

УДК 576.895.771

© 1993

**АВТОГЕННОСТЬ У КРОВСОСУЩИХ МОКРЕЦОВ
РОДА *CULICOIDES* (DIPTERA: CERATOPOGONIDAE)****В. А. Исаев**

25 видов кровососущих мокрецов, собранных в 1979—1990 гг. в России, Узбекистане, Азербайджане, Армении, Грузии и Казахстане, были исследованы на автогенность по разным критериям в природе и в лабораторных условиях. Установлены автогенное созревание яиц у 6 видов мокрецов и отсутствие автогенности у 19 видов. Наличие или отсутствие автогенности являются у мокрецов видовым признаком. Автогенный вителлогенез продолжается со стадии поздней (более 2 дней жизни) куколки до ранних стадий (менее 2—3 дней жизни) имаго.

У мокрецов известно явление автогенности, т. е. развития первой порции яиц за счет личиночных резервов. В разных экологических группах сем. Ceratopogonidae автогенное развитие яичников изучено неравномерно и в основном установлено среди кровососущих форм, прежде всего мокрецов рода *Culicoides* (Linley, 1983).

Согласно сводке Глухой (1989), автогенность *Culicoides* отмечена в отдельных регионах бывшего СССР у 7 видов (*C. riethi*, *C. salinarius*, *C. manchuriensis*, *C. gomochrous*, *C. filicinus*, *C. dendrophilus*, *C. desertorum*). Среди них наиболее обстоятельно изучен *C. riethi*, у которого обнаружена 100%-ная автогенность на первом гонотрофическом цикле, развивавшаяся в Киргизии (Иссык-Кульская обл.) и на Украине (Донецкая обл.) независимо от условий питания личинок (Глухова, Дубровская, 1972).

Основные работы по автогенности кровососущих мокрецов посвящены рассмотрению состояния фолликулов у взрослых форм и не затрагивают предшествующие этапы жизненного цикла, на которых начинается ово- и вителлогенез. Недостаточны и материалы по вопросам популяционной либо видовой принадлежности автогенности. В связи с этим нами для установления возможности автогенного развития исследован ряд видов мокрецов из 4 подсемейств сем. Ceratopogonidae (Исаев, 1980б, 1991). Данные по кровососам рода *Culicoides* приводятся в настоящей статье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В России (в Ивановской обл.) в 1979—1990 гг. был собран материал по всем стадиям развития, в других регионах — в 1983—1985 гг. в Узбекистане (Каракалпакия) и республиках Закавказья (Азербайджан, Армения, Грузия) и в 1990 г. в Казахстане (Алма-Атинская обл.) — проведены в основном сборы личинок и куколок. В дальнейшем в других регионах часть материала была доведена до имаго на месте сбора, а часть доставлена в г. Иваново и содержалась на природных субстратах в лаборатории на кафедре биологии

Автогенность кровососущих мокрецов
Autogeny of blood-sucking midges

Вид	Критерии автогенности					
	1	2	3	4	5	6
<i>C. obsoletus</i> (Mg.)	нд	—	—	—	нд	—
<i>C. chiopterus</i> (Mg.)	нд	+	+	нд	нд	+
<i>C. punctatus</i> (Mg.)	—	—	—	—	—	—
<i>C. pulicaris</i> (L.)	—	—	—	—	нд	—
<i>C. delta</i> Edw.	—	—	—	—	нд	—
<i>C. grisescens</i> Edw.	нд	—	—	—	нд	—
<i>C. impunctatus</i> Goetg.	нд	+	+	нд	нд	+
<i>C. reconditus</i> Camp. et P.-Cl.	нд	—	—	—	нд	—
<i>C. fascipennis</i> Staeg.	нд	—	—	—	—	—
<i>C. achrayi</i> Kettl. and Laws.	нд	—	—	—	нд	—
<i>C. subfascipennis</i> Kieff.	нд	—	—	—	нд	—
<i>C. pallidicornis</i> Kieff.	—	—	—	—	нд	—
<i>C. longipennis</i> Khal.	нд	—	—	—	нд	нд
<i>C. odibilis</i> Aust.	—	—	—	—	нд	—
<i>C. cubitalis</i> Edw.	—	—	—	—	нд	—
<i>C. abicans</i> Winn.	нд	—	—	нд	нд	нд
<i>C. circumscriptus</i> Kieff.	—	—	—	—	—	—
<i>C. salinarius</i> Kieff.	++	++	+	+	+	+
<i>C. desertorum</i> Guts.	+	+	+	+	нд	нд
<i>C. manchuriensis</i> Tok.	+	+	+	+	нд	+
<i>C. nubeculosus</i> (Mg.)	—	—	—	—	нд	—
<i>C. riethi</i> Kieff.	++	+++	++	++	нд	+
<i>C. algecirensis</i> (Strobl)	—	—	—	нд	—	—
<i>C. stigma</i> Mg.	—	—	—	—	нд	—
<i>C. parroti</i> Kieff.	нд	—	—	—	нд	—

Примечание. Объяснение см. в тексте.

Ивановского медицинского института. Сборы самок *C. algecirensis* на себе проведены в Казахстане (в окрестностях г. Алма-Аты).

При вскрытии куколок женского пола определяли фазы развития фолликулов в яичниках. Самок выводили из куколок в лаборатории, а затем вскрывали непосредственно после выхода из куколок и спустя 2—3 сут после содержания на воде и 10%-ном сахарном сиропе при естественном освещении и температуре 22—26°. В природе самок отлавливали при питании на цветах и кровососании на млекопитающих. У собранных мокрецов при вскрытиях определяли наличие пищи в желудке, состояние фолликулов и повторность гонотрофических циклов. Всего изучено около 1000 куколок женского пола и более 1500 самок 25 видов *Culicoides*. Внутри яичника куколки или самки состояние фолликулов было, как правило, неоднородным, поэтому нами указывалась их преобладающая стадия по классификации Мера—Кристоферса.

Наличие или отсутствие автогенности оценивалось по совокупности 6 предлагаемых нами критериев, связанных с состоянием фолликулов у куколок или самок 25 видов (см. таблицу). Критерием 1 служили материалы вскрытий куколок разного возраста, критерием 2 — результаты вскрытий самок непосредственно после выхода из куколок. Появление в яичниках куколок и самок в качестве преобладающих фаз начальных стадий вителлогенеза (IВ—III по Мера—Кристоферсу) оценивалось как ускоренное развитие фолликулов (знак «+»), нахождение фаз No, N, I, IIА — как отсутствие данного признака (знак «—»). Критериями 3 и 4 были результаты лабораторных опытов по содержанию самок соответственно на воде и на 10%-ном сахарном сиропе при температуре 22—26° в течение 2—3 сут. Развитие фолликулов самок до

фазы V по Меру—Кристоферсу в этих условиях свидетельствовало в пользу автогенности (знак «+»), отсутствие зрелых яиц в яичниках было характерным для неавтогенных видов (знак «—»). Для критерия 5 использовались результаты вскрытий природных самок, питавшихся на цветах. Отсутствие среди неклавших самок особей с ранними фазами развития фолликулов (No, N, I, IIА) оценивалось в пользу автогенного развития (знак «+»), наличие таких особей в природных сборах обозначалось знаком «—». По критерию 6 оценивалось состояние яичников у самок, собранных на млекопитающих. Наличие в сборах в начале сезона лета только клавших самок обозначалось знаком «+». Нахождение в сборах с самого начала вылета самок неклавших особей оценивалось знаком «—», так как косвенно свидетельствовало об отсутствии автогенного развития. Результаты, полученные в одной популяции, оценивались одним знаком «+» или «—», в двух популяциях как «+ +» или «— —», в трех и более популяциях как «+ + +» или «— — —». В случаях отсутствия данных ставился знак «нд».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вскрытие куколок мокрецов в разные сроки с момента их формирования показали, что у 4 из 14 изученных видов вителлогенез в лаборатории при 22—26° начинается в куколке раньше, в возрасте 2 сут, и протекает быстрее, чем у остальных 10 изученных видов (см. таблицу). В Ивановской обл. эти данные получены по *C. riethi*, *C. salinarius*, *C. manchuriensis*, в Грузии — для *C. riethi* и *C. salinarius*, в Узбекистане — у *C. riethi* и *C. desertorum*.

В первые минуты и часы после выхода из куколок у большинства из 25 изученных видов фолликулы находились на ранних стадиях развития. Но у 6 видов: *C. riethi*, *C. salinarius*, *C. manchuriensis*, *C. desertorum*, *C. chiopterus*, *C. impunctatus* самки имели фолликулы на фазах IIВ—III. Для *C. riethi* такие данные были получены по сборам из России, Грузии и Узбекистана, для *C. salinarius* — по сборам из России и Грузии, у *C. desertorum* — из Узбекистана, по остальным 3 видам — из России.

В опытах по содержанию выведенных в лаборатории самок 25 видов на воде и самок 22 видов на 10%-ном сахарном сиропе спустя 2—3 сут у группы из 6 видов фолликулы хотя бы части самок достигали фазы V (критерии 3 и 4, знак «+»), у других видов и на воде, и на сиропе вителлогенез не шел дальше фазы III (критерии 3 и 4, знак «—»). При разнообразии стадий развития фолликулов через 2—3 сут обычно происходил сдвиг в сторону преимущественно I—II стадий по сравнению с наиболее ранними стадиями при вылете (No, N).

Следует отметить, что наблюдения за самками выведенных в лаборатории видов проводились и более продолжительные сроки (6—8 сут), в результате у *C. riethi* и *C. salinarius* были получены автогенные кладки.

Неавтогенное развитие опытным путем по критериям 1—4 (см. таблицу) было зарегистрировано у 16 видов в какой-либо одной популяции, а для 3 видов в 3—4 популяциях. Так, для *C. algecirensis* оно зафиксировано в популяциях из Узбекистана, Армении, Азербайджана и Казахстана, у *C. odibilis* — из России, Грузии и Казахстана, *C. circumscriptus* — России, Узбекистана и Казахстана.

На цветах встречались самки 4 видов. Их фолликулы находились на разных стадиях гонотрофического цикла. Среди этих 4 видов (см. таблицу, критерий 5) у одного — *C. salinarius* — на цветах были найдены только клавшие самки.

На млекопитающих в начале лета самок собрано 22 вида. Проведенные вскрытия неклавших самок 17 неавтогенных видов показали, что они напа-

дают на ранних стадиях гонотрофического цикла, а в их желудках отсутствует переваренная пища. У 5 автогенных видов встречались только ранее клавшие самки. Но и они также имели яичники, где преобладающими фазами развития фолликулов были стадии не выше IIА по Меру—Кристоферсу. Подобные факты свидетельствовали о двойственном характере питания мокрецов и необходимости питания кровью для продолжения вителлогенеза и полного созревания яиц у кровососов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Среди видов, у которых была обнаружена автогенность, для 4 (*C. riethi*, *C. salinarius*, *C. manchuriensis*, *C. desertorum*) она оказалась свойством, присутствующим всем изученным нами и другими авторами популяциям. Наши материалы по *C. impunctatus* и *C. chiopterus* немногочисленны, но не противоречат, например, сведениям об их автогенности из некоторых других регионов: *C. impunctatus* в Англии (Boorman, Goddard, 1970), *C. chiopterus* (Mg.), определявшемуся как *C. dobyi* Крем. в Сибири (Мирзаева, 1989). Для этих видов, по-видимому, потребуется пополнение данных для несомненного доказательства этого признака.

Результаты, полученные нами по большинству массовых автогенных и неавтогенных видов *Culicoides*, подтверждают предложенную Глуховой (1979, 1989) концепцию о видовом характере автогенности или неавтогенности у цератопогонид. Такие факты получены нами для 5 видов: *C. riethi*, *C. algecirenensis*, *C. circumscriptus*, *C. salinarius*, *C. odibilis*, у которых во всех изученных популяциях характер развития был одинаков.

Наши материалы об автогенности некоторых видов мокрецов в России и странах ближнего зарубежья (Казахстане, Азербайджане, Армении, Грузии) указывают на распространение данного явления в пустынной, высокогорной, субтропической и умеренной зонах. В дополнение к литературным данным по бывшему СССР (Глухова, 1989) и автогенности некоторых *Culicoides* в тропиках (Dipeolu, Odunpinade, 1976) и в арктических широтах (Downes, 1958) они показывают, что формирование автогенности шло в разных климатических и географических зонах.

Автогенный вителлогенез у мокрецов имеет определенные особенности. Как показано нами ранее (Исаев, 1980а, 1980б) и в настоящей работе, развитие фолликулов до IIВ—III стадий по Меру—Кристоферсу у автогенных видов сем. Ceratopogonidae, начинается в куколке, а не в первые часы жизни имаго. Таким образом, развитие половой системы кровососущих мокрецов частично переносится на преимагинальный период. Подобные процессы типичны для ряда видов других семейств и в более выраженной форме протекают, например, у поденок, галлиц и хирономид.

На сходство автогенности у мокрецов с процессами созревания яиц без имагинального питания, т. е. явлениями, аналогичными автогенности обратила внимание Глухова (1979, 1989). В результате ею был сделан вывод о том, что «автогенность — явление первичное, унаследованное не только кровососущими мокрецами, но и другими кровососущими Nematocera и Tabanidae от своих некровососущих предков» (Глухова, 1989, с. 58).

Анализ литературных данных о распространении автогенности у мокрецов (по нашим данным — 20, по данным других авторов — 24 % — Глухова, Дубровская, 1972) привел нас к выводу, что это явление не было первоначально присуще всему сем. Ceratopogonidae.

Эволюционно автогенность у мокрецов, а также у ряда других семейств двукрылых возникла по разным причинам и в разные сроки, как в условиях отсутствия пищи, так и при ее обилии. Формирование автогенности могло

быть связано с воздействием повышенной концентрации органических веществ и изменением вследствие этого температуры и химизма субстратов в местах вылода личинок. Особенно заметным и ускоренным этот процесс стал в антропогенных биоценозах из-за различной степени загрязнения водоемов отходами хозяйственной деятельности и бытовыми стоками. Это способствовало закреплению связи экологии имаго и экологии личинок, в результате определенные группы мокрецов (например, группа *nubeculosus*) освоили пастбищные и поселковые станции (Исаев, 1991). В процессе разделения одного вида на 2 близких (один — автогенный, другой — нет) либо в ходе сосуществования двух близких видов в сходных условиях загрязнения органическими остатками у одного из видов возникла адаптация к обилию пищи и повышенной плотности популяций на личиночной стадии.

Сходные изменения в ходе синантропизации могли происходить и в других группах двукрылых. Такие факты отмечены у автогенных видов комаров (Сичинава, 1974; Ishii, Blanton, 1984), мошек (Грязнов, 1984, 1989), москитов (Xiong Guanhua e. a., 1985), каллифорид (Gerven e. a., 1987), мусцид (Kuramotochi e. a., 1988) и слепней (Иванищук, 1977, 1980; Фоминых, 1984).

У мокрецов наиболее приспособленными к антропогенным воздействиям оказались виды рода *Culicoides*. Среди кровососов этого рода обособление автогенных видов не сопровождалось появлением у них заметных морфологических и кариологических отличий (Исаев, 1984). В результате в подродах *Monoculicoides*, *Beltranmyia* и *Avaritia* оказались морфологически трудно различимые виды (*C. algecirensis* — *C. riethi*, *C. circumscriptus* — *C. salinarius*, *C. chiopterus* — *C. dobyi* и др.). Если для первой пары видов задача идентификации решена и в настоящее время не вызывает сомнений (Глухова, 1989), то по остальным и близким к ним таксонам была до последнего времени дискуссионной (Глухова, 1989; Мирзаева, 1989). Установлению неавтогенности *C. circumscriptus* и автогенности *C. salinarius* во всех наших материалах способствовало проведение анализа их морфологических признаков, опубликованное ранее (Исаев, 1979, 1980а, 1984). Кроме того, были изучены все имеющиеся в коллекции Зоологического института РАН препараты с этикетками «*C. circumscriptus*» и «*C. salinarius*» различных авторов.

C. chiopterus и *C. dobyi* обычно объединяются в один вид — *C. chiopterus* (Глухова, 1989). Не исключено, что это два морфологически сходных вида, из которых один автогенный, а другой — нет. Косвенные данные по этому вопросу имеются в работе Мирзаевой (1989), однако для окончательного решения вопроса необходимо выведение из куколок самок данных видов и наблюдение за ходом развития половых желез в лаборатории.

ВЫВОДЫ

1. Автогенное развитие яичников установлено у 6 из 25 изученных видов мокрецов (*C. riethi*, *C. salinarius*, *C. desertorum*, *C. manchuriensis*, *C. impunctatus*, *C. chiopterus*).
2. Ускоренное развитие яичников на стадии куколки женского пола старше 2 сут и новорожденной самки наблюдалось у всех исследованных особей *C. riethi* и *S. salinarius* в разных популяциях.
3. Отсутствие способности к автогенному развитию отмечено для 19 видов. Оно установлено для всех исследованных географических популяций *C. odibilis*, *C. circumscriptus*, *C. algecirensis*.

Список литературы

- Глухова В. М. Система и эволюция семейства Ceratopogonidae (Diptera): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1979. 52 с.
- Глухова В. М. Кровососущие мокрецы родов Culicoides и Forcipomyia (Ceratopogonidae). Л.: Наука, 1989. 408 с.
- Глухова В. М., Дубровская В. В. Об автогенном созревании яиц у кровососущих мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) // Паразитология. 1972. Т. 6, вып. 4. С. 309—319.
- Грязнов А. И. Плодовитость кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae) и ее экологическая обусловленность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 20 с.
- Грязнов А. И. Автогенное созревание половых продуктов у кровососущих мошек (Diptera, Simuliidae) // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 11. С. 80—85.
- Иванишук П. П. Автогенное развитие яйцевых фолликулов у некоторых видов кровососущих слепней // Мед. паразитол. 1977. № 1. С. 15—19.
- Иванишук П. П. К автогенезу у слепней // Двукрылые — переносчики заразных заболеваний. Иваново, 1980. С. 56—65.
- Исаев В. А. Циклы развития мокрецов рода Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae) // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 31—32.
- Исаев В. А. Материалы к изучению изменчивости мокрецов рода Culicoides // Двукрылые — переносчики заразных заболеваний. Иваново, 1980а. С. 23—36.
- Исаев В. А. К сравнительному изучению плодовитости мокрецов из 4 подсемейств семейства Ceratopogonidae // Двукрылые — переносчики заразных заболеваний. Иваново, 1980б. С. 15—23.
- Исаев В. А. Генеалогические отношения некоторых видов мокрецов в родах Bezzia и Culicoides по данным кариологических и морфологических исследований // Вопросы эволюции и филогении двукрылых. М.: МОИП, 1984. С. 69—105.
- Исаев В. А. Жизненные циклы и синантропизация мокрецов Ивановской области // Морфология и экология двукрылых насекомых. Иваново: МОИП, 1991. С. 17—28.
- Мирзаева А. Г. Кровососущие мокрецы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1989. 232 с.
- Сичинава Ш. Г. Способность самок Culex pipiens molestus Forsk к повторному автогенезу // Сообщ. АН ГрузССР. 1974. Т. 75, № 1. С. 193—196.
- Фоминых В. Г. Об автогенном развитии яичников у слепней (Diptera, Tabanidae) в Томской области // Зоол. журн. 1984. Т. 63, № 2. С. 303—305.
- Воогман J., Goddard P. Observations on the biology of Culicoides impunctatus Goeth. (Diptera, Ceratopogonidae) in southern England // Bull. Ent. Res. 1970. Vol. 60. Pt. 2. P. 189—198.
- Dipeolu O. O., Odunrinade A. F. Species of Culicoides breeding on rocks and riverbanks in Nigeria // Ecol. Entom. 1976. N 1. P. 267—274.
- Downes J. A. The genus Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae) in Canada: an Introductory Review // Proc. 10-th Intern. Congr. Entom. 1958. Vol. 3. P. 801—808.
- Gerven A. C. M., Brown L. B., Vogt W. G., Williams K. L. Capacity of autogenes and anautogenes females of the Australian sheep blowfly, Lucilia cuprina, to survive water and sugar deprivation following emergence // Entomol. Exp. and Appl. 1987. Т. 43, N 3. P. 209—214.
- Ishii T., Belton P. Evidence for autogenes egg development in Culex pipiens in British Columbia // Mosquito News. 1984. Vol. 44, N 4. P. 598—603.
- Kuramochi K., Iwasa M., Shimokawa K., Hori K. Effect of diets and larval density on ovarian development of adult muscid flies Musca bezzia and Musca hervei // Proc. 18th Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3rd—9th, 1988: Abstr. and Author Index. (Vancouver, 1988). P. 290.
- Linley J. R. Autogeny in the Ceratopogonidae: literature and notes // Fla Entomol. 1983. Vol. 66, N 2. P. 228—234.
- Xiong Guang-Hua, Zhao Jia, Ge Jian-jin. Autogeny in Phlebotomus chinensis // Acta entom. sin. 1985. Vol. 28, N 1. P. 70—74.

Ивановский медицинский институт

Поступила 4.12.1992

AUTOGENITY IN THE BLOOD-SUCKING MIDGES OF THE GENUS *CULICOIDES*
(DIPTERA: CERATOPOGONIDAE)

V. A. Isaev

Key words: Ceratopogonidae, *Culicoides*, autogenity, egg development.

S U M M A R Y

The phenomenon of autogenity has been examined by means of different criterions both in nature and in laboratory in 25 blood-sucking species of the genus *Culicoides*, which were collected in Russia, Uzbekistan, Azerbaijan, Armenia, Georgia and Kazakhstan during 1979—1990 years. An autogenetic maturation of eggs has been observed in 6 species, and the absence of this phenomenon has been observed in 19 species. It is suggested, that autogenity or non-autogenity is a species characteristic of blood-sucking midges. The processus of autogenetic vitellogenesis takes the time from later pupa (more than 2 days of this stage) to earlier imago (lesser than 2—3 days of this stage).