

УДК 595.771

ТЕРМИНОЛОГИЯ СТРУКТУР ХЕТОМА НА ПЛЕЙРИТАХ ГРУДИ МОШЕК (DIPTERA, SIMULIIDAE)

© 2024 г. С. В. Айбулатов,* А. В. Халин,** Д. Д. Федоров***

Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: s.v.aibulatov@gmail.com, **e-mail: hallisimo@yandex.ru,

***e-mail: leeroy.1996@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.2024 г.

После доработки 21.01.2024 г.

Принята к публикации 21.01.2024 г.

Изучены структуры хетома на боковых отделах груди имаго 27 видов сем. Simuliidae (Diptera). С применением сканирующей электронной микроскопии впервые установлено, что на груди мошек располагаются тонкие чешуйки, обычные щетинки или модифицированные щетинки с зубчиками. Размеры и количество зубчиков различны у разных видов мошек. Рекомендованы названия для структур хетома боковых отделов груди.

Ключевые слова: мошки, морфология, грудь, хетом, щетинки, чешуйки, Simuliidae, *Gymnopaia*, *Prosimulium*, *Helodon*, *Cnephia*, *Simulium*.

DOI: 10.31857/S0367144524020051, **EDN:** NJJACS

Мошки (Diptera, Simuliidae) — небольшие двукрылые с коренастым телом, утолщенными ногами и широкими крыльями; ротовой аппарат имаго развит в виде короткого хоботка, приспособленного у самок для питания кровью млекопитающих и птиц. Некоторые виды (например, *Simulium ornatum* Meigen, 1818, *S. maculatum* (Meigen, 1804) и *S. erythrocephalum* (De Geer, 1776)) на территории России активно нападают на человека и сельскохозяйственных животных, доставляя дискомфорт токсичным действием слюны. Однако далеко не все виды мошек — кровососы (например, *Helodon alpestris* (Dorogostaisky, Rubtsov et Vlasenko, 1935) и *H. phytofagus* (Rubtsov, 1976)), к тому же ряд кровососущих видов сем. Simuliidae нападает преимущественно на птиц (*Simulium annulus* (Lundström, 1911) и *S. truncatum* (Lundström, 1911)). Мошки могут быть также специфическими переносчиками онхоцерков (*S. ornatum*), дирофилярий (*S. venustum* Say, 1823) и гемоспоридий (*S. maculatum*), или неспецифическими переносчиками тулярийного микроба (Рубцов, 1956; Каплич, Скуловец, 2000; Adler et al., 2004). Таким образом, важна точная видовая диагностика кровососов данной группы.

Мировая фауна мошек насчитывает 2407 видов, принадлежащих к 31 или 80 родам, в зависимости от используемой классификации: Рубцов, 1974; Crosskey, 1981; Янковский, 1993, 2002; Crosskey, Howard, 1997; Adler, 2024. Существуют различные системы

подразделения сем. Simuliidae на надродовые таксоны, но большинство современных представлений получены благодаря исследованиям И. А. Рубцова (ЗИН) и Р. В. Кросски (Институт энтомологии, Великобритания). Рубцов (1974) выделяет 4 подсемейства и 59 родов: Parasimuliinae (включает род *Parasimulium* Malloch, 1914), Gymnopauidinae (включает роды *Gymnopaïs* Stone, 1949 и *Twinnia* Stone et Jamnback, 1955), Prosimuliinae (*Gigantodax* Enderlein, 1925, *Paracnephia* Rubtsov, 1962, *Procnephia* Crosskey, 1969 и *Prosimulium* Roubaud, 1906) и Simuliinae, включающее все остальные роды. В свою очередь, подсем. Simuliinae подразделяется на 5 триб: Austrosimuliini, Cnephini, Eusimuliini, Simuliini и Wilhelmiini. В настоящей работе мы следуем классификации Кросски (Crosskey, 1981; Crosskey, Howard, 1997), как наиболее филогенетически обоснованной (Adler et al., 2004); в ней сем. Simuliidae подразделено на подсемейства Parasimuliinae и Simuliinae, а последнее — на трибы Prosimuliini и Simuliini.

Определение материала по сем. Simuliidae обычно проходит в два этапа: сначала по внешним признакам выделяются серии (группы, состоящие из внешне одинаковых экземпляров), после чего из каждой серии выборочно изготавливаются микропрепараты (Vasiliev, Aibulatov, 2023; Халин, Айбулатов, 2024). Для видовой диагностики имаго используются различные признаки: преобладающая окраска тела всего насекомого, а также отдельных его частей (ног, брюшка), наличие хетомы на среднеспинке, ширина анэпистеральной мембраны, форма структур гениталий и др. В ходе изготовления микропрепаратов грудь имаго разрушается полностью, поэтому признаки всех структур хетомы, расположенных на ней, оказываются недоступными для исследования. Кроме того, некоторые виды мошек достоверно различаются только признаками генитального аппарата, исследование которого требует сложной методики препарирования. Например, самки *Simulium ornatum* отличаются от близкого вида *S. frigidum* Rubtsov, 1940 лишь признаками гениталий, при этом последний вид не отмечен в качестве переносчика онхоцерков (Бельтюкова, 1953; Рубцов, 1956). В связи с этими обстоятельствами нам представляется актуальным поиск дополнительных признаков для определения видов сем. Simuliidae.

Для диагностики видов и подродов признаки хетомы груди имаго используются редко. Например, в работе Рубцова (1956) виды подрода *Wilhelmia* Enderlein, 1921 рода *Simulium* Latreille, 1802 отличаются от видов подрода *Eusimulium* Roubaud, 1906 наличием щетинок на анэпистеральной мембране (рис. 1); те же различия приводятся в определителе Кноза (Knoz, 1965) для видов групп '*ornatum*' и '*variegatum*' подрода *Simulium*. В определительных таблицах Петерсона и Адлера с соавт. (Peterson, 1981; Adler et al., 2004) также используются признаки щетинок анэпистерна и мезэпимера (наличие, окраска и расположение на склерите), а в определителе де Моора (de Moor, 2017) — признаки щетинок катэпистерна, наличие которых характеризовало подрод *Freemanellum* Crosskey, 1969 рода *Simulium*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего исследовано 150 имаго сем. Simuliidae, принадлежащих к 27 видам: *Gymnopaïs trifistulatus* Rubtsov, 1955, *Helodon ferrugineus* (Wahlberg, 1844), *Prosimulium hirtipes* (Fries, 1824), *P. macropyga* (Lundström, 1911), *Cnephia pallipes* (Fries, 1824), *Simulium* (*Boophthora*) *erythrocephalum* (De Geer, 1776), *S. (Byssodon) maculatum* (Meigen, 1804), *S. (Eusimulium) angustipes* Edwards, 1915, *S. (Nevermannia) beltukovae* (Rubtsov, 1956), *S. (N.) lundstromi* (Enderlein, 1921), *S. (N.) vernum* Macquart, 1826, *S. (Schoenbaueria) subpusillum* Rubtsov, 1940,



Рис. 1. *Simulium ornatum* Meigen, самец, голова и грудь сбоку под СЭМ, $\times 160$.

1 д и 2 д — 1-е и 2-е грудные дыхальца, а. м — анэпистеральная мембрана, анэс — анэпистерн, гл — глаз, жс — жужжальце, к. ш — катэпистеральный шов, крл — крыло, ктэс — катэпистерн, мзэм — мезэпимер, мтп — метаплевра, п. ш — плевральный шов, срсн — среднеспинка.

S. (Sch.) pusillum Fries, 1824, *S. (Simulium) argyreatum* Meigen, 1838, *S. (S.) fuscum* (Rubtsov, 1963), *S. (S.) longipalpe* Beltyukova, 1955, *S. (S.) morsitans* Edwards, 1915, *S. (S.) noelleri* Friederichs, 1920, *S. (S.) ornatum* Meigen, 1818, *S. (S.) paramorsitans* Rubtsov, 1956, *S. (S.) posticatum* Meigen, 1838, *S. (S.) promorsitans* Rubtsov, 1956, *S. (S.) reptans* (Linnaeus, 1758), *S. (S.) rostratum* (Lundström, 1911), *S. (S.) rotundatum* (Rubtsov, 1956), *S. (S.) simulans* Rubtsov, 1956 и *S. (Wilhelmia) equinum* (Linnaeus, 1758). Дополнительно структуры хетона исследованы у 4 видов сем. Culicidae: *Anopheles claviger* (Meigen, 1804), *Coquillettidia richiardii* (Ficalbi, 1889), *Aedes caspius* (Pallas, 1771) и *Culex pipiens* Linnaeus, 1758.

В ходе работы использовались материалы фондовой коллекции Зоологического института РАН, в том числе собственные сборы. Мошки отлавливались на территории Ленинградской и Псковской областей, а также Красноярского края (плато Путорана) в биотопах различных типов (главным образом в долинах рек и по берегам ручьев). Имаго собирались энтомологическим сачком при нападении на прокормителя (человека) или кошанием по околородной растительности. Взрослые особи были также получены путем выведения из куколок; в ряде случаев почти сформировавшиеся имаго извлекались из-под покровов зрелых куколок, собранных в водотоках — реках или ручьях (Халин и др., 2021).

Для изучения плейритов мошек методами световой микроскопии делались сагиттальные срезы, разделяющие левые и правые половины груди, после чего изготавливались постоянные микропрепараты в эупарале. Алгоритм препарирования мошек сходен с применявшимся для кровососущих комаров (Халин, Айбулатов, 2012). У хранившегося в спирте экземпляра отделялись голова, брюшко, ноги и крылья при помощи микрохирургических ножниц или ножниц для капсулотомии. После этого разрезались дорсальная и вентральная части груди вдоль средней линии, левая и правая половины отделялись друг от друга и освобождались от остатков внутренних органов, большая часть среднеспинки удалялась. Дальнейшее изготовление постоянных микропрепаратов проводилось по стандартному алгоритму (Vasiliev, Aibulатов, 2023; Халин, Айбулатов, 2024) под бинокляром Olympus SZX7 и микроскопом Leica DM5000B.

9 видов (15 экз.) сем. Simuliidae и 4 вида (4 экз.) сем. Culicidae были исследованы под сканирующим электронным микроскопом (СЭМ) Quanta 250. Экземпляры помещались на несколько часов в абсолютный спирт и сушились методом критической точки в приборе Autosamdri-815, после чего они наклеивались на специальные столики для электронной микроскопии при помощи двустороннего углеродного скотча и напылялись платиной в аппарате Eiko IB-5. Исследование под СЭМ проводилось при напряжениях 5, 10 и 20 кВ в высоком вакууме (давление $1-6 \cdot 10^{-3}$ Па). Изображение передавалось на ПК при помощи детектора ETD.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Грудной отдел имаго мошек, как и у большинства двукрылых, характеризуется увеличенной среднегрудью, а передне- и заднегрудь сравнительно небольшие (см. рис. 1). Латеральные отделы переднегруды представлены не только проплеврами, но и отчасти пронотумом (последний разделен на антепронотум и постпронотум, занимает дорсолатеральное положение, рис. 2, 1). Мезоплевра разделена плевральным швом на мезэпистерн и мезэпимер, анаплевральный шов разделяет мезэпистерн на анэпистерн и катэпистерн. Анэпистерн представлен передним и задним склеритами, разделенными мембранозным участком (анэпистернальной мембраной). У переднего края анэпистерна расположена 1-я пара грудных дыхалец, 2-я пара находится на метаплевре.

В настоящей статье для структур груди имаго используется терминология Петерсона (Peterson, 1981) и Адлера с соавт. (Adler et al., 2004), согласно которой мембрана разделяет анэпистерн на два склерита, а катэпистернальный шов — катэпистерн на верхний и нижний отделы (см. рис. 1). В отечественной литературе (Рубцов, 1956; Rubzow, 1964) передний склерит анэпистерна рассматривается как проэпимер, а нижний отдел катэпистерна — как стернит среднегруды (Рубцов, 1956) или катэпистерн целиком (Рубцов, Янковский, 1984).

Структуры хетомы груди мошек при исследовании под световым микроскопом выглядят как обычные щетинки (Айбулатов и др., 2023; рис. 2, 2). В различных литературных источниках они назывались волосками (Рубцов, 1956; Усова, 1961; Тертерян, 1968; Янковский, 2002; Каплич и др., 2012, 2015), «chloupky» (Knoz, 1965), «peri» (Dinulescu, 1966), «setae» (Peterson, 1981) и «hairs» (Adler et al., 2004; Takaoka et al., 2018). При изучении структур хетомы груди под СЭМ выяснилось, что многие из них модифицированы и заметно отличаются от обычных щетинок (рис. 2, 3, 4; 3, 4).

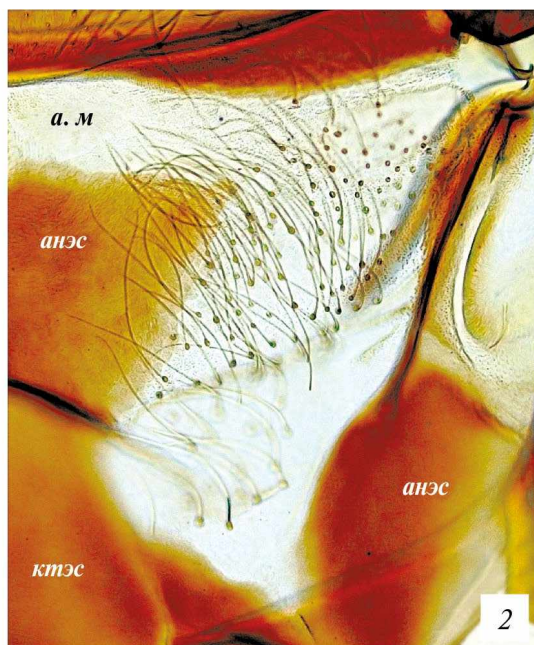
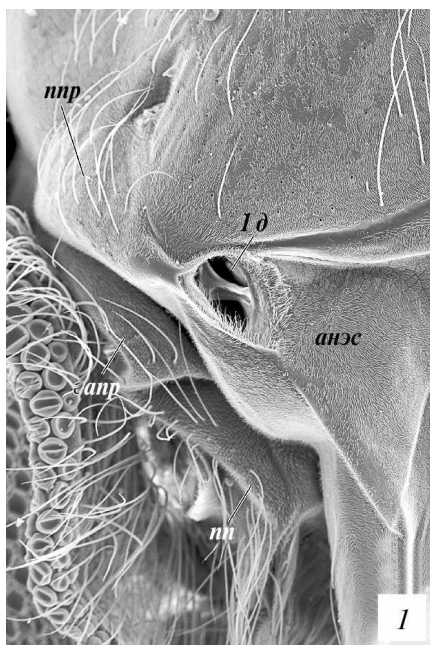


Рис. 2. Simuliidae, самка, грудь сбоку (1, 3, 4 – под СЭМ; 2 – под световым микроскопом).

1, 4 – *Prosimulium macropyga* (Lundström); 2 – *Simulium equinum* (Linnaeus); 3 – *Helodon ferrugineum* (Wahlberg).

1 – передне- и среднегрудь, $\times 300$; 2 – щетинки анэпистеральной мембраны, постоянный препарат, $\times 400$; 3 – антепронотальные щетинки, $\times 3200$; 4 – постпронотальные щетинки, $\times 1800$.

anp и nnp — антепронотум и постпронотум, nn — проплевра. Остальные обозначения — как на рис. 1.

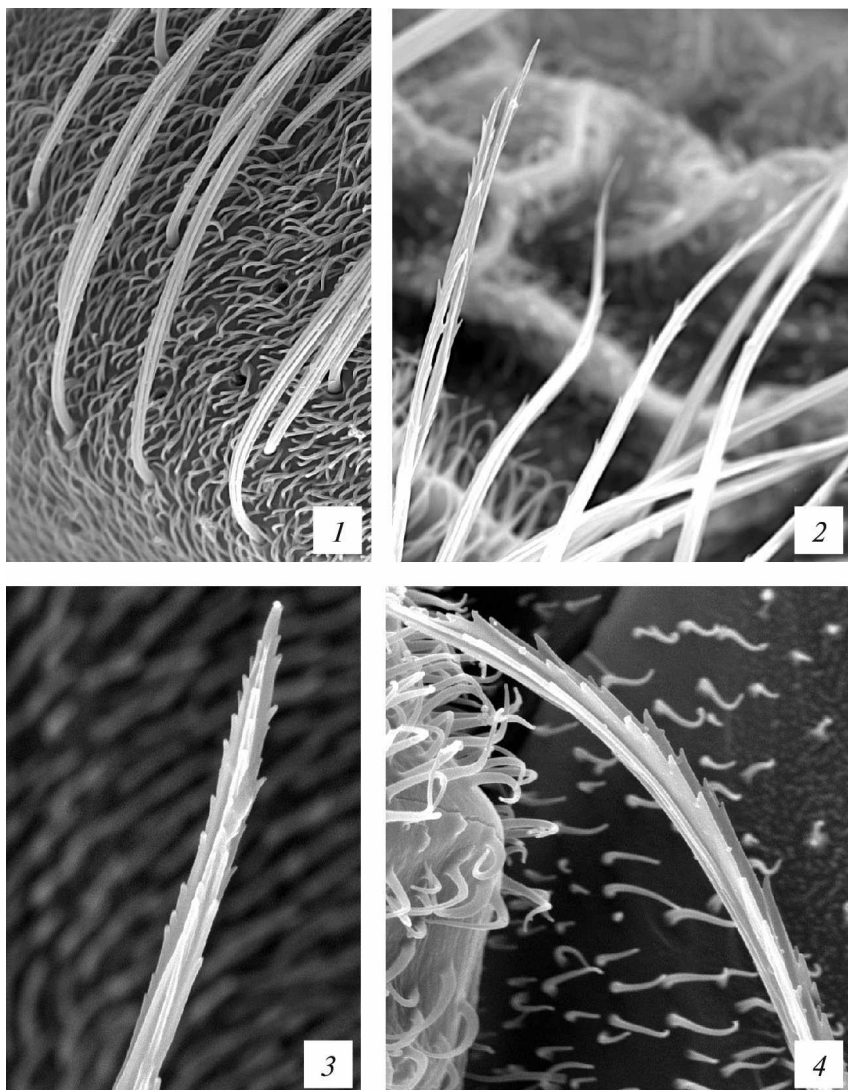


Рис. 3. Simuliidae, имаго, щетинки и чешуйки груди под СЭМ (1, 2, 4 – самка; 3 – самец).

1 – *Simulium maculatum* (Meigen), постпронотальные чешуйки, $\times 4200$; 2 – *Cnephia pallipes* (Fries), проплевральные щетинки, $\times 5100$; 3 – *Simulium ornatum* Meigen, щетинки анэпистеральной мембраны, $\times 14\,500$; 4 – *Simulium equinum* (Linnaeus), мезэпимерные щетинки, $\times 11\,000$.

На боковых отделах груди мошек структуры хетомы могут быть расположены на антепронотуме и постпронотуме, проплевре, передней части анэпистерна, анэпистеральной мембране, мезэпимере и метаплевре. Кроме того, согласно литературным данным (de Moog, 2017), у некоторых видов сем. Simuliidae имеются щетинки на катэпистерне.

Антепронотальные щетинки расположены на всей поверхности антепронотума и несут зубчики различного размера (см. рис. 2, 3). Например, у *Gymnopaia trifistulatus* и *Cnephia pallipes* зубчики на щетинках едва заметны, у *Helodon ferrugineus* и *Simulium erythrocephala*

lum видны лучше, а у *S. maculatum*, *S. pusillum* и *Prosimulium macropyga* — хорошо различимы. У всех изученных нами видов на антепронотуме есть от 6 до 50 щетинок.

Постпронотальные структуры хетомы расположены на большей части поверхности постпронотума и выглядят как модифицированные щетинки с зубчиками (*Gymnopaïs trifistulatus*, *Prosimulium macropyga*, *Helodon ferrugineus*, *Simulium erythrocephalum* и *S. ornatum*, см. рис. 2, 4) или как узкие чешуйки (*S. maculatum* и *S. pusillum*, рис. 3, 1). У *Gymnopaïs trifistulatus* и *Simulium erythrocephalum* зубчики едва заметны, тогда как у *S. ornatum* они видны гораздо лучше. Постпронотальные структуры числом от 20 до 50 есть у всех изученных нами видов.

Проплевральные щетинки расположены на проплевре, сходны по строению с антепронотальными щетинками и имеют вид модифицированных щетинок с более или менее выраженными зубчиками (рис. 3, 2). Зубчики на щетинках у *Gymnopaïs trifistulatus*, *Cnephia pallipes* и *Simulium erythrocephalum* небольшие, у *Prosimulium macropyga*, *Simulium maculatum* и *S. pusillum* — хорошо различимы. В количестве от 4 до 40 они есть у всех изученных нами видов.

Анэпистернальные структуры, расположенные на переднем склерите анэпистерна, имеют вид либо узких чешуек (у *Simulium equinum*), либо модифицированных щетинок с зубчиками (у *S. ornatum*). Данные структуры хетомы имеются, как правило, в числе от 2 до 17, также у *Gymnopaïs trifistulatus*, *Simulium erythrocephalum* и *S. longipalpe*.

Щетинки анэпистернальной мембраны имеют вид модифицированных щетинок с зубчиками (рис. 3, 3). У *S. equinum* и *S. ornatum* зубчики на щетинках многочисленны, а у *Gymnopaïs trifistulatus* — единичные. В количестве от 3 до 30 они есть также у *Simulium fuscum*.

Мезэпимерные щетинки расположены в верхней части мезэпимера и несут зубчики (рис. 3, 4); присутствуют в количестве от 6 до 50 у всех исследованных нами видов. У видов рода *Parasimulium* мезэпимерных щетинок нет (Adler et al., 2004).

Верхние метаплевральные щетинки расположены в верхней части метаплевры позади вторых грудных дыхалец, имеют вид тонких укороченных щетинок без зубчиков (рис. 4, 1); в числе от 3 до 6 найдены у всех изученных нами видов.

Нижние метаплевральные щетинки расположены в нижней части метаплевры, модифицированы и несут зубчики (рис. 4, 2); имеются в числе от 2 до 20 у *Helodon ferrugineus*, *Simulium erythrocephalum*, *S. simulans*, *S. reptans*, *S. paramorsitans* и *S. ornatum*.

Прочие структуры хетомы. Среднеспинка имаго сем. Simuliidae покрыта щетинками с более или менее выраженными зубчиками (рис. 4, 3) или тонкими чешуйками (рис. 5, 1). Разнообразны также структуры хетомы на голове, ногах, крыльях и брюшке мошек. Например, на головной капсуле, щупиках и усиках, как правило, расположены обычные щетинки, но у некоторых видов (*Prosimulium macropyga*, *Cnephia pallipes* и *Simulium pusillum*) на щетинках есть едва заметные зубчики (рис. 5, 2). На переднем крае крыла, а также по основным жилкам располагаются щетинки с зубчиками и обычные щетинки (*Gymnopaïs trifistulatus*, *Helodon ferrugineus*, *Cnephia pallipes* и *Simulium ornatum*, рис. 5, 3); помимо этого, на крыльях могут быть и утолщенные шиповидные щетинки (*S. equinum*). Бедра и голени мошек покрыты преимущественно обычными щетинками (рис. 5, 4), но у *Prosimulium macropyga*, *Simulium ornatum* и *S. pusillum* есть также щетинки с зубчиками или чешуйки (рис. 6, 1). На I сегменте брюшка имаго сем. Simuliidae есть удлиненные щетинки с более или менее выраженными зубчиками (рис. 6, 2).

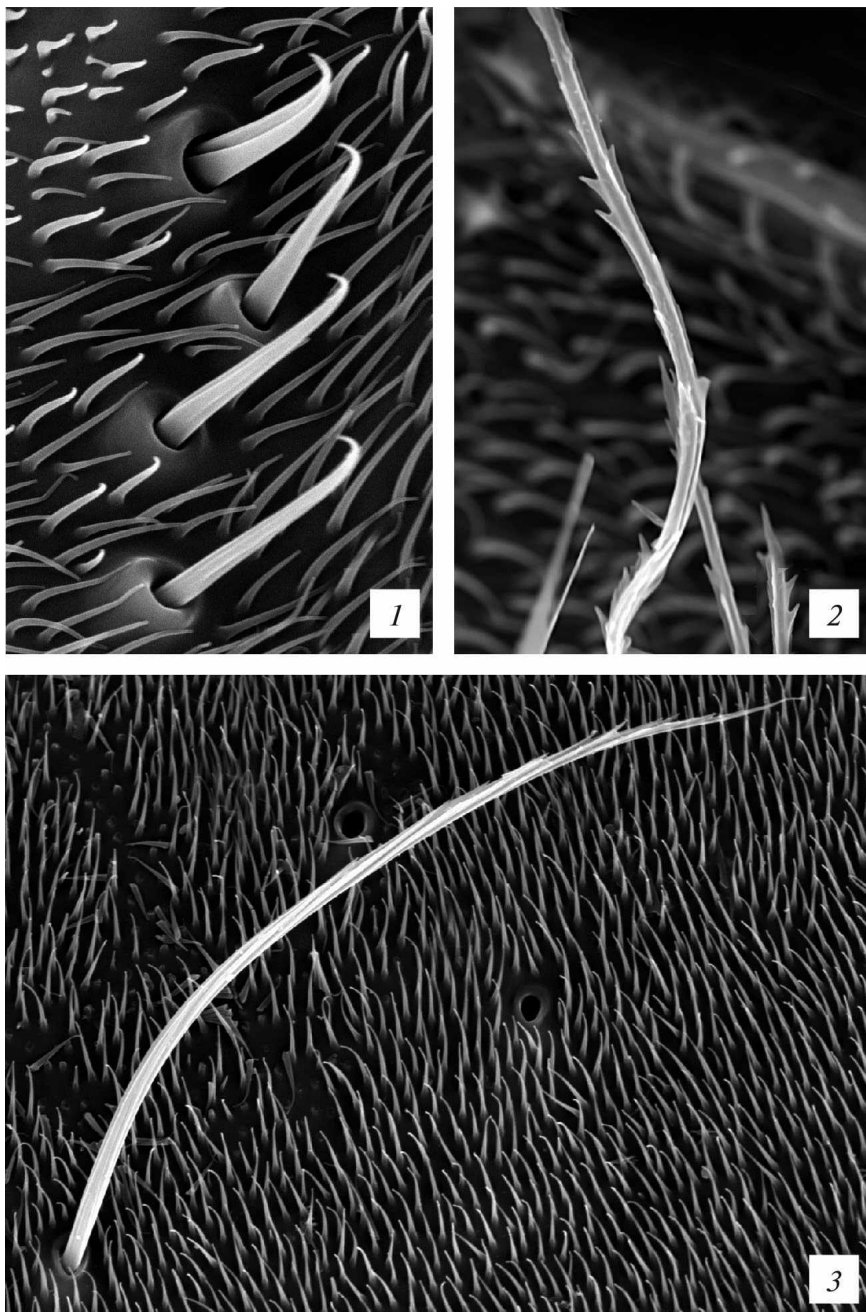


Рис. 4. Simuliidae, имаго, щетинки груди под СЭМ (1 – самец; 2, 3 – самка).

1 – *Simulium ornatum* Meigen, верхние метаплевральные щетинки, $\times 10\,600$; 2 – *Helodon ferrugineum* (Wahlberg), нижние метаплевральные щетинки, $\times 6900$; 3 – *Prosimulium macropyga* (Lundström), щетинка средне-спинки, $\times 3300$.

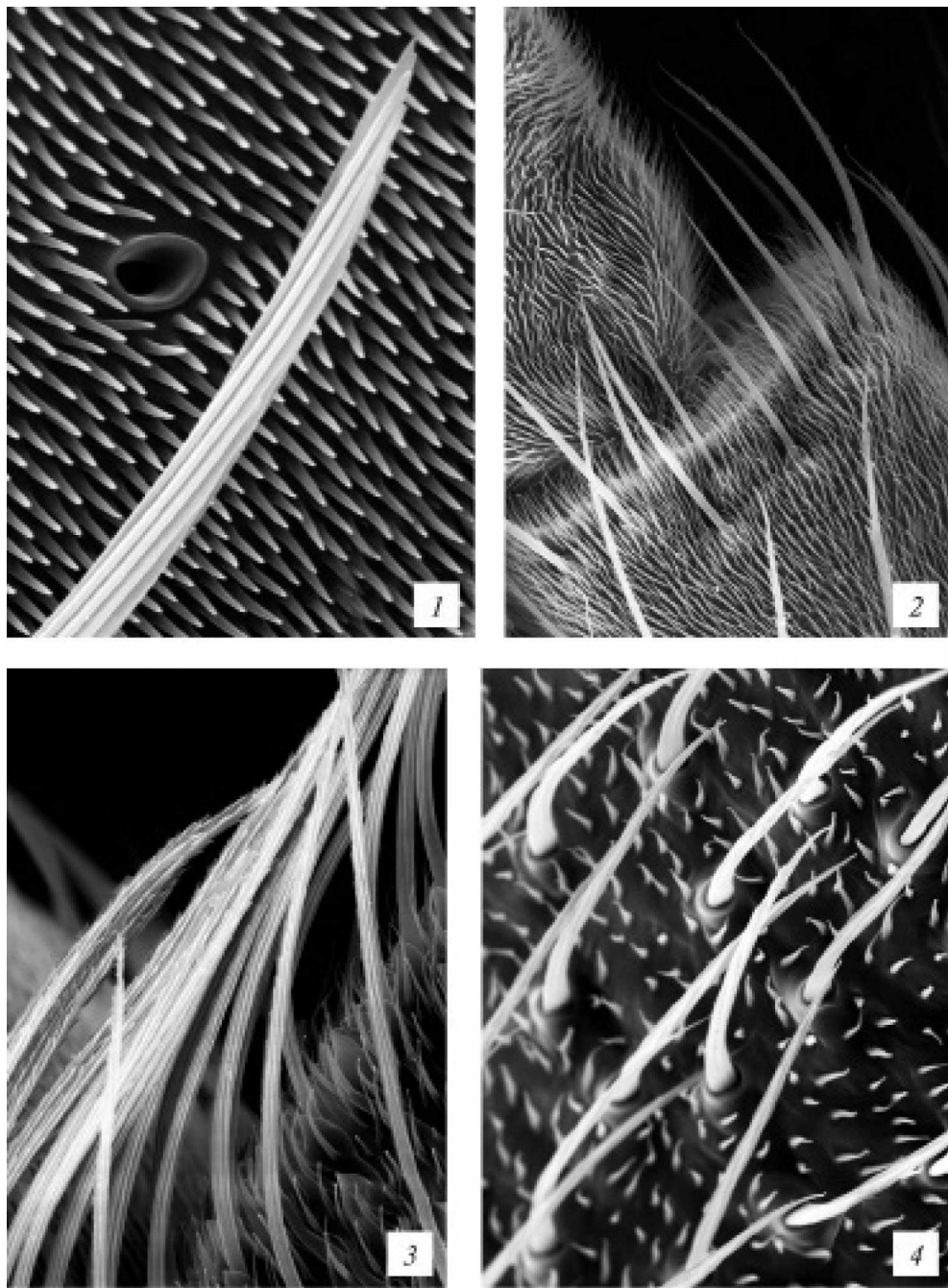


Рис. 5. Simuliidae, щетинки и чешуйки имаго под СЭМ (1, 3 – самец; 2, 4 – самка).

1, 3 – *Simulium ornatum* Meigen; 2 – *Prosimulium macropyga* (Lundström); 4 – *Helodon ferrugineum* (Wahlberg).

1 – чешуйка среднеспинки, $\times 13\,200$; 2 – щетинки 2-го и 3-го члеников усика, $\times 2100$; 3 – щетинки переднего края крыла, $\times 4100$; 4 – щетинки наружной поверхности бедра, $\times 4100$.

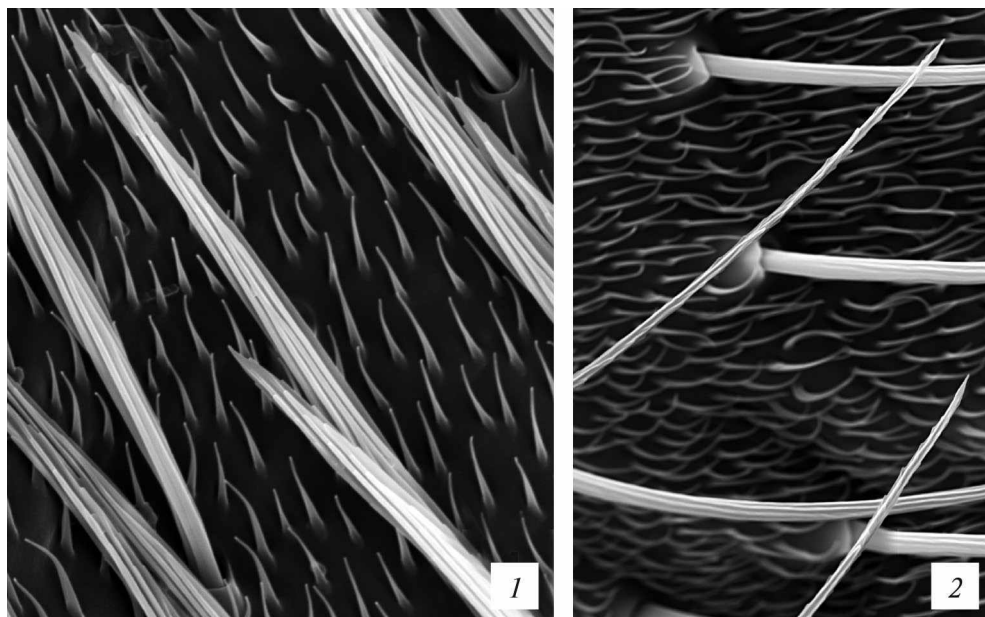


Рис. 6. Simuliidae, имаго, щетинки и чешуйки ног и брюшка под СЭМ.

1 – *Simulium ornatum* Meigen, самец, чешуйки наружной поверхности бедра, $\times 7700$; 2 – *Cnephia pallipes* (Fries), самка, щетинки I сегмента брюшка, $\times 6100$.

В отличие от мошек, у имаго кровососущих комаров структуры хетом грудки четко дифференцированы на щетинки и чешуйки, причем щетинки лишены зубчиков (Халин, Айбулатов, 2012, рис. 7, 8). Лишь в редких случаях щетинки могут быть разветвленными на концах, например, верхние мезэпимерные щетинки у видов рода *Anopheles* Meigen, 1818 (рис. 8, 2). Хетом боковых отделов грудки сем. Culicidae представлен большим числом групп щетинок и чешуек, чем у мошек: на одном лишь катэпистерне у кровососущих комаров могут находиться преаллярные, верхние и нижние мезэпистернальные щетинки, а также до 4 групп чешуек (Халин, Айбулатов, 2013). В то же время у исследованных нами видов сем. Simuliidae катэпистерн лишен щетинок и чешуек (хотя они есть, например, у ряда видов рода *Simulium* афротропической фауны). На метаплевре у кровососущих комаров щетинок нет (см. рис. 7), а у мошек бывают верхние и нижние метаплевральные щетинки (см. рис. 4, 1, 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Признаки хетом плейритов грудки мошек используются для диагностики видов и родов гораздо реже, чем у кровососущих комаров. Так, для определения родов сем. Culicidae важны признаки щетинок мезанэпистерна (наличие или отсутствие дыхальцевых и задыхальцевых щетинок, см. рис. 7), а в определительных таблицах рода *Aedes*¹ Meigen, 1818 зачастую применяются признаки щетинок и чешуек постпронотума, мезкатэпистерна и мезэпимера (Гуцевич и др., 1970; Darsie, Ward, 2005; Becker et al., 2020).

¹ В статье используется классификация Вилкерсона с соавт. (Wilkerson et al., 2021), в которой род *Aedes* включает *Ochlerotatus* Lynch Arribalzaga, 1891 в качестве подрода.

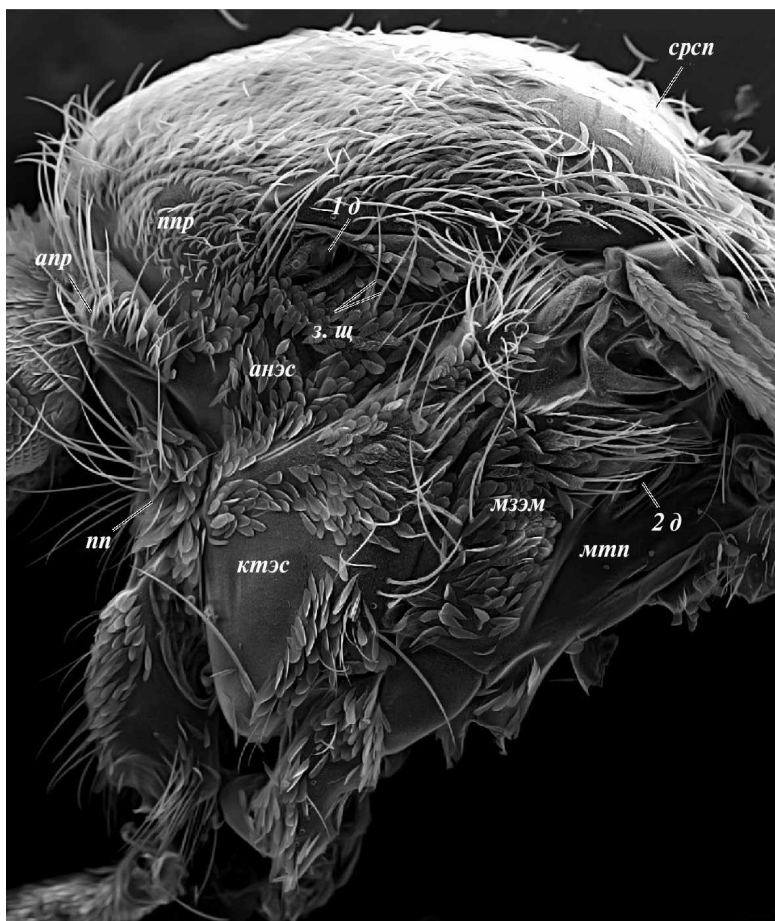


Рис. 7. *Aedes caspius* (Pallas), самка, грудь сбоку под СЭМ, $\times 140$.

3. щ — задыхальцевые щетинки. Остальные обозначения — как на рис. 1 и 2.

На наш взгляд, исследование структур хетомы мошек перспективно не только для уточнения видовой диагностики, но и для оценки филогенетических связей. Так, наличие анэпистернальных и нижних метаплевральных щетинок может использоваться для определения некоторых видов рода *Simulium*: например, у исследованных нами экземпляров *S. ornatum* анэпистернальные щетинки обнаружены (см. рис. 1), а у *S. simulans* — нет. Нижние метаплевральные щетинки были отмечены у *Simulium ornatum* и *S. simulans*, а у *S. equinum* и *S. pusillum* не обнаружены. К сожалению, тип структур хетомы (обычная щетинка, щетинка с зубчиками или утонченная чешуйка) определить под световым микроскопом затруднительно (см. рис. 2, 2), по этой причине данный признак сложно использовать для определения видов, но возможно его применение для уточнения филогении сем. Simuliidae. Щетинки различного типа и чешуйки отмечены нами на теле эволюционно продвинутых групп мошек — видов рода *Simulium*. Хетом груди архаичных групп, например родов *Prosimulium* и *Helodon* Enderlein, 1921, менее разнообразен и представлен преимущественно щетинками с зубчиками.

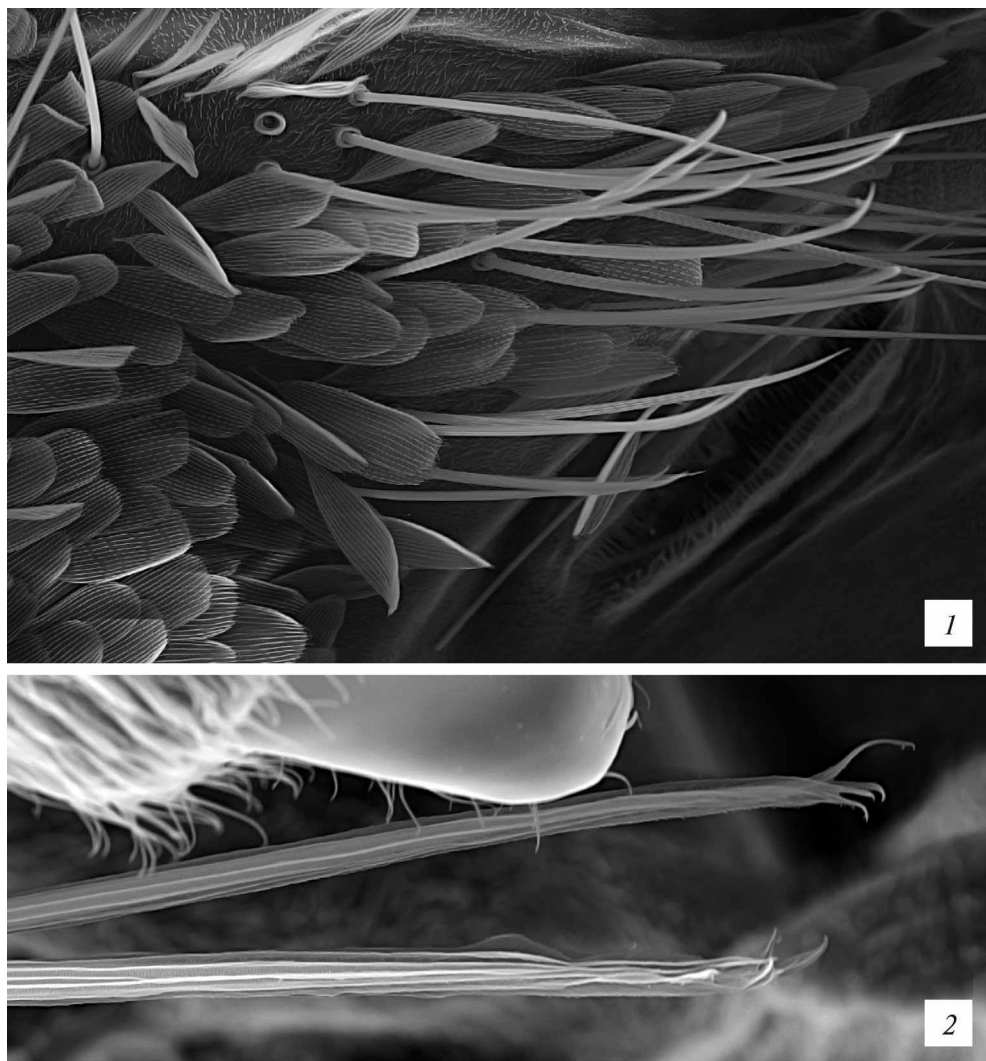


Рис. 8. Culicidae, верхние мезэпимерные щетинки и чешуйки самки под СЭМ.

1 – *Aedes caspius* (Pallas), $\times 700$; 2 – *Anopheles claviger* (Meigen), $\times 3200$.

В настоящей работе была исследована лишь небольшая часть сем. Simuliidae. Представители многих таксонов мошек имеют локальное распространение, и материал по таким группам труднодоступен, а сведения о хетоме груди в видовых описаниях и характеристиках родов и подродов чаще всего отсутствуют. Например, виды рода *Crozetia* Davies, 1965 отмечены только на островах Крозе; виды родов *Cnesia* Enderlein, 1934, *Cnesiamima* Wygodzinsky et Coscarón, 1973 и *Araucnephrioides* Wygodzinsky et Coscarón, 1973 распространены в Аргентине и Чили, а *Austrocnephia* Craig, Currie, Gil-Azevedo et Moulton, 2019, *Ectemnoides* Moulton, Currie et Craig, 2018, *Bunyipellum* Craig, Currie et Moulton, 2018, *Novaustrosimulium* Dumbleton, 1973 и *Austrosimulium* Tonnoir, 1925 – в Австралии и Новой Зеландии. Рассмотренные нами виды относятся к разным группам

сем. Simuliidae и различаются по строению имаго, личинки и куколки. Так, виды рода *Gymnopaïs* характеризуются модифицированными зубцами субментума и отсутствием веев премандибул у личинки, поэтому рассматриваются Рубцовым (1974) в составе отдельного подсемейства. Род *Prosimulium* включает в себя архаичные формы, которые отличаются строением генитального аппарата самок (генитальные пластинки, как правило, длинные, а сперматека дифференцирована на два отдела) и самцов (гоностерн не уплощен дорсовентрально, с выраженным килем, носком или вздутием); согласно Рубцову (1974) и Янковскому (1993), он относится к подсем. Prosimuliinae. Палеарктические виды рода *Helodon* характеризуются своеобразным строением гениталий самцов (гонококситы усеченно-конической формы, а гоностили несут 2–6 апикальных шипов) и специализированными дыхательными органами куколки (в виде пучка нитей с сильно утолщенным основанием или нескольких расширенных лопастей, несущих многочисленные мелкие трубочки). Виды рода *Cnephia* Enderlein, 1921 отличаются крупной сперматекой шаровидной формы и наличием крючковидных волосков на плевральной мембране VIII и IX сегментов брюшка куколки. *Simulium equinum* и *S. lundstromi* относятся к лишь отдаленно родственным под родам *Wilhelmia* и *Nevermannia* Enderlein, 1921, которые Янковский (1993) выделял в самостоятельные трибы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование показало разнообразие элементов хетомы груди у видов сем. Simuliidae. По характеру дифференциации щетинок мошки отличаются от кровососущих комаров: в сем. Culicidae не были обнаружены щетинки с зубчиками, но структуры хетомы четко дифференцированы на обычные щетинки и чешуйки. Щетинки, разветвленные в дистальной части, были отмечены нами только у архаичной группы кровососущих комаров рода *Anopheles*. Установлено, что у эволюционно продвинутых групп мошек элементы хетомы более разнообразны и представлены как щетинками различного типа, так и чешуйками (виды рода *Simulium*), в то время как у менее специализированных групп преобладают щетинки с зубчиками (роды *Prosimulium* и *Helodon*). Для определения видов и под родов мошек в качестве дополнительных признаков могут быть использованы наличие анэпистернальных и нижних метаплевральных структур хетомы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят инженера отделения электронной микроскопии Центра коллективного пользования «Таксон» К. А. Бенкена за техническую поддержку и ценные рекомендации в ходе исследования. Мы очень признательны также А. А. Пржиборо (ЗИН) за предоставление материала по *Gymnopaïs trifistulatus* с плато Путорана и анонимным рецензентам за внимательное рассмотрение рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на базе Центра коллективного пользования «Таксон» (<https://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/>) в рамках Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер 122031100263-1) с использованием уникальной коллекции ЗИН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айбулатов С. В., Халин А. В., Федоров Д. Д. 2023. Морфология плейритов груди имаго мошек и кровососущих комаров (Diptera: Simuliidae, Culicidae): сравнительный анализ. В кн.: С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко, А. А. Сушук, Г. А. Яковлева (ред.). Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы IX Всероссийского с международным участием научного симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Владикавказ: Издательско-полиграфический центр Северо-Осетинского государственного университета им. Косты Хетагурова, с. 17–20.
- Бельтюкова К. Н. 1953. Материалы по изучению мошек (Simuliidae, Diptera) Предуралья. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Пермь (= Молотов): Пермский (= Молотовский) государственный университет им. А. М. Горького, 17 с.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. 1970. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3, вып. 4. Комары сем. Culicidae. Л.: Наука, 384 с.
- Каплич В. М., Скуловец М. В. 2000. Кровососущие мошки (Diptera, Simuliidae) Беларуси. Минск: БГПУ им. М. Танка, 365 с.
- Каплич В. М., Сухомлин Е. Б., Зинченко А. П. 2012. Определитель мошек (Diptera, Simuliidae) Полесья. Минск: «Новое знание», 477 с.
- Каплич В. М., Сухомлин Е. Б., Зинченко А. П. 2015. Мошки (Diptera: Simuliidae) смешанных лесов Европы. Минск: «Новое знание», 464 с.
- Рубцов И. А. 1956. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 6, вып. 6. Мошки (сем. Simuliidae). 2-е изд. Л.: Наука, 860 с.
- Рубцов И. А. 1974. Об эволюции, филогении и классификации мошек (Diptera, Simuliidae). В кн.: Г. С. Медведев (ред.). Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, с. 230–281. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 53).
- Рубцов И. А., Янковский А. В. 1984. Определитель родов мошек Палеарктики. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 142. Л.: Наука, 176 с.
- Тертерян А. Е. 1968. Мошки. Фауна Армянской ССР, Насекомые двукрылые. Ереван: Издательство Академии наук Армянской ССР, 271 с.
- Усова З. В. 1961. Фауна мошек Карелии и Мурманской области. М.; Л.: Издательство АН СССР, 286 с.
- Халин А. В., Айбулатов С. В. 2012. Новая методика исследования склеритов груди кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) для точной диагностики родов и видов. Паразитология 46 (4): 253–259.
- Халин А. В., Айбулатов С. В. 2013. Терминология скелетных структур груди кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) (критический обзор). Паразитология 47 (4): 299–319.
- Халин А. В., Айбулатов С. В. 2024. Методика изготовления микропрепаратов кровососущих комаров и мошек (Diptera: Culicidae, Simuliidae). Труды Зоологического института 328 (1): 139–164. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2024.328.1.139>
- Халин А. В., Айбулатов С. В., Пржиборо А. А. 2021. Методы сбора двукрылых насекомых комплекса гнуса (Diptera: Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae). Паразитология 55 (2): 134–173. <https://doi.org/10.31857/S0031184721020058>
- Янковский А. В. 1993. Обзор системы семейства мошек (Diptera, Simuliidae) на надродовом уровне. Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР, вып. 37, с. 203–217.
- Янковский А. В. 2002. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР). СПб.: Зоологический институт РАН, 570 с. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН, вып. 170).
- Adler P. H. [Интернет-документ]. 2024. World Blackflies (Diptera: Simuliidae): A Comprehensive Revision of the Taxonomic and Geographical Inventory. South Carolina. [URL: <https://biomia.sites.clemson.edu/pdfs/blackflyinventory.pdf>]
- Adler P. H., Currie D. C., Wood M. D. 2004. The Black Flies (Simuliidae) of North America. New York: Cornell University Press, 940 p.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. 2020. Mosquitoes: Identification, Ecology and Control. Third Edition. Berlin etc.: Springer, 570 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-11623-1>
- Crosskey R. W. 1981. Simuliid taxonomy — the contemporary scene. In: M. Laird (ed.). Blackflies: the Future for Biological Methods in Integrated Control. New York: Academic Press, p. 3–18.
- Crosskey R. W., Howard T. M. 1997. A New Taxonomic and Geographical Inventory of World Blackflies (Diptera: Simuliidae). London: British Museum of Natural History, 144 p.
- Darsie R. F. J., Ward R. A. 2005. Identification and Geographical Distribution of the Mosquitoes of North America, North of Mexico. Gainesville: University Press of Florida, 383 p. <https://doi.org/10.1017/S0031182005228834>

- de Moor F. C. 2017. Simuliidae (Blackflies). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera. Volume 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 693–728.
- Dinulescu G. 1966. Fam. Simuliidae (Mustele columbase). Fauna Republicii Socialiste România. Insecta. Diptera. Vol. 11, Fasc. 8. Bucuresti: Academiei Republicii Socialiste Romania, 602 p.
- Knoz J. 1965. To identification of Czechoslovakian black-flies (Diptera: Simuliidae). Folia Prirodovedecké Fakulty University J. E. Purkyně v Brne. Biologia 6 (5): 1–143.
- Peterson B. V. 1981. Simuliidae. In: J. F. McAlpine, B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Ottawa: Agriculture Canada, p. 355–391.
- Rubzow I. A. 1964. Simuliidae (Melusinidae). In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der Palearktischen Region. Band 3. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 689 p.
- Takaoka H., Sofian-Azirun M., Chen C. D., Lau K. W., Halim M. R. A., Low V. L., Suana I. W. 2018. Three new species of black flies (Diptera: Simuliidae) from the Lesser Sunda Archipelago, Indonesia. Tropical Biomedicine 35 (4): 951–974.
- Vasiliev A., Aibulatov S. 2023. Guidelines for sampling and preservation of black flies (Diptera: Simuliidae) – an attempt to standardize field and laboratory procedures. Acta Entomologica Serbica 28 (1): 45–55. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8092196>.
- Wilkerson R. C., Linton Y.-M., Strickman D. A. 2021. Mosquitoes of the World. Vols. 1, 2. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1332 p.

TERMINOLOGY FOR THE SETAE AND SCALES ON THE THORACIC PLEURITES OF THE BLACKFLIES (DIPTERA, SIMULIIDAE)

S. V. Aibulatov, A. V. Khalin, D. D. Fedorov

Key words: blackfly, morphology, thorax, seta, scale, Simuliidae, *Gymnopais*, *Prosimulium*, *Helodon*, *Cnephia*, *Simulium*.

SUMMARY

We studied the setae and scales located on the lateral sclerites of the thorax in 27 blackfly species (Diptera, Simuliidae) by scanning electron and optical microscopy. For the first time, it was shown that some thoracic setae are modified and have serrations. The size and number of serrations in the modified setae vary between blackfly species. The anteprenotal setae of *Gymnopais trifistulatus* have a few small serrations, those of *Simulium erythrocephalum* are larger, and in *S. maculatum* and *S. pusillum*, have many well-developed serrations; *Prosimulium macropyga* has serrate setae on the postpronotum, while *Simulium maculatum* and *S. pusillum* have narrow scales. We proposed a terminology for the setae and scales on the thoracic pleurites of the blackflies (anteprenotal setae, postpronotal setae and scales, etc.). The body chaetome of evolutionarily advanced groups (species of the genus *Simulium*) is formed by both scales and setae of various types, while in archaic groups (*Prosimulium*, *Helodon*) setae with variously developed serrations predominate.