

О ПЛОДОВИТОСТИ И ГОНОТРОФИЧЕСКОМ ЦИКЛЕ ДОЖДЕВКИ
НАЕМАТОРОТА PLUVIALIS L. (DIPTERA, TABANIDAE)

К. В. Скуфьин и И. К. Паенко

Кафедра зоологии беспозвоночных
Воронежского государственного университета

Обыкновенная дождевка (*Haematopota pluvialis* L.) широко распространенный и массовый кровосос. Почти во всех природных районах, где она встречается, она принадлежит к численно доминирующим видам и на протяжении значительной части лета причиняет сильное беспокойство как животным, так нередко и человеку. Естественно, что вопросы морфологии и биологии этого кровососа и переносчика заболеваний неоднократно привлекали специальное внимание исследователей. Имеются, например, данные о строении и функции ротового и пищеварительного аппарата (Cragg, 1912; Dickerson et Lavoipierre, 1953) и об откладке и развитии яиц в лабораторных условиях (Cameron, 1934). Тем не менее успехи в изучении гонотрофического цикла двукрылых насекомых (Детинаова, 1962), нашедшие приложение и к семейству слепней (Лутта, 1959, 1964; Павлова, 1965; Паенко, 1966), позволяют рассчитывать на получение более точных данных о потенциальной и фактической плодовитости рассматриваемого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводился в 1965—1966 гг. в 25—30 км к северо-востоку от Воронежа на территории зоостанции Воронежского университета. Основными местами выплода дождевки в этом районе служат луговые участки поймы реки, черноольховые топи и полузаболоченные луговые западины надпойменной террасы. Период лёта обыкновенной дождевки здесь обычно захватывает почти целиком все летние месяцы (Скуфьин, 1959). Регулярно каждую неделю нами вылавливались нападающие на человека самки дождевок, доставлялись в лабораторию, где анализировались на физиологический возраст. Всего вскрыто за 2 сезона около 900 самок, кроме того, около 100 самок, также пойманных при нападении, содержались в разное время в лаборатории в одиночных садках, которыми служили полулитровые банки с влажным песком на дне и воткнутыми в песок стеблями водных растений. В зависимости от поставленной задачи самки содержались на углеводной пище (кусочек сахара) или кормились человеческой кровью (на руке). В садках всегда находилась небольшая чашечка с водой. Температура воздуха в лаборатории колебалась от 16 до 31° (при средней в пределах 22—24°). Влажность воздуха 70—96% (средняя 85%). Сезон 1965 г. отличался пониженными температурами и обилием дождливых ветренных дней. Средняя температура воздуха за весь сезон (май—август) составила всего 19.4°. Эта же величина за 1966 г. составила 22.0°, что привело к более массовому и продолжительному лёту дождевки, а также других слепней.

ДАННЫЕ ПО ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ И ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ПЛОДОВИТОСТИ САМОК

Группа из 12 самок, пойманных 7 июля 1966 г., содержалась в одиночных садках только на водной диете. Продолжительность их жизни оказалась равной 3.6 ± 0.23 дня, из них самки второго гонотрофического цикла (1 раз клавшие) прожили от 3 до 5 дней, самки же третьего гонотрофического цикла (2 раза клавшие) прожили не более 3 дней. Другая группа самок, высаживаемая в садки с 22 июня по 27 июля в количестве 20 экз., помимо воды пользовалась углеводной диетой. Продолжительность их жизни оказалась равной 10.0 ± 1.5 дней с крайними колебаниями у 15 самок второго гонотрофического цикла от 3 до 29 дней, у 5 самок третьего гонотрофического цикла от 5 до 14 дней. Максимум продолжительности жизни (29 дней) показала самка, которая до помещения в лабораторию проделала 1 кладку. Поскольку на развитие 1 кладки требуется минимально 4 дня (Лутта, 1964), общая продолжительность жизни дождевок на углеводной диете при одном кровососании достигает 33 дней. Этот же срок указан как максимальный и в лабораторных опытах Кемрона (Cameron, 1934).

Для определения средней потенциальной плодовитости дождевки нами были использованы 30 самок, собранных при нападении в июле—августе 1965 г. и принадлежавших ко второму гонотрофическому циклу. Самки перед вскрытием некоторое время выдерживались и взвешивались в голодном состоянии. Затем после вскрытия и определения возраста подсчитывались все яйцевые трубочки. Вес тела оказался равным 14.9 ± 0.7 мг при колебаниях от 7.8 до 21.5 мг. Среднее число яйцевых трубочек оказалось равным 193 ± 9 при колебаниях от 103 до 365. Заметна некоторая положительная корреляция между весом тела и числом яйцевых трубочек (коэффициент корреляции = 0.61), установленная в более строгой форме у комаров *Anopheles*, *Aedes* и других на первых гонотрофических циклах (Roy, 1931; Беклемишев, 1944; Волозина, 1963).

ОПЫТЫ С КОРМЛЕНИЕМ САМОК КРОВЬЮ

Всего в оба сезона нами было накормлено в лабораторных условиях человеческой кровью до полного насыщения 17 самок, пойманных в природе при нападении. Продолжительность насыщения колебалась от 3 до 10 минут. Количество поглощенной крови составило в среднем 30.7 ± 2.2 мг с крайними колебаниями от 15.1 до 47.8 мг (табл. 1). По отношению к весу тела порция поглощенной крови составила от 1.09 до 2.02 (в среднем 1.53 ± 0.08). Более крупные самки в общем насыщались и большую порцию крови, хотя эта зависимость выражена недостаточно четко. При отдельной статистической обработке 9 самок с весом тела от 13.9 до 20.0 мг средняя порция крови оказалась равной 26.7 ± 2.5 мг, у 8 более крупных, самок с весом тела от 21.0 до 30.0 мг эта же порция равна 35.2 ± 2.9 мг. Различия только в пределах первой степени достоверности.

Количество яиц, созревших до V фазы по Меру, удалось отметить только у 13 самок. 4 самки погибли преждевременно через 1—3 дня. С учетом редуцированных фолликулов средняя потенциальная плодовитость этих 13 самок оказалась равной 121.9 (число, составленное из созревших яиц и фолликулов начинавших созревать и подвергшихся редукции). Реализация этой плодовитости зависит от порядка кровососания. Она снижается по мере перехода от первого кровососания ко второму и третьему (табл. 2).

При третьем кровососании развивается всего около 2/3 от общего числа прореагировавших на кровь яйцевых фолликулов, в то же время естественно повышается средняя затрата крови на созревание каждого яйца.

Продолжительность созревания яиц до V фазы по Меру, по нашим данным, колебалась от 4 до 16 дней (средняя 6.1 дня).

Таблица 1

Результаты опытов с самками *Haematopota pluvialis*, получавшими полную порцию крови

№ самок	Вес тела, в мг	Вес крови к весу тела	Физиологический возраст	Количество созревших яиц	Количество редуцированных фолликулов	Всего созревших и редуцированных фолликулов	Продолжительность созревания (в днях)
1	13.9	1.09	1	101	—	101	5
2	14.0	1.79	1	67	?	?	5
3	14.5	1.72	2	76	—	76	4
4	15.0	1.13	1	—	—	—	—
5	17.0	1.45	2	—	—	—	—
6	17.0	2.02	2	86	43	129	5
7	18.0	1.56	2	71	30	101	4
8	19.0	2.00	2	83	84	167	5
9	20.0	1.65	2	55	207	262	5
10	21.0	1.36	2	80	33	113	6
11	21.3	1.82	1	103	2	105	5
12	22.0	1.36	0	99	—	99	16
13	23.3	1.15	0	97	—	97	8
14	25.1	1.90	2	114	29	143	6
15	25.8	1.13	0	—	—	—	—
16	26.5	1.30	1	—	—	—	—
17	30.0	1.53	1	104	20	124	5

Таблица 2

Реализация потенциальной плодовитости *Haematopota pluvialis* в зависимости от порядка кровососания

Порядок кровососания	Количество самок	Среднее количество созревших яиц	То же в % от потенциальной плодовитости	Крайние колебания процентов	Среднее количество крови, приходящееся на 1 зрелое яйцо (в мг)
Первое	2	98.0	100	100	0.29
Второе	4	93.8	93	84—100	0.30
Третье	7	80.7	65.6	21—100	0.42

Опыты кормления самок неполной порцией крови мы провели на 23 самках (табл. 3), причем часть из них (10 самок) не получала углеводной подкормки. Созревание яиц до V фазы отмечено только у 10 самок, у которых развилось от 25 до 66 яиц в процентах от общего числа прореагировавших на кровь фолликулов от 20.3 до 65.2. Минимальной порцией крови, при которой может созреть часть яиц, оказалась порция, равная 0.3 от веса тела (только при углеводной подкормке!), что имело место как у самки 1 раз клавишей (табл. 3, самка № 4), так и у самки, 2 раза клавишей (табл. 3, самка № 15). Без углеводной подкормки аналогичный эффект получался только при порции крови, составившей 0.53—0.59 от веса тела (табл. 3, самки №№ 10, 18). При достижении порции крови 0.73—0.81 от веса тела и при углеводной подкормке созревает уже около 2/3 прореагировавших на кровь яйцевых фолликулов (табл. 3, самки №№ 13, 23). Минимальной порцией отложенных самкой яиц в этой серии опытов оказалась кладка самки № 19 из 33 яиц при 6 застрявших в яйцеводах.

Средняя затрата крови на созревание одного яйца (0.32 мг) оказалась довольно близкой к аналогичной величине при полном кровососании (0.29—0.30), в то же время характерен большой разброс крайних значений (0.14—0.58 мг). Средняя продолжительность созревания (6.6 дня) также близка к условиям полного кровососания (6.1).

Т а б л и ц а 3

Результаты опытов с самками *Haematopota pluvialis*, получавшими неполную порцию крови

№ самок	Количество крови по отношению к весу тела	Углеводная подкормка	Физиологический возраст (гонотрофический цикл)	Количество созревших яиц	То же в % от общего числа фолликулов	Погибли без развития фолликулов, срок жизни в днях
1	0.17	—	2	—	—	20
2	0.21	+	2	—	—	5
3	0.22	—	2	—	—	3
4	0.30	+	2	26	36.1	—
5	0.41	—	2	—	—	2
6	0.43	—	2	—	—	6
7	0.44	+	2	—	—	8
8	0.44	+	2	31	34.1	—
9	0.51	+	2	—	—	3
10	0.59	—	2	36	20.3	—
11	0.59	—	2	—	—	2
12	0.70	+	2	—	—	9
13	0.81	+	2	60	65.2	—
14	0.24	+	3	—	—	9
15	0.30	+	3	38	38.8	—
16	0.39	—	3	—	—	7
17	0.44	+	3	—	—	3
18	0.53	—	3	25	25.3	—
19	0.60	+	3	39	38.6	—
20	0.61	—	3	—	—	3
21	0.62	+	3	35	36.8	—
22	0.64	—	3	35	34.0	—
23	0.73	+	3	40	62.3	—

Данные опытов с полным и неполным насыщением самок кровью и соответствующие материалы литературы приводят к заключению о наличии существенных различий между потенциальной и фактической плодовитостью у дождевок. В то же время как средняя потенциальная плодовитость обыкновенной дождевки в первом физиологическом возрасте равна, по нашим данным примерно 200 яйцевых трубок (точнее 193 ± 9), продукция зрелых яиц в этом же возрасте при полном кровососании в среднем равна всего 94 яйца (в опытах Кемрона всего 85 яиц). Если добавить фолликулы, прореагировавшие на кровь, но позднее подвергшиеся редукции, то это число поднимется до 100, т. е. во вторую волну овогенеза у дождевки второго гонотрофического цикла вовлекается примерно половина фолликулов. В общей форме без указания пропорций это положение высказала Лутта (1964). Плодовитость еще больше снижается в следующем цикле (или при третьем кровососании), причем исключительно за счет усиления процесса вторичной редукции начавших развитие фолликулов (редуцируется уже около $1/3$ таких фолликулов). При снижении порции крови до 0.3—0.6 от веса тела как во втором, так и в третьем циклах около половины самок вообще не вовлекается в гонотрофический процесс, а у другой половины из фолликулов, прореагировавших на кровь, развиваются до конца лишь около $1/3$ (20—40%). Наконец, при снижении порции крови до размеров менее 0.3 от веса тела, эта порция используется лишь как пища, поддерживающая жизнь самки, в пределах до 20 дней без углеводной подкормки (табл. 3, самка № 1). Когда самка при получении неполной порции крови остается с неразвитыми яичниками, ее физиология в большей мере соответствует низкой степени гонотрофической гармонии, известной у комара *Anopheles maculipennis* (Детинова, 1962), а также у слепня *Tabanus autumnalis* (Олсуфьев, 1940). В этом случае действует принцип «все или ничего» (Беклемишев, 1944). Однако у дождевки *Haematopota pluvialis* не менее часто вслед за

приемом неполной порции крови все же развивается примерно соответствующая часть яиц. Это свидетельствует о более высокой степени гонотрофической гармонии, позволяющей использовать для яйцепродукции и неполную порцию крови, что наблюдается часто у некоторых *Aedes* (Волозина, 1963), *Culex* (Куприянова, 1966) и у других двукрылых, в том числе из слепней у *Chrysops silacea* Aust. (Duke, Creawe, Beesley, 1956).

Поскольку эти варианты представлены в нашем материале почти поровну, можно говорить о значительной изменчивости или даже о промежуточном нетипичном характере гонотрофического процесса у обыкновенной дождевки. Возможно, что повышение степени гонотрофической гармонии у относительно мелких слепней родов *Chrysops* и *Haematopota*

связано с некоторыми особенностями их биологии (подстерегающий тип нападения, нередкое нападение на мелких позвоночных), побуждающее их довольствоваться неполной порцией крови. Необходимо заметить, что повышение степени гонотрофической гармонии не является значительным, поскольку минимальной порцией яиц, способной созреть у дождевки, оказалась порция в 25 яиц (табл. 3, самка № 18), да и то неизвестно, смогут ли они быть нормально отложенными.

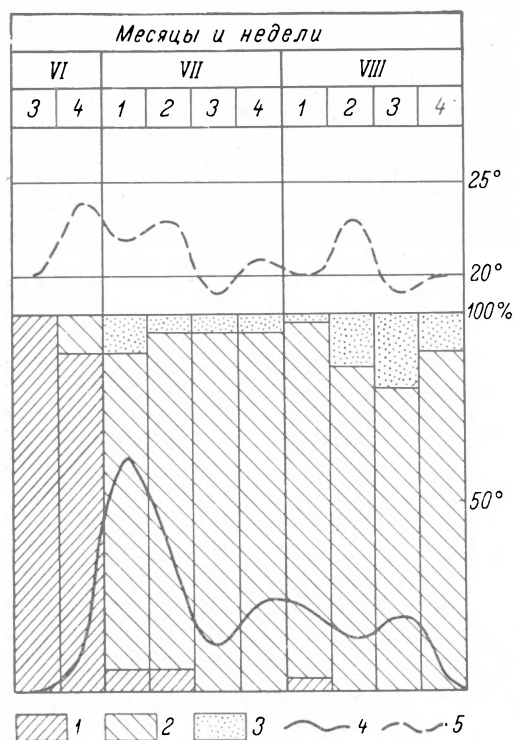


Рис. 1.

1 — неклавшие самки; 2 — 1 раз клавшие самки; 3 — 2 раза клавшие самки; 4 — кривая процентного количества самок с расширенными трубочками яичника; 5 — кривая среднедневных температур воздуха.

популяция состояла в основном из неклавших самок. Только в первой декаде июля относительная численность 1 раз клавших самок поднялась до 84% и затем до конца лета удерживалась на уровне 80—96%. 2 раза клавшие самки в июле составили не более 4—10%, а в августе 10—20% от всей популяции. Самок 3 раза клавших в этом году не было отмечено. Так как яйцевые трубочки слепней после откладки яиц остаются расширенными в течение примерно 3 дней (Олсуфьев, 1940), имеется возможность (в большей мере чем у комаров) судить о темпах яйцекладки по пропорции самок с расширенными трубочками. В 1965 г. высокий темп яйцекладки был ограничен первой половиной июля, но она продолжалась до конца августа, захватив период в 60 дней.

В 1966 г. лет обыкновенной дождевки протекал с конца мая до конца августа. Уже к середине июня почти вся популяция (98%) успела отложить по одной кладке яиц, а к середине июля почти половину популяции успела отложить и вторую кладку, небольшая же ее часть (4—10%) даже

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ НАЕМАТОПОТА ПЛУВИАЛИС

Возрастной состав самок обыкновенной дождевки *Haematopota pluvialis* L., собранных при нападении в 1965 г. (рис. 1) и в 1966 г. (рис. 2) в окрестностях г. Воронежа, изучался нами, путем еженедельных вскрытий в течение всего сезона лета в среднем до 50 самок. В 1965 году лет дождевок протекал с середины июня до конца августа. В течение всего июня

третью кладку. В период со второй недели июля и до конца этого месяца возрастной состав популяции становится наиболее сложным, в августе он опять упрощается, по-видимому, за счет отмирания физиологически наиболее старых 3 раза клавших самок. Кривая, характеризующая темп откладки яиц в этом году, оказалась более растянутой. Максимум яйцекладки захватил период от второй недели июня до второй недели июля, а весь сезон яйцекладки с начала июня до середины августа, т. е. 75 дней. Яйцекладка прекратилась в то время, когда стояла еще вполне оптимальная для этого процесса погода (средняя недельная температура 25°), что свидетельствует о прекращении лета дождевки под влиянием не внешних погодных факторов, а внутренних физиологических изменений в популяции, связанных с ее старением (не только гонотрофическим, но и календарным). С другой стороны, в первую половину сезона кривая темпов яйцекладки как в 1965, так и в 1966 г. в общем следует кривой средне-недельных температур воздуха с примерно недельным запозданием. Последнее объяснимо приблизительно недельным сроком созревания очередной яйцекладки.

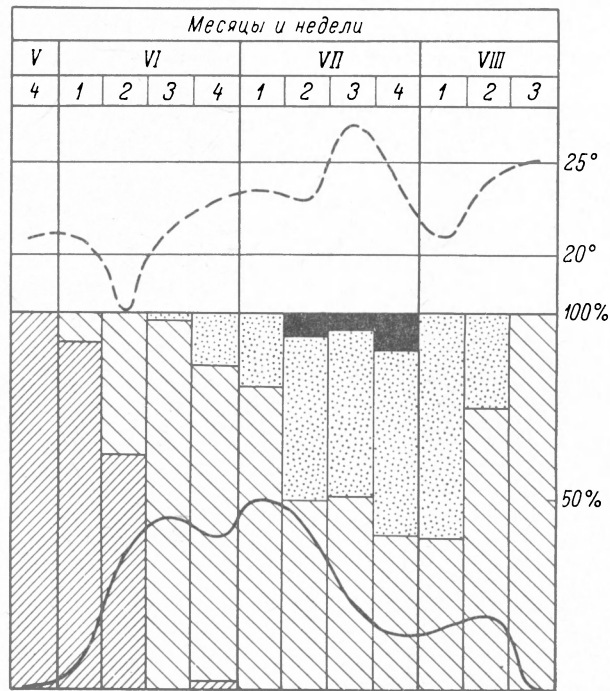


Рис. 2.

Черное — самки 3 раза клавшие. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ВЫВОДЫ

1. Продолжительность жизни самок *Haematopota pluvialis* L. на втором гонотрофическом цикле в лабораторных условиях достигала на водной диете 5, на углеводной — 29 и на белковой (кровяной) — 20 дней. С учетом проделанной в природе кладки яиц зафиксированная продолжительность индивидуальной жизни самок должна быть повышена на 4—5 дней.

2. При полном насыщении самок принятая порция крови превышает вес тела в 1—2 раза. Более крупные самки в общем насасывают и большую порцию крови. Отмечена положительная зависимость между размерами тела самок (вес тела) и потенциальной плодовитостью (число яйцевых трубочек).

3. При полном насыщении самок кровью на последнюю реагируют обычно не более половины потенциально возможного числа яйцевых фолликулов. Реальная плодовитость, кроме того, снижается в зависимости от физиологического возраста самок. При третьем кровососании обычно развивается около 2/3 прореагировавших на кровь фолликулов.

4. Принятая самками неполная порция крови, не достигающая 0.3 от веса тела, не приводит к развитию яичников и используется только в качестве энергетического материала для жизни самой особи. Порция крови, составляющая 0.3—0.6 от веса тела в ряде случаев приводит к полному созреванию небольшой порции (25—35) яиц, составляющей меньше трети от числа всех прореагировавших на кровь фолликулов. Таким образом,

принцип «все или ничего» не применим полностью к данному виду слепней, показывающему более повышенную степень гонотрофической гармонии.

5. Местная популяция дождевки *Haematopota pluvialis* (Воронежская обл.) в течение большей части сезона лёта состоит целиком из клавших самок. В условиях термически более благоприятного сезона (1966) до половины популяции самок успевают, кроме того, дать вторую, а до 10% популяции и третью кладку.

Л и т е р а т у р а

- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1944. Экология малярийного комара. М. : 3—299.
- В о л о з и н а Н. В. 1963. Соотношение между весом тела, потенциальной плодовитостью и количеством выпиваемой крови у комаров рода *Aedes*. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 5 : 515—521.
- Д е т и н о в а Т. С. 1962. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение, Изд. ВОЗ, Женева : 1—220.
- К у п р и я н о в а Е. С. 1966. О гонотрофическом цикле у комаров рода *Culex*. I. Влияние количества выпитой человеческой крови на развитие яиц и плодовитость *Culex pipiens molestus* Forsk. и *Culex pipiens pipiens* L. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 3 : 310—316.
- Л у т т а А. С. 1959. О гонотрофическом цикле слепней Карелии. Тез. X совещ. по паразитол. пробл., 2, М.—Л. : 83—84.
- Л у т т а А. С. 1964. Материалы по гонотрофическому циклу слепней Карелии. В сб.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.—Л. : 131—153.
- О л с у ф ь е в Н. Г. 1940. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней. Зоол. журн., 19 (3) : 445—455.
- П а в л о в а Р. П. 1965. Изменения в кишечнике и половых органах самок слепней в течение гонотрофического цикла. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. ветер. санит., 26, Тюмень : 276—286.
- П а е н к о Н. К. 1966. К методике определения физиологического возраста слепней (Tabanidae, Diptera). В сб.: Зоология и паразитология. Изд. Воронежск. унив. : 91—97.
- С к у ф ь и н К. В. 1959. Фенология, сезонная и суточная динамика лёта слепней (Tabanidae). «Вопросы экологии», Изд. Киевск. унив., 3 : 54—63.
- С а м е р о н А. Е. 1934. The Life-History and Structure of *Haematopota pluvialis* L. Trans. Roy. Soc. Edinburg, 58 (I) : 211—250.
- С r a g g F. W. 1912. The Structure of *Haematopota pluvialis*/Meigen/, Sci. Mem. Med. and Sanit. Depts., India, N. S., 55 : 1—36.
- D i c k e r s o n G. et L a v o i p i e r r e M. 1953. Studies on the Methods of Feeding of Bloodsucking Arthropods. 2. The Method by which *Haematopota pluvialis* (Tabanidae) obtains its Bloodmeal from the Mammalian Host. Ann. Trop. Med. Parasitol.
- D u k e B. O. L., C r e a w e W. and B e e s l e y W. N. 1956. The Relationship between the Size of the Bloodmeal taken in by *Chrysops silacea* and the Development of the Microfilariae of loa-loa taken in with the Bloodmeal. Ann. Trop. Med. Parasitol., 50 : 283.
- R o y D. N. 1931. On the Ovation of *A. stephensi*. Ind. J. Med. Res., 19 : 629 (цитируется по Дегиновой, 1962).

ON THE FECUNDITY AND GONOTROPHIC CYCLE OF THE CLEG HAEMATOPOTA PLUVIALIS L. (DIPTERA, TABANIDAE)

K. V. Skufyin and N. K. Paenko

S U M M A R Y

The information set forth in this paper was acquired during two seasons of 1965 and 1966 in the Voronezh region. In order to determine a physiological age of females of *Haematopota pluvialis* L. attacking man regular collections were made. In addition to this, experiments were carried out in the laboratory for observations on the effect of full and partial engorgement of females with blood upon the maturation of eggs in ovaries.

If a blood portion engorged by females does not amount to 0.3 of the body weight the ovaries do not develop. A blood portion accounting for 0.3—0.6 of the body weight results in a complete maturation only of a small number of eggs (25—40 eggs). If a blood portion engorged increases 1—2 times the body weight 55—114 eggs mature. This quantity, however, is 2 times less than the possible number of eggs judging by the total number of egg tubes.

The local population of *H. pluvialis* has time to lay one clutch of eggs within summer, a part of the population has time to lay two or even three clutches.