

А. Е. Тертерян

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛА СТАДИЙ У ЛИЧИНОК МОШЕК
(DIPTERA, SIMULIIDAE)[A. E. TERTERJAN. THE DETERMINATION OF THE NUMBER OF INSTARS IN THE
LARVAE OF BLACK-FLIES (DIPTERA, SIMULIIDAE)]

В связи с тем вредом, который наносят мошки народному хозяйству, встает вопрос защиты человека и животных от их нападения. Поскольку концентрация популяции водных фаз мошек определяется лишь площадью текучего водоема, наиболее уязвимым звеном в мероприятиях по борьбе являются личинки. Вопрос разработки практических мероприятий против личинок выдвигает перед нами задачу установления числа стадий у личинок мошек. Рациональное и экономически выгодное проведение противоличиночных мероприятий требует знания количества поколений и состава популяции по стадиям (у личинок мошек, как и у комаров, стойкость той или иной стадии к инсектицидам, по-видимому, различна). В практике противомаларийных мероприятий это положение, как известно, учитывается во всех случаях.

В литературе имеются лишь небольшие и отрывочные данные относительно количества стадий у личинок мошек. Одни авторы считают, что у личинок мошек, так же как и у комаров и мокрецов, 4 стадии (Черновский, 1949), другие утверждают (Puri, 1925) или предполагают (Smart, 1935), что у личинок мошек 6 стадий. Для установления количества стадий у личинок мошек мы прибегли к измерению величины их головной капсулы, полагая, что путем измерения величины головной капсулы, как это делали Каганова и Мончадский (1930) при работе с личинками комаров, мы сможем установить число стадий у личинок мошек, подтвердив тем самым диагностичность этого признака и в отношении мошек. В основу было положено явление, широко известное для многих насекомых, а именно, что твердые хитиновые покровы имеют минимум роста в период между линьками, а максимум — сразу же после линьки; наоборот, мягкие части тела минимум роста имеют в период линьки, а максимум — между линьками.

Нам казалось, что результаты будут более демонстративными, если мы сравним данные сравнительно-морфологического изучения с данными биометрической обработки цифр, полученными от измерений тела личинки. Такой метод не практиковался при работе с комарами и мокрецами.

Наши исследования по определению количества стадий у личинок мошек проводились в Армении в течение 1952—1955 гг. Вначале объектом изучения был выбран широко распространенный и экологически пластичный вид *Odagmia kiritshenkoi* Rubz. Позднее был выбран еще один вид — *Wilhelmia paraequina* Puri, обитающий в протоке оз. Айгер-Лич с более выравненным режимом гидротермических условий.

Материал по обоим видам собирался в течение всего года. Основная часть работы была проведена в весенне-летний и летне-осенний периоды и в меньшей степени летом. Это объясняется тем, что в эти периоды удавалось дольше выдерживать личинок живыми в лабораторных условиях; в это время температура воды в лаборатории и в естественном водоеме была почти одинаковая.

Материал в чашках Петри возобновлялся через каждые 2—4 часа с тем, чтобы исключить отрицательное действие лабораторных условий на личинок. Доставленные из водоема пробы с личинками тут же подвергались разбору. Предварительный разбор личинок по стадиям и рассаживание их по сосудам производились на глаз по ширине головы. После рассаживания личинок по сосудам из каждой группы (с одинаковой шириной головы) брались личинки для проведения промеров. Остальная часть личинок оставлялась до линьки; каждая личинка после линьки сразу же измерялась. Уже после того, как было установлено наличие у личинок мошек 6 стадий, значительная их часть, разнесенная по промерам головы на стадии, была выделена для морфологического изучения.

При определении количества стадий были использованы следующие промеры на твердых и мягких частях тела личинки (рис. 1 и 2): 1) ширина головы в области глазков; 2) ширина головы у воротничка (хитиновая полоска, окаймляющая задний край головной капсулы); 3) наибольшая ширина груди в области дыхательных нитей куколки; 4) длина тела от заднего края головы до конца тела. Кроме того, были подвергнуты измерению и подсчету некоторые хитиновые образования головы и заднего прикрепительного органа (рис. 1, 2 и 3). Цифры, полученные от промеров, были обработаны методом вариационной статистики и соответственно для каждого промера были выведены среднее арифметическое с его поправкой $M \pm m$ и среднее квадратическое отклонение γ .

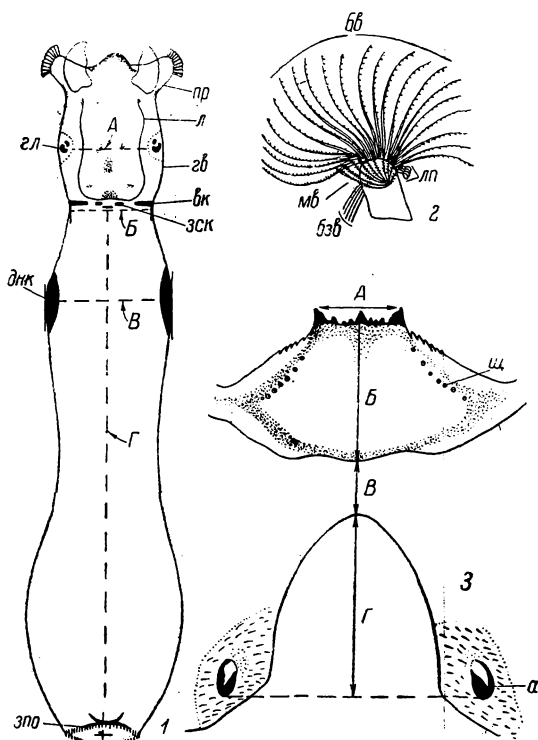


Рис. 1.

1 — тело личинки и участки промеров: *гв* — голова, *пр* — премадибулы, *л* — лоб, *гл* — глазки, *вк* — воротничок, *зск* — залобный склерит, *днк* — дыхательные нити куколки, *зпо* — задний прикрепительный орган; измерения: *А* — ширина головы между глазками, *В* — ширина головы у воротничка, *В* — ширина груди между дыхательными нитями куколки, *Г* — длина тела от задней части головы до конца тела. 2 — премадибулы: *бв* — большой веер, *мв* — малый веер, *бзв* — базальный веер, *лп* — лопаточки. 3 — схематизированный рисунок вентрального участка головной капсулы личинки с измерениями: *А* — ширина переднего края субмента, *В* — расстояние от заднего края субмента до выреза, *Г* — длина выреза; *а* — хитинизованные образования по бокам выреза, *щ* — щетинки по бокам субмента.

Таблица 1

Ширина головы, длина тела, ширина груди по стадиям у личинки *Wilhelmia paraequina* Puri (в мм)

Стадии	Ширина головы						Длина тела без головы			Ширина груди		
	между глазами			у воротничка			$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ	$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ
	$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ	$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ						
I	$\frac{0.093}{0.113}$	0.100 ± 0.001	0.007	—	—	—	$\frac{0.452}{0.640}$	0.588 ± 0.004	0.002	$\frac{0.113}{0.131}$	0.121 ± 0.000	0.003
II	$\frac{0.131}{0.188}$	0.176 ± 0.001	0.017	$\frac{0.113}{0.150}$	0.124 ± 0.001	0.010	$\frac{0.640}{1.168}$	0.916 ± 0.018	0.149	$\frac{0.113}{0.263}$	0.124 ± 0.001	0.029
III	$\frac{0.226}{0.301}$	0.258 ± 0.001	0.023	$\frac{0.206}{0.281}$	0.245 ± 0.001	0.020	$\frac{1.017}{2.563}$	1.541 ± 0.03	0.370	$\frac{0.226}{0.377}$	0.272 ± 0.048	0.500
IV	$\frac{0.339}{0.414}$	0.387 ± 0.002	0.026	$\frac{0.301}{0.377}$	0.340 ± 0.001	0.023	$\frac{1.629}{3.770}$	2.727 ± 0.070	0.523	$\frac{0.339}{0.565}$	0.426 ± 0.003	0.023
V	$\frac{0.452}{0.527}$	0.503 ± 0.002	0.027	$\frac{0.399}{0.452}$	0.427 ± 0.001	0.018	$\frac{2.569}{4.825}$	3.033 ± 0.05	0.380	$\frac{0.377}{0.942}$	0.550 ± 0.07	0.530
VI	$\frac{0.565}{0.770}$	0.666 ± 0.004	0.052	$\frac{0.490}{0.678}$	0.575 ± 0.002	0.031	$\frac{3.543}{8.279}$	5.361 ± 0.15	1.10	$\frac{0.628}{1.256}$	0.784 ± 0.017	0.137

Ширина головы, длина тела, ширина груди по стадиям у личинки *Odagmia kiritshenkoi* Rubz. (в мм)

Стадии	Ширина головы по стадиям						Длина тела без головы			Ширина груди		
	между глазами			у воротничка			мин. макс.	M ± m	γ	мин. макс.	M ± m	γ
	мин. макс.	M ± m	γ	мин. макс.	M ± m	γ						
I	$\frac{0.113}{0.131}$	0.120 ± 0.001	0.008	—	—	—	$\frac{0.20}{0.38}$	0.26 ± 0.009	0.01	$\frac{0.05}{0.10}$	0.02 ± 0.001	0.01
II	$\frac{0.150}{0.188}$	0.174 ± 0.001	0.013	$\frac{0.131}{0.168}$	0.157 ± 0.001	0.012	$\frac{0.41}{1.66}$	0.61 ± 0.042	0.30	$\frac{0.11}{0.23}$	0.19 ± 0.002	0.02
III	$\frac{0.226}{0.301}$	0.261 ± 0.001	0.023	$\frac{0.206}{0.263}$	0.233 ± 0.001	0.016	$\frac{1.13}{2.56}$	2.16 ± 0.042	0.31	$\frac{0.23}{0.41}$	0.30 ± 0.006	0.04
IV	$\frac{0.339}{0.452}$	0.410 ± 0.002	0.028	$\frac{0.301}{0.414}$	0.363 ± 0.002	0.032	$\frac{1.60}{3.88}$	2.65 ± 0.06	0.46	$\frac{0.34}{0.63}$	0.49 ± 0.006	0.04
V	$\frac{0.490}{0.603}$	0.532 ± 0.006	0.040	$\frac{0.452}{0.565}$	0.504 ± 0.002	0.031	$\frac{3.14}{6.15}$	4.24 ± 0.078	0.55	$\frac{0.57}{0.91}$	0.74 ± 0.009	0.05
VI	$\frac{0.628}{0.880}$	0.778 ± 0.003	0.055	$\frac{0.571}{0.856}$	0.740 ± 0.004	0.057	$\frac{4.74}{8.56}$	6.39 ± 0.049	0.36	$\frac{0.54}{1.65}$	1.17 ± 0.026	0.19

Таблица 3

Ширина головы между глазами у личинки
Wilhelmia paraequina Puri после линьки (в мм)

Стадии	$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ
I	—	—	—
II	$\frac{0.093}{0.150}$	0.130 ± 0.002	0.013
III	$\frac{0.168}{0.281}$	0.208 ± 0.003	0.028
IV	$\frac{0.319}{0.414}$	0.370 ± 0.002	0.024
V	$\frac{0.432}{0.508}$	0.474 ± 0.004	0.022
VI	$\frac{0.535}{0.603}$	0.568 ± 0.004	0.013

Размеры придатков частей головной капсулы и число крючьев в заднем

Стадии	Субментум						Вентральная часть		
	ширина переднего края субментума (в μ)			длина субментума (в μ)			расстояние от субментума до выреза (в μ)		
	$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ	$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ	$\frac{\text{мин.}}{\text{макс.}}$	$M \pm m$	γ
I	$\frac{10.71}{12.49}$	11.20 ± 0.2	0.96	$\frac{14.28}{20.42}$	16.03 ± 0.20	0.73	—	Измерения не проведены	
II	$\frac{13.41}{17.88}$	15.12 ± 0.31	1.7	$\frac{29.05}{40.23}$	32.9 ± 0.30	1.57	$\frac{31.29}{44.70}$	38.03 ± 0.78	4.21
III	$\frac{22.35}{31.29}$	26.15 ± 0.33	1.76	$\frac{44.76}{60.44}$	52.51 ± 0.6	3.38	$\frac{44.70}{67.05}$	56.10 ± 0.83	4.25
IV	$\frac{35.76}{53.64}$	47.58 ± 0.89	4.46	$\frac{75.99}{93.87}$	81.39 ± 0.95	4.78	$\frac{71.53}{89.40}$	83.89 ± 1.14	5.70
V	$\frac{58.11}{75.99}$	67.49 ± 1.28	6.67	$\frac{107.28}{134.10}$	124.97 ± 1.26	6.42	$\frac{93.87}{134.10}$	110.93 ± 3.04	5.50
VI	$\frac{71.52}{98.34}$	85.81 ± 2.06	7.75	$\frac{138.57}{165.39}$	151.76 ± 2.5	9.6	$\frac{81.46}{129.63}$	100.33 ± 3.2	12.18

Данные биометрического анализа промеров ширины головы, длины тела, ширины груди по стадиям у личинок *W. paraequina* Puri и *O. kirit-*

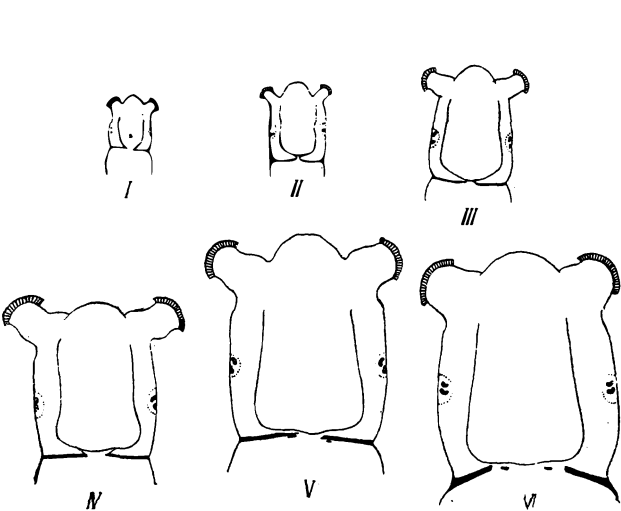


Рис. 2. Относительные размеры величины головы у личинок I, II, III, IV, V, VI стадий.

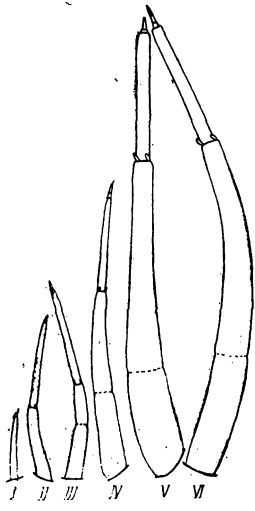


Рис. 3. Антенны и соотношение длины отдельных члеников I, II, III, IV, V, VI стадий.

shenkoi Rubz. приведены в табл. 1 и 2. Помещенные в этих таблицах промеры ширины головы (между глазками и у воротничка) с их $M \pm m$ и γ

Таблица 4
прикрепительном органе по стадиям у личинки *Wilhelmia paraequina* Puri

головной капсулы				Премандибулы			Число щетинок на субментуме	Членики антенн I : II : III : IV (средняя длина членика в μ)	Задний прикрепительный орган	
длина выреза			большой веер	малый веер	базальный веер	число рядов крючьев			число крючьев в каждом ряду	
мин.	M $\pm$ m	γ								
макс.										
—	Измерения не проведены			14—17	—	—	—	29.4 : 8.7	20—32	3
$\frac{31.29}{58.11}$	43.29 $\pm$ 1.33	6.55	14—22	6—10	3—5	1—1	35.76 : 40.23 8.94	30—50	3—6	
$\frac{53.64}{84.93}$	73.5 $\pm$ 1.8	9.06	24—29	12—17	4—6	2—2	35.76 : 22.35 53.64 : 8.94	42—58	6—10	
$\frac{93.87}{129.63}$	113.72 $\pm$ 2.004	10.02	30—36	16—22	4—7	3—3	53.64 : 62.58 58.11 : 8.94	64—78	10—20	
$\frac{134.10}{196.68}$	167.56 $\pm$ 3.19	16.27	40—48	20—30	6—4	4—4	71.52 : 120.69 67.05 : 8.94	82—112	18—29	
$\frac{174.33}{241.38}$	205.33 $\pm$ 4.8	18.13	42—50	26—34	6—9	4—4	81.46 : 151.98 62.58 : 13.41	88—132	18—34	

особенно четко подчеркивают отличие одной стадии от другой по размерам головы. Наоборот, промеры мягких частей тела личинки (длина тела, ширина груди) обнаруживают достаточно большой диапазон изменчивости между минимальными и максимальными абсолютными размерами указанных признаков каждой стадии и широкое перекрытие их значений от одной стадии к другой. Поэтому использование промеров мягких частей тела для определения стадий не совсем точно. Наиболее существенное подтверждение числа стадий (6) мы получили и при измерении ширины головной капсулы сразу же после линьки. В табл. 3 приведены цифры, полученные при измерении ширины головы между глазками у *W. paraequina* Puri после линьки. Промеры личинки непосредственно после линьки показали ту же картину, какая была получена при измерении головы внутри стадии, т. е. между линьками. Как явствует из этой таблицы, абсолютные минимальные и максимальные показатели размеров головной капсулы каждой стадии после линьки сравнительно ниже по сравнению с таковыми размеров головы личинки внутри стадии.

Сравнительно-морфологическому изучению строения придатков головной капсулы подверглись все 6 стадий личинки *W. paraequina* Puri. Данные, полученные от измерения придатков головы и ее частей, а также подсчеты премадибул и крючков в заднем прикрепительном органе приведены в табл. 4. Все эти хитиновые образования на теле личинки служат важными систематическими признаками при определении вида. Поэтому и данные измерений в некоторой степени будут отражать особенности динамики развития твердых покровов личинок по стадиям. Цифры показали, что границы между стадиями значительно сближены, а иногда и перекрываются в отношении данных промеров субментума, в особенности в размерах вентральной части головной капсулы и частей премадибул. Крайние максимальные и крайние минимальные варианты абсолютных величин в промерах субментума, которые частично перекрывают значения той или иной стадии (V, VI ст.), встречаются в природе в незначительном количестве. Показатели подсчетов крючков в заднем прикрепительном органе по стадиям также сильно перекрываются, что, по-видимому, связано с различием темпов роста (веса тела) у отдельных индивидуумов. Наиболее четкие границы между стадиями дают относительные размеры члеников антенн, которые в основном подтверждают данные, полученные от измерений ширины головы.

Стадия изученного нами вида *W. paraequina* Puri характеризуется следующими сравнительно-морфологическими признаками.

I стадия. Лоб округло вытянутый. Сверху на лбу в нижней трети располагается темный склеротизованный вырост — яйцевой зуб. Степень схождения верхних концов воротничка и предворотничковой части головной капсулы за лбом приведена на рис. 2. Мандибула с крупным, сильно выступающим вершинным зубцом. Предвершинных зубцов три. Апикальная и медианная щетки хорошо прослеживаются, остальные слабо развиты. Строение максилл и гипофаринкса почти такое же, как у зрелых личинок, но сверху они относительно слабо покрыты щетинками. Субментум с 9 очень мелкими зубчиками. По бокам субментума нет щетинок. Премадибулы с большим веером. Пектинация щетинок большого веера отсутствует. Малый и базальный вееры рудиментарные. Антенны двухчлениковые (рис. 3). Остальные признаки этой стадии приведены в табл. 4.

II стадия. Яйцевой зуб отсутствует. Относительные размеры головы, форма лба и степень схождения концов воротничка и предворотничкового участка головной капсулы за лбом см. на рис. 2. Мандибула: вершинный, предвершинные и задние зубцы имеются. Внутренний зубец редуцирован. Щетки на мандибуле развиты. Премадибулы: вееры и лопаточки хорошо развиты. Пектинация на щетинках большого веера не прослеживается. Субментум с 9 зубцами; срединный зубец относительно крупный и выдается за уровень боковых зубцов. По бокам субментума по одной щетинке. Антенны трехчлениковые (рис. 3), 1-й членик чуть больше 2-го. На конце 1-го членика две чувствительные бородачки. Вентральный вырез головной капсулы широкий, почти в $1\frac{1}{2}$ — 2 раза шире субментума. Остальные признаки этой стадии приведены в табл. 4.

III стадия. Относительные размеры головы, форма лба и степень схождения концов воротничка и участка предворотничковой части головной капсулы за лбом приведены на рис. 2. Придатки ротового аппарата, как у зрелой личинки. Премандибулы: пектинация на щетинках большого веера слабо заметна при большом увеличении. Субментум с 9 зубцами. По бокам субментума по две щетинки. Антенны четырехчлениковые (рис. 3). 1-й членик относительно длиннее 2-го; 3-й членик более чем в 2 раза длиннее 2-го и чуть меньше 1-го и 2-го, вместе взятых. Ширина вентрального выреза головной капсулы немного больше ширины пластинки субментума. Остальные признаки указаны в табл. 4.

IV стадия. Относительные размеры головы, форма лба и степень схождения концов воротничка и предворотничковой части головной капсулы за лбом представлены на рис. 2. Залобные склеротизованные склериты слабо развиты. Придатки ротового аппарата, как у зрелой личинки. Премандибулы: пектинация на щетинках большого веера хорошо заметна. Субментум снизу с тремя щетинками по бокам. Антенны четырехчлениковые (рис. 3); 1-й членик меньше 2-го, последний в свою очередь чуть меньше 3-го; 1-й и 2-й членики, вместе взятые, не более чем в 2 раза длиннее 3-го. Имагинальные диски (рис. 4) в виде шести небольших округлых пятен. Остальные признаки приведены в табл. 4.

V стадия. Относительные размеры головы, форма лба и степень схождения концов воротничка и предворотничкового участка головной капсулы за лбом показаны на рис. 2. Залобные склеротизованные склериты округлые, темные. Склериты иногда располагаются снаружы от концов воротничка или непосредственно примыкают к ним. Придатки ротовых органов, как у зрелых личинок. Премандибулы: пектинация на щетинках большого веера явственная. Субментум с 4 щетинками по бокам. Антенны четырехчлениковые; 2-й членик приблизительно в 2 раза больше 1-го и в $1\frac{1}{2}$ раза больше 3-го. Имагинальные диски (рис. 4) увеличены в размерах; прослеживается форма закладываемых органов взрослого насекомого. Остальные признаки приведены в табл. 4.

VI стадия. Относительные размеры головы, форма лба и степень схождения концов воротничка и предворотничкового участка головной капсулы даны на рис. 2. Характерно слабое схождение за бока лба концов воротничка; концы воротничка обрублены. Залобные склериты расположены на одной линии с воротничком, ближе к medianной линии тела личинки вдали от концов воротничка, или соединяются тонкой перемычкой. Придатки головной капсулы нормально развиты. Антенны четырехчлениковые (рис. 3); соотношение члеников примерно такое же, как у личинки V стадии. Имагинальные диски (рис. 4) относительно более крупные, прослеживаются закладываемые органы взрослого насекомого. Интенсивно развиваются дыхательные нити куколки. Остальные признаки приводятся в табл. 4.

Примерно такие же различия в стадиях наблюдаются у другого изученного нами вида — *O. kiritshenkoi* Rubz. Кроме размеров головы, общий план развития придатков головной капсулы и других хитиновых образований на теле личинки от одной стадии к другой схож с таковым у *W. paraequina* Puri. Наблюдаются лишь некоторые отклонения в количественной стороне признаков.

Точные данные о количестве стадий у личинок мошек делают возможным разрешение ряда вопросов, связанных с их экологией. Ближайшей

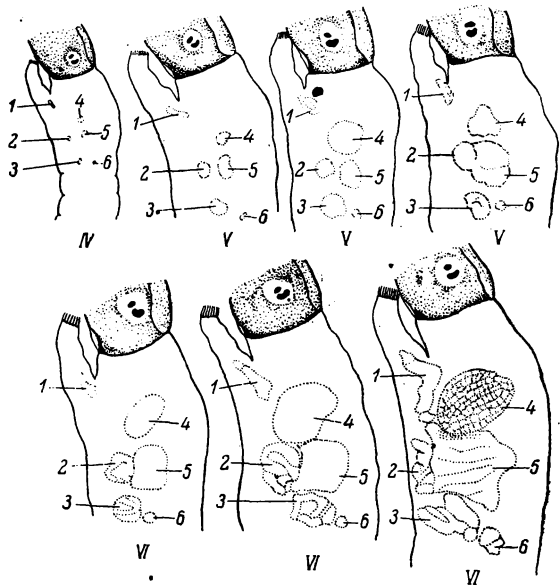


Рис. 4. Степень развития имагинальных дисков у личинок IV, V, VI стадий.

1 — зачаток передней ноги; 2 — зачаток средней ноги; 3 — зачаток задней ноги; 4 — зачаток дыхательных нитей куколки; 5 — зачаток крыла; 6 — зачаток жужжальца.

задачей является установление количества поколений по численному соотношению отдельных стадий у разных массовых видов, дающих в год несколько налегающих друг на друга поколений. В связи с выяснением числа стадий у личинок мошек станет возможным изучение цикла развития видов, характера ухода их на зимовку и пр. В связи с этим возможно также детальное изучение вопроса о способах заражения и динамики развития паразитов (простейшие, гельминты) в личинках мошек.

Сравнительно-морфологическое изучение стадий личинок некоторых групп мошек (*Prosimulium*, *Cnephia*, *Eusimulium*, *Wilhelmia*, *Odagmia*, *Simulium*) даст возможность подойти ближе к вопросу о таксономической оценке тех или иных признаков в онтогенезе.

ЛИТЕРАТУРА

- Каганова Б. и А. С. Мончадский. 1930. К вопросу об определении стадии и возраста у личинок Culicidae. Паразитолог. сборн. Зоол. муз. АН СССР, 1 : 61—74.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, 31 : 1—186.
- Puri I. M. 1925. On the life history and structure of the early stages of Simuliidae. Parts I, II. Parasitology, XVII : 295—369.
- Smart I. 1935. The internal anatomy of the black-fly *Simulium ornatum* Mg. Ann. trop. med. a. parasitol., 29, 2 : 161—170.

Зоологический институт
АН Армянской ССР,
Ереван.