *Eusimulium pygmaeum* Mg., *Byssodon transiens* Rubz., *Simulium vulgare* Rubz., *Gnus decimatum* Dor. et Rubz., *Cnephia pallipes* Fries и *Prosimulium hirtipes* Fries, относящиеся к разряду преобладающих кровососов в Северной Европе (у нас на Кольском полуострове и в Хибинах), но которые практически не нападают вокруг Байкала и в Приангарье. Тот факт, что самки имеют ротовые придатки кровососущего типа, свидетельствует о том, что насекомое пользуется ими. Следовательно, и виды, которые никогда не были отмечены как кровососы, где-то и при каких-то условиях нападают и сосут кровь.

Другой ряд подобных фактов может быть приведен по материалам наших трехлетних наблюдений в Таджикистане (1941—1944 гг.). В р. Варзоб и ее притоках найдено около 40 видов мошек. Все без исключения виды снабжены ротовыми придатками кровососущего типа. В заметном количестве нападают лишь три вида: *Friesia alajensis* Rubz., *Simulium multistriatum* Rubz. и *Obuchovia albella* Rubz. Лишь первый из трех перечисленных видов обилен в водоемах. Преобладающие в водоемах по численности *Wilhelmia mediterranea* Puri и *W. salopiensis* var. *turgaica* Rubz. лишь локально и спорадически встречаются вокруг человека и животных.

Еще более резкое несоответствие между выплывающимися и нападающими самками наблюдается в Закавказье. В Армении и Азербайджане выявлено около 50 видов мошек. Злостным кровососом является лишь один вид — куринская мошка (*Simulium kurense* Rubz. et Djaf.). Изредка нападают три-пять-восемь других видов: *Wilhelmia mediterranea* Puri, *Odagmia caucasica* Rubz., *Obuchovia popovae* Rubz., *Friesia alajensis* Rubz., *F. condici* Bar., *Prosimulium* spp., *Odagmia debacii* Tert., *Simulium tarnogradskii* Rubz. и реже другие. Все виды без исключения обладают ротовыми придатками кровососов.

В р. Каменке под Ленинградом развивается 10 видов. В течение более чем 10 лет порядок соотносительной численности личинок мошек в водоеме чаще всего был следующий: на первом месте — *Simulium paramorsitans* Rubz., затем *S. nöllei* Fried., *S. argyreatum* Mg., *Odagmia ornata* Mg., *Cnephia lapponica* Edw., *Simulium truncatum* Lundstr., *Boophthora erythro-*

cephala De Geer, *Eusimulium* sp. aff. *aureum* Fries, *E. angustitarse* Lundstr., *E. latipes* Mg., из них только один вид с ротовыми органами не кровососов — это *Cnephia lapponica* End. Первые пять видов по числу особей составляют около 98%. Нападает на человека и животных только один вид — *Simulium argyreatum* Mg., хотя остальные восемь в других районах Ленинградской области и за ее пределами во многих местах зарегистрированы как кровососы.

Специальные и самые тщательные наблюдения в этом направлении произведены в 1955 г. в Лужском районе Ленинградской области. Здесь в ряде мелких речек (р. Ситенка, Каменка, Островенка, Ящера и др.) и в крупной реке (р. Луга) обнаружено около 30 видов мошек. В их числе: *Prosimulium hirtipes* Fries, *Stegopterna* (?) *richteri* End., *Eusimulium latipes* Mg., *E. bicornе* Dor. et Rubz., *E. silvestre* Rubz., *E. securiforme* Rubz., *E. latizonum* Rubz., *E. latigonium* Rubz., *E. freyi* End., *Eusimulium* sp. aff. *aureum* Fries, *E. angustitarse* Lundstr., *Schönbaueria pusilla* Fries, *Sch. subpusilla* Rubz., *Byssodon transiens* Rubz., *Odgmia ornata* Mg., *O. pratorum* Fried., *O. frigida* Rubz., *Simulium vulgare* Rubz., *S. truncatum* Lundstr., *S. austeni* Edw., *S. argyreatum* Mg., *S. morsitans* Edw., *S. paramorsitans* Rubz., *S. rubtzovi* Smart, *Simulium* sp. aff. *morsitans* Edw., *S. morsitans longipalpe* Rubz., *S. nölleri* Fried., *S. palustre* Rubz., *S. galeratum* Edw.

Все без исключения виды обладают ротовыми придатками кровососов. Почти все они зарегистрированы как кровососы в той или иной местности СССР. Исключение представляют лишь немногие редкие виды родников, которые не обнаружены в воздухе, может быть, из-за своей малочисленности.

Весна 1955 г. в Ленинградской области была исключительно холодной, развитие растений запоздало на 3—4 недели. Уровень весеннего половодья в р. Луге был необычайно высоким, и спад воды затянулся на 3 недели. Запоздавшая холодная весна с высоким и длительным половодьем является фактором скорее неблагоприятным для развития мошек. Активность нападения комаров и мошек, по единодушному свидетельству местного населения и знатока этих мест А. А. Штакельберга, была повышенной. В воздухе нападающими зарегистрированы самки всего 10 видов: *Schönbaueria subpusilla* Rubz., *Sch. pusilla* Fries., *Simulium galeratum* Edw., *S. argyreatum* Mg., *Boophthora erythrocephala* De Geer, *S. morsitans longipalpe* Rubz., *Eusimulium* sp. aff. *aureum* Fries, *Stegopterna* ? *richteri* End., *Odgmia ornata* Mg., *S. austeni* Edw.; практически напал один вид — *Schönbaueria subpusilla* Rubz. В заметных количествах с ним встречались *Sch. pusilla* Fries. и *S. galeratum* Edw.; остальные семь видов встретились раз-два единичными особями. Примечательно, что два вида из числа нападавших (*Stegopterna* ? *richteri* End. и *Eusimulium* sp. aff. *aureum* Fries) не были обнаружены в водоемах, хотя все окрестные водоемы систематически и тщательно обследовались в течение всего лета, а биология и местообитания, по крайней мере одного из этих видов (*Boophthora erythrocephala* De Geer), нам сравнительно хорошо известны по прежним наблюдениям. Нападавшие виды относятся к числу малочисленных видов.

Основную массу кровососов поставляла сравнительно крупная загрязненная р. Луга. Если попытаться сопоставить численность развивающихся и численность нападающих особей, то получаются разительные цифры.

Из популяций видов, развивающихся в р. Луге и ее притоках, собрано личинок и куколок, выведено взрослых и просмотрено в общей сложности несколько десятков тысяч насекомых. Более точный количественный учет произведен только для отдельных проб (сохраненных на вате, в спирту и в коллекциях). Цифры этих подсчетов таковы (стр. 743):

Численность взрослых особей из р. Луги

Название вида	По материалам из реки (в %)	Нападающие особи (в %)
<i>Schönbaueria pusilla</i> Fries	84.3	Около 30
<i>Simulium morsitans</i> var. <i>longipalpe</i> Rubz.	12.3	—
<i>Schönbaueria subpusilla</i> Rubz.	1.2	Около 60
<i>Byssodon transiens</i> Rubz.	0.9	—
<i>Simulium galeratum</i> Edw.	0.5	6
<i>Boophthora erythrocephala</i> De Geer.	0.5	2
<i>Simulium argyreatum</i> Mg.	0.3	2
Общее число особей	1250	100

Еще более разительны соотношения между числом мошек, развивающихся в р. Ситенке и нападающих в ее районе. Заметим здесь, что плот-

Численность взрослых особей из р. Ситенка

	По ма- териалам из реки	Пойма- но в воз- духе		По ма- териалам из реки	Пойма- но в воз- духе
<i>Eusimulium freyi</i> End.	>68	—	<i>Eusimulium latipes</i> Mg.	4	—
<i>Simulium austeni</i> Edw.	>57	—	<i>Odagmia pratorum</i> Fried.	4	—
<i>Odagmia frigida</i> Rubz.	>43	—	<i>Simulium septentrionale</i> End.	7	—
<i>Eusimulium latigonum</i> Rubz.	70	—	<i>S. palustre</i> Rubz.	6	—
<i>E. latizonum</i> Rubz.	23	—	<i>S. argyreatum</i> Mg.	2	—
<i>Simulium?</i> <i>morsitans</i> Edw.	15	—	<i>S. rubizovi</i> Smart	2	—
<i>S. vulgare</i> Rubz.	>8	—	<i>S. truncatum</i> Lundstr.	1	—
<i>Eusimulium aureum</i> Fries	15	—	<i>S. paramorsitans</i> Rubz.	1	—
<i>E. securiforme</i> Rubz.	>8	—	<i>Stegopterna?</i> <i>richteri</i> End.	—	1
<i>Simulium janzeni</i> End.	10	—	<i>Eusimulium</i> sp. aff. <i>aureum</i> Fries	—	1
<i>Odagmia ornata</i> Mg.	4	—			
			Всего	348	6

ность личинок в р. Ситенке (порядка 0—10000 особей в 1 куб. м воды) в сотни раз выше, чем в р. Луге (0—100 особей, в 1 куб. м воды, в среднем около 1 особи).

Виды расположены в порядке их обилия в водоеме. Цифры в первой графе показывают количество взрослых особей, выведенных и попавших в коллекцию ЗИН АН СССР. Значок > перед цифрой означает, что приводимое в табличке число особей данного вида значительно меньше числа наблюдавшихся и выведенных в действительности (монтирована лишь часть доступного материала). Поэтому порядок цифр не всегда соответствует порядку истинного обилия; поправка до известной степени случайных цифр в целях приближения к объективным цифрам обилия видов сделана на основании непосредственных полевых наблюдений, которые не всегда находили цифровое отражение. Хотя цифры эти и не точны, все же они до известной степени отражают результаты систематического наблюдения над всей (хотя и небольшой) речкой в течение почти всего сезона развития мошек. Результаты эти в некоторых отношениях совершенно необычны по сравнению с тем, что нам до сих пор было известно из литературы.

Во-первых, поражает высокое число видов, обнаруженных в небольшой речке — 21 вид (считая два последних). Это примерно столько же, сколько известно из всей Германии (около 20 видов)¹ или из Англии (19 видов) — стран, как принято считать, наилучше изученных в фаунистическом от-

¹ По Friederichs (1922), без сомнительных дополнений Enderlein.

ношении. Конечно, это не означает какого-то особого богатства наших водоемов мошками, но является лишь результатом более тщательного исследования. Необходимо учесть, что р. Ситенка имеет общее протяжение около 3 км, ее ширина в среднем течении около 1 м, глубина 10—20—30 см. Летом речка более чем на половину своей длины от истоков нацело пересыхает и сохраняется лишь в виде ряда небольших стариц. Может вызывать сомнение отнесение двух последних видов (*Stegopterna* ? *richteri* End. и *Eus. sp. aff. aureum* Fries) к фауне р. Ситенки, поскольку они собраны в воздухе в ее долине, но не обнаружены в ней в личиночной фазе. Но нам известно по прежним наблюдениям, что оба эти вида (как и другие виды этих групп) развиваются в мелких речках типа Ситенки и не встречаются в крупных реках типа р. Луги, притоком которой является Ситенка. При отсутствии других подходящих водоемов поблизости, мы предполагаем, что и эти виды развиваются в Ситенке. В действительности список зарегистрированных нами видов не полон, отчасти из-за ограниченного срока наблюдений (с начала июня по конец августа), отчасти в связи с естественным пропуском редких видов. К началу мая некоторые виды могли полностью вылететь, например, *Prosimulium hirtipes* Fries, который обнаружен в 1955 г. в аналогичных соседних водоемах и ловился в прежние годы в воздухе на цветах поблизости от Ситенки. Таким образом, действительное число видов, развивающихся в небольшой р. Ситенка, превышает 20 видов. Число видов, конечно, выше для крупных рек, если их систематически обследовать от истоков до устья. Ни один из видов, развивающихся в Ситенке, не встречается в р. Луге.

Во вторых, следует обратить внимание на то, что свыше 90% всех мошек, развивающихся в Ситенке, относятся к 3—4 (первым в списке) видам. При этом ни одна особь из популяций этих массовых видов не зарегистрирована вокруг человека или животных, т. е. они практически не нападают для кровососания. Численность подавляющего большинства видов не велика и в данном случае для 15—17 видов составляет по количеству особей менее 10% общего их числа. Нападение для кровососания установлено лишь для одного ранневесеннего, зимующего в фазе личинки вида (*Odagmia ornata* Mg.), выплод которого достоверно происходит в Ситенке. Общая численность этого вида в водоеме составляет около 1% по отношению к общему количеству выплывающих из него мошек.

Мы намеренно избираем для суждения об относительной численности отдельных видов количество вылетевших из водоема взрослых особей, а не количество легко и во множестве добываемых в водоеме личинок. Дело в том, что количество вылетающих взрослых особей (которые лишь и могут иметь значение как кровососы) резко не соответствуют количеству личинок, даже личинок последней стадии. Так, в наблюдавшихся нами условиях (в Ситенке) из трех самых многочисленных (по числу личинок) видов наиболее полное окукление и отрождение имело место у *Simulium austeni* Edw.; затем следует *Eusimulium freyi* End., у которого окукливается и вылетает уже менее половины числа особей, достигших последней личиночной стадии. У *Odagmia frigida* Rubz. (которая ранее обычно определялась как второе поколение *O. ornata* Mg.) окукление падает на середину лета, когда Ситенка почти пересыхает и сильно загрязняется. Окукления и вылета достигает лишь небольшая часть личинок (по ориентировочным подсчетам менее 5%). Аналогичные данные известны и в отношении других видов.

Основными и наиболее существенными практическими выводами из приводимых данных являются следующие. Из большого числа видов (до 20 в небольшом водоеме) кровососами являются 1—2—3 вида. Около 99% мошек, вылетающих из небольших речек, в наблюдавшихся нами условиях не нападают для кровососания. Вместе с тем, обильные яйцекладки

в р. Ситенке в период лета свидетельствуют о том, что по крайней мере преобладающие по численности виды успешно завершают развитие половых продуктов и без дополнительного питания кровью. Ими являются все перечисленные выше (на стр. 743) виды, за исключением *Odagmia ornata* Mg.

Гудевич (1937, 1939, 1940), изучавший «гнус» в Забайкалье и на Дальнем Востоке и регистрировавший видовой состав не только по летающим в воздухе самкам, но и по развивающимся в водоемах личинкам и куколкам, каждый раз обнаруживал, что нападают лишь некоторые, немногие из числа развивающихся в данной местности видов мошек.

Мончадский (1951) отмечает аналогичное явление у комаров.

Число подобных примеров может быть значительно умножено. В коллекциях взрослых насекомых в Зоологическом институте АН СССР, собранных в течение длительного срока на обширной территории Союза ССР большим числом лиц, имеется огромный материал по самкам.

Изучение этой коллекции показывает, что практически почти все виды с органами кровососущего типа зарегистрированы то в одном, то в другом месте СССР как кровососы. Активность нападения, о которой можно до некоторой степени судить по относительной численности собираемых особей, закономерно меняется, причем для отдельных видов по-разному (Рубцов, 1955). Исключения представляют лишь редкие, преимущественно горные виды, которые не констатированы в качестве кровососов, очевидно, в связи с их малочисленностью и, как следствие этого, редкостью их обнаружения.

Вместе с тем, при более детальном изучении мест выплода, закономерно выступает несоответствие между численностью самок, выплывающих и нападающих в данной местности. При этом более частой оказывается обратная зависимость: преобладающими по числу кровососами в данной местности являются не самые массовые виды, или даже относительно малочисленные в своих очагах развития и выплода — в водоемах. Иными словами, неблагоприятные условия развития для водных фаз развития прежде всего для личинок какого-либо вида по сравнению с другими, развивающимися в данном водоеме, чаще сопровождаются повышенной активностью нападения у самок и потребностью дополнительного питания кровью. Из этой обратной зависимости нам известно одно исключение: из 4—5 развивающихся в Дунае (на отрезке реки в Карпатах) видов самый многочисленный в реке вид — *Simulium columbaczense* Schönб. вместе с тем является и наиболее злостным кровососом. Однако следует отметить, что в р. Тибр в Италии по нашим сборам в изобилии развивается форма того же вида, морфологически не отличимая от типичных *S. columbaczense* Schönб. из Дуная, которая не зарегистрирована (по сборам) среди нападающих здесь на человека и животных мошек.

Следует заметить, что Тибр, по сравнению с Дунаем, — река более быстрая, чистая и богаче населенная личинками мошек, за исключением нижнего участка течения в приморской низменности протяжением около 30 км.

ПОНЯТИЕ О ГОНОТРОФИЧЕСКОМ ЦИКЛЕ

Понятие о гонотрофическом цикле развивалось на основе наблюдений за закономерной зависимостью между питанием кровью и развитием половых продуктов у самки комара. По мере переваривания крови параллельно развиваются половые продукты. Этот процесс может повторяться у комаров несколько раз при каждом повторном, достаточно полном (Детинова, 1953) кровососании. Наряду с цикличностью процесса пищеварения была подмечена определенная повторяющаяся закономерность функ-

ционирования экскреторных органов (мальпигиевых сосудов). Впервые Кристоферсом (Christophers, 1911, — цит. по Беклемишеву, 1942б) была предложена схема периодизации в развитии половых продуктов. Эта схема была позднее дополнена и уточнена Мером (Mehr, 1936, — цит. по Беклемишеву, 1942б). Понятие о гонотрофическом цикле было далее развито Беклемишевым (1940) сперва для малярийного комара. Беклемишев (1942а) определяет значение и существо гонотрофического ритма следующим образом: «Ключом к пониманию жизни *Anopheles* и его роли как переносчика является представление о гонотрофическом ритме, охватывающим все функции активной самки кровососущего комара» (Беклемишев, 1940, 1942а); существование этого ритма вытекает из явления гонотрофической гармонии (Селла, Свелленгребель), т. е. строгого параллелизма между процессами переваривания крови и созревания яиц, и из повторности гонотрофических циклов. Каждый гонотрофический цикл начинается с поисков добычи, включает нападение на добычу, переваривание пищи и созревание яиц и заканчивается поисками водоема и откладкой яиц. Повторение подобных циклов обуславливает гонотрофический ритм. Это представление подробно развито для комаров (Детинова, 1949; Половодова, 1949, и др.). Одновременно оно было распространено на других кровососущих двукрылых: слепней (Олсуфьев, 1940), москитов (Долматова, 1942), жигалок (Кузина, 1942), мокрецов (Амосова, 1956; Глухова, 1956) и других кровососов.

Очевидно, что подобное понимание гонотрофического цикла приложимо и продуктивно там, где питание кровью является облигатным и развитие половых продуктов повторяется несколько раз в течение индивидуальной жизни одной особи параллельно с повторным кровососанием. Иное наблюдается у мошек. Питание кровью здесь факультативно, оно является дополнительным питанием, и у большинства видов и особей половые продукты могут развиваться без дополнительного питания кровью. Строгого и нерушимого параллелизма между перевариванием крови и созреванием половых продуктов в действительности нет. Переваривание крови может отставать от созревания половых продуктов или наоборот — созревание половых продуктов тормозиться. Наблюдается ряд различных вариантов недоразвития половых продуктов в зависимости от причин, их вызывающих: недостаток запасов жирового тела, прерванное кровососание, отсутствие или неполноценность углеводного питания, нарушения в деятельности *corpora allata*, паразитизм, голодание и т. п. Патологические картины очень разнообразны и более обычные, нежели «гонотрофическая гармония». Конечный результат — снижение плодовитости при недостатке питания и неблагоприятных условиях развития у насекомых — явление общее и свойственно не только кровососущим двукрылым. Повторное питание кровью у мошек изредка имеет место. Однако вторичная откладка яиц возможна скорее в качестве исключения. Имеющиеся данные указывают на то, что большинство видов и особей ограничивается одним гонотрофическим циклом. При этом развитие половых продуктов находится в зависимости не столько от дополнительного питания самок кровью, сколько от условий развития и питания личиночных стадий.

В связи с изложенным предложенная Кристоферсом—Мером и Селла схема периодизации гонотрофического цикла не отражает существа фактов применительно к мошкам. Как известно, эта схема охватывает сравнительно небольшой период — от стадии голодной самки (1 стадия), ищущей добычу, до откладки яиц. Этот отрезок развития делится на 7 стадий. Деление процесса переваривания пищи (по Селла) устанавливается по внешним признакам, главным образом по степени заполненности кишечника кровью. О степени заполненности средней кишки судят по отношению

просвечивающего темного пятна с кровью к сегментам брюшка: брюшко заполнено кровью, свободны два стернита, два с половиной, кровь красная, черная, исчезает и т. п. Деления эти дробны: 2-я стадия — насосавшаяся самка, 3-я — начинается переваривание крови и т. д. Нетрудно видеть существенные недочеты этой искусственной схемы. Схема периодизации произвольно вырывает из общего цикла развития лишь один небольшой период. Она не учитывает не менее существенные условия развития личинки. Диагностика стадий по внешним признакам не осуществима в отношении кровососов с непрозрачным брюшком. Она не учитывает варьирования количества заглоченной одновременно крови. При прерванном кровососании самка ограничивается небольшой порцией крови. Неполное кровососание весьма обычно у мошек.

Периодизация развития половых продуктов у Кристоферса—Мера слишком дробна и искусственна там, где она производится по признаку заполнения фолликула желтком после кровососания. Небольшой период качественно однородного или, по крайней мере, весьма сходного развития разделен на три следующие стадии: а) желток в фолликуле появляется, б) желтком заполнена половина фолликула, в) заполняется $\frac{3}{4}$ фолликула и т. д. Весь этот период развития длится всего сутки; никакой принципиальной разницы между заполнением фолликула наполовину или на $\frac{3}{4}$, конечно, нет, тем более, что разные фолликулы одной особи при этом заполнены в разной степени: один — наполовину, другой — на $\frac{3}{4}$ и т. д. При этом более сложные и разнообразные, принципиально более существенные превращения яйца, после того как оно заполнено желтком полностью, в процессе развития, длящегося 4—5 суток, отнесены к одной стадии, очевидно, лишь потому, что яйцевая клетка становится непрозрачной и ее превращения в массе желтка при внешнем осмотре не заметны.

Совершенно выпадает при этом длительный период сложного развития половых продуктов, начинающийся фактически в яйце и продолжающийся в личинке и куколке, условиями развития которых у мошек, в большинстве случаев, определяются потребность кровососания, судьба половых продуктов и сама возможность завершения гонотрофического цикла. Отсюда с очевидностью следует, что рассмотрение развития и созревания половых продуктов, по крайней мере у мошек, не может производиться в отрыве от условий развития личинки.

Исходя из сказанного, у мошек мы различаем первый и последующие гонотрофические циклы, весьма неравноценные между собой.

Под первым гонотрофическим циклом разумеется весь период питания и сопряженного с ним развития половых продуктов, начиная от личинки до созревания и откладки яиц самками. У одного и того же вида с ротовыми придатками кровососов, иногда в одной популяции, возможны два варианта гонотрофического цикла: 1) без дополнительного питания кровью и 2) с дополнительным питанием кровью.

Второй гонотрофический цикл в тех случаях, когда он возможен, уже значительно больше зависит от дополнительного питания самки кровью. Периодизация понимаемого таким образом гонотрофического цикла будет естественно иной.

В свете изложенных фактов схема ее может быть намечена в следующем виде (периоды 1—5):

- 1) развитие оогониев до образования фолликулов и семенников — личинка 1—3-й стадии;
- 2) развитие фолликулов и семенников, рост жирового тела — личинка 2—5-й стадии;
- 3) возникновение и развитие половых органов (яичников, семенников, выводящих протоков, придаточных желез, совокупительных органов и

связанных с ними желез и органов), трансформация жирового тела — куколка;

4) развитие, созревание и оплодотворение яиц у взрослого насекомого; расходование жирового тела; переваривание и ассимиляция пищи, поступающей с основным и дополнительным питанием: а) от отрождения до копуляции; б) от копуляции до дополнительного питания (кровососания у облигатных кровососов; углеводного — у факультативных кровососов, завершающих развитие половых продуктов без дополнительного питания кровью); в) от кровососания или дополнительного углеводного питания до полного заполнения яйца желтком; г) рост и развитие яйца от заполнения его желтком до оплодотворения;

5) стадия зрелого оплодотворения яйца.

Весь цикл развития яйца делится, таким образом, на 5 периодов в соответствии с важнейшими естественными периодами жизни и развития самого насекомого.

Необходимо оговориться, что предлагаемая схема гонотрофического цикла, как и всякая схема, лишь весьма относительно отражает сложную картину наблюдаемых в природе явлений. Предвосхищая изложение фактического материала, которое будет сделано позднее, отметим здесь, что у мошек можно наметить три основных варианта гонотрофических циклов:

1) развитие половых продуктов завершается к моменту отрождения самок; питание имаго для завершения развития половых продуктов не имеет или почти не имеет значения; этот вариант свойствен растительноядным видам мошек без режуще-рвущих зубов в ротовом аппарате;

2) самки отрождаются с недоразвитыми половыми продуктами; для завершения их развития, как правило, необходимо и достаточно углеводное питание; к этой категории относится подавляющее большинство видов мошек с ротовыми придатками кровососов (факультативные кровососы);

3) самки отрождаются с недоразвитыми половыми продуктами и для завершения их развития требуется, как правило, наряду с углеводным, дополнительное белковое питание (кровью); к этой категории относится сравнительно небольшое число видов (облигатные кровососы).

Как во второй категории часть самок при известных условиях нуждается в дополнительном питании кровью, так и в третьей часть популяции может завершать развитие без дополнительного питания кровью. Между этими основными тремя вариантами нет резких границ, а есть постепенный переход от эволюционно первичной растительноядности к эволюционно вторичному — кровососанию. Три названных варианта сходны по картине развития половых продуктов на фазе личинки, заметно различаются на фазе куколки; наиболее резко различия выражены у имаго. Поэтому в предлагаемой схеме значение отдельных периодов развития для разных вариантов гонотрофического цикла весьма не равноценно.

Период 4, растянутый у кровососов и по практическим соображениям разделенный на 4 этапа, почти полностью выпадает у растительноядных видов мошек.

Из изложенного следует, что под гонотрофическим циклом мы разумеем не один только последний, наиболее вариабильный и у мошек редкий и факультативный этап дополнительного питания кровью и связанное с этим завершение развития половых продуктов, но всю совокупность, с одной стороны, основного и дополнительного питания личинки и имаго, а с другой — роста и развития жирового тела, клеточных элементов гемолимфы, мальпигиевых сосудов и других органов обмена и, наконец, половых продуктов в онтогенезе.

«Гонотрофическая гармония» в общепринятом смысле у мошек является редким частным случаем. И в этих редких случаях «гармония» часто нарушается многообразными существенными факторами онтогенетического развития личинки и куколки, в котором подготавливается обычно единственный гонотрофический цикл мошек.

ЛИТЕРАТУРА

- Амосова И. С. 1956. Фауна и биология мокрецов рода *Culicoides* (сем. Heleidae) хвойно-широколиственных лесов юга Приморского края. Автореферат, Л.: 1—19.
- Беклемишев В. Н. 1940. Гонотрофический ритм как один из основных принципов биологии малярийного комара. *Вопр. физиолог. и эколог. маляр. комара*, 1 : 3—22.
- Беклемишев В. Н. 1942а. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих. *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 11, 3 : 39—44.
- Беклемишев В. Н. 1942б. Итоги изучения членистоногих — переносчиков болезней за 25 лет. *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 11, 6 : 18—35.
- Бельтюкова К. Н. 1955. К изучению кровососущих мошек (*Simuliidae*) Молотовской области. Ч. 1. Фауна и экология мошек Кипертского района и меры борьбы с ними. *Уч. зап. Молотовск. унив.*, 3 : 23—43.
- Берзина А. Н. 1953. Нападение мошек на человека в природе. *Паразитол. сб.*, 15 : 353—385.
- Глухова В. М. 1956. Фауна и экология мокрецов Карело-Финской ССР. Автореферат, Л.: 1—16.
- Гуцевич А. В. 1937. Материалы по изучению гнуса (кровососущие двукрылые насекомые) на Дальнем Востоке. *Тр. Военно-мед. акад. РККА им. Кирова*, VIII : 151—169.
- Гуцевич А. В. 1939. Кровососущие двукрылые Забайкалья. *Тр. Военно-мед. акад. РККА им. С. М. Кирова*, 19 : 35—47.
- Гуцевич А. В. 1940. Материалы по изучению кровососущих двукрылых (гнуса) северо-уссурийской тайги. *Зоол. журн.*, XIX, 3 : 428—444.
- Детинова Т. С. 1949. Физиологические изменения яичников у самок *Anopheles maculipennis*. *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 5 : 410—420.
- Детинова Т. С. 1953. Механизм гонотрофической гармонии у обыкновенного малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mg.). *Зоол. журн.*, 32, 6 : 1178—1188.
- Долматова А. В. 1942. Жизненный цикл *Phlebotomus papatasi* (Scopoli). *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 11, 3 : 52—70.
- Кузина О. С. 1942. О гонотрофических взаимоотношениях у жигалок (*Stomoxys calcitrans* L. и *Haematobia stimulans* L.). *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 11, 3 : 70—78.
- Мончадский А. С. 1951. Личинки кровососущих комаров СССР и сопредельных стран (подсем. *Culicidae*). *Определители по фауне СССР*, изд. ЗИН АН СССР, 37.
- Мончадский А. С. 1956. Нападение комаров на человека в приморской части дельты Волги. *Паразитол. сб.*, 16 : 89—144.
- Олсуфьев Н. Г. 1940. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней. *Зоол. журн.*, 19, 3 : 445—455.
- Павловский Е. Н. 1946. Динамика кровососущих двукрылых, методы и значение их изучения. *Изв. АН СССР, сер. биол.*, 2—3 : 211—232.
- Павловский Е. Н. 1946—1948. Руководство по паразитологии человека с учетом переносчиков трансмиссивных болезней, I—II : 1—1022.
- Павловский Е. Н., Г. С. Первомайский и К. П. Чагин. 1951. Гнус (кровососущие двукрылые), его значение и меры борьбы. *Медгиз*, Л.: 1—120.
- Половодова В. П. 1949. Определение физиологического возраста самки *Anopheles*, т. е. числа проделанных ею гонотрофических циклов. *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, 18, 4 : 352—355.
- Проневит Т. А. 1945. К биологии, экологии и видовому составу семейства *Simuliidae* центральной части северных склонов Кавказского хребта. *Тр. Горск. с.-х. инст.*, V : 191—194.
- Рубцов И. А. 1936. К биологии и экологии мошек (*Simuliidae*) Восточной Сибири. *Паразитол. сб.*, VI : 169—200.
- Рубцов И. А. 1940. Мошки (сем. *Simuliidae*). Фауна СССР. Двукрылые, VI, 6 : I—IX, 1—533.
- Рубцов И. А. 1955. Об изменениях активности кровососущих мошек в связи с гонотрофическим циклом. *Тр. ЗИН АН СССР*, XI : 353—364.
- Усова З. В. 1955. Некоторые вопросы биологии мошек (сем. *Simuliidae*). Тезисы докл. VIII Совещания по паразитол. проблемам, М.—Л.: 154—155.

- Bequaert J. C. 1934. Notes on the black flies or Simuliidae, with special reference to those of the Onchocerca region of Guatemala. Contr. Dep. trop. Med. Harvard Univ., 6 : 175—224.
- Cameron A. E. 1922. The morphology and biology of a Canadian cattle infesting blackfly *Simulium simile* Mall. Dept. Agric. Domin. Canada, suppl., 5 : 1—26.
- Dalmat H. T. 1950. Studies on the flight range of certain Simuliidae, with the use of aniline dye marker. Ann. Ent. Soc. Amer., 43 (4) : 537—545.
- Dalmat H. T. 1952. Longevity and further flight range studies on the blackflies (Diptera, Simuliidae), with the use of dye markers. Ann. Ent. Soc. Amer., 45 (1) : 23—37.
- Davies D. M. 1952. The population and activity of adult female black flies in the vicinity a streat in Algonquin Park, Ontario. Canad. Journ. Zool., 30, 5 : 287—321.
- Davies D. M. 1953. Longevity of black flies in captivity. Canad. Journ. Zool., 31, 3 : 304—312.
- Edwards F. M. 1915. On the British species of *Simulium*. I. Adults. Bull. Ent. Res., VI : 32—41.
- Friederichs K. 1919. Untersuchungen über Simuliiden. Zeitschr. ang. Entom., 6 : 61—83.
- Friederichs K. 1922. Untersuchungen über Simuliiden. Zeitschr. ang. Entom., 8 : 31—92.
- Grenier P. 1953. Simuliidae de France et d'Afrique du Nord. Encyclopédie Entomologique, série A, XXIX, Paris, 8° : 1—170, 248 figs.
- Hocking B. a. L. R. Pickering. 1954. Observations on the bionomics of some northern species of Simuliidae (Diptera). Canad. Journ. Zool., 32, 2 : 99—119.
- Lewis D. J. 1948. The Simuliidae of Anglo-Egyptian Sudan. Trans. Roy. Ent. Soc. Lond., 99, 14 : 475—496.
- Lewis D. J. 1953. *Simulium damnosum* and its relation to Onchocerciasis in the Anglo-Egyptian Sudan. Bull. Ent. Res., 43, 4 : 597—644.
- Pomerooy A. N. 1916. Notes on five N. American buffalo gnats of the genus *Simulium*. U. S. Dept. Agric. Bull., 329 : 1—48.
- Puri J. M. 1925. On the life history and structure of the early stages of Simuliidae. Parts I a. II. Parasitology, XVII, 3—4 : 295—369.
- Roubaud E. et. P. Grenier. 1943. Simulies de l'ouest africain (Afrique équatoriale et occidentale française). Bull. Soc. Path. exot., 36, 9—10 : 281—311.
- Smart J. 1943. *Simulium* feeding on ivy flowers. Entomologist, 76, 956 : 20—21.
- Wagner W. 1925a. Beiträge zur Biologie der Kriebelmücke. Zool. Anz., LXIII, 7/8 : 195—208.
- Wagner W. 1925b. Bau und Function des Atmungssystems der Kriebelmücken-larven. Zool. Jahrb., allg. Zool. u. Physiol., XLII : 441—486.
- Wanson M. et B. Lebed. 1948. Note sur le cycle gonotrophique de *Simulium damnosum*. Rev. Zool. Bot. Afr., 41, 1 : 66—82.
- Wigglesworth V. B. 1947. The principles of insect physiology. London : 1—434.
- Wilhelmi J. 1920. Kriebelmückenplage. Jena : 1—246.

Зоологический институт
Академии Наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Some species of the blackflies are phytophagous, that is obvious by structure of their mouth parts (*Gymnopais bifistulatus* Rubz., *G. trifistulatus* Rubz., *Prosimulium alpestre* Dor. et Rubz., *P. kamtschaticum* Rubz., *P. pecticrassum* Rubz., *P. candicans* Rubz., *P. arshanense* Rubz., *P. macropyga* Lundstr., *Cnephia lapponica* End., *C. lyrata* Rubz.).

The females of the majority of species of the blackflies are facultative bloodsuckers. A gonotrophic cycle is completed with vegetable food. These species have only one generation in the year. The females hatch out with undeveloped eggs. The females of blackflies of these species usually feed on saps on flowers of *Salix*, *Umbelliferae* and *Compositae* (*Heracleum* sp., *Achillea millefolium* etc.). They may to complete the development of ovaries without bloodsucking. The females of some species of blackflies are need in bloodsucking to complete their development of the ovaries, but only in part of the area. The bloodsuckers constitute about $\frac{1}{3}$ of all species

of the family. Bloodsuckers are 1—2—3 species from 10—20 ones inhabiting every district in the taiga and steppe zones. The per cent of bloodsucking species usually more in large rivers with unfavourable conditions for development of larvae. The necessity of the bloodsucking and bloodthirstiness is varied by the same one species in different parts of its area. Many examples are discussed. The bloodthirstiness is also varied in ontogenesis of the female.

The author divides the gonotrophic cycle of the blackflies in the following periods:

- 1) the development of oögonia, — larvae of 1—3 stages;
- 2) the development of ovaries and fat body, — larvae of last stage;
- 3) the development of genitalia, — pupa;
- 4) the development and maturation of the ovaries in the adults; the consumption of the fat body; the digestion of food (plant saps and blood):
a) from the hatching to the copulation; b) from the copulation to the nutrition (the consumption of the plant saps and the blood); c) from the nutrition to the filling out of the egg by the yolk; d) the growth, the development and the maturation of the egg.
- 5) mature egg.

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