

На правах рукописи

ХАЛИН  
Алексей Владимирович

Диагностические признаки комаров  
рода *Aedes* фауны России  
(Diptera, Culicidae)

03.00.09 - энтомология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург  
2007

Работа выполнена в Лаборатории паразитологии  
Зоологического института РАН.

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
заведующий Лабораторией паразитологии,  
Медведев Сергей Глебович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
профессор,  
Нарчук Эмилия Петровна  
доктор биологических наук,  
профессор,  
Куликова Надежда Анатольевна

Ведущая организация: кафедра энтомологии Санкт-  
Петербургского государственного  
университета

Защита состоится ноября 2007 г. в 14 часов на заседании  
диссертационного совета Д 002.223.01 по защите диссертаций на соискание  
ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу:

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1  
Факс:(812)328-29-41  
E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического  
института РАН

Автореферат разослан октября 2007 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

Овчинникова Ольга Георгиевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Комары рода *Aedes* Meigen, 1818 составляют значительную часть комплекса гнуса на территории России. Самки большинства видов рода *Aedes* - активные кровососы, нападая на человека, доставляют ощутимые неудобства его жизнедеятельности, но наибольшую опасность представляют переносимые комарами возбудители заболеваний, таких, как комариные лихорадки и энцефалиты. На Северо-Западе европейской части России отмечался перенос видами *Aedes (Ochlerotatus) communis* (DeGeer, 1776), *A. (O.) punctor* (Kirby, 1837), *A. (O.) hexodontus* Dyar, 1916, *A. (O.) pullatus* (Coquillett, 1904), *A. (O.) diantaeus* Howard, Dyar et Knab, 1913 и *A. (O.) impiger* (Walker, 1848) возбудителей карельской лихорадки - вируса Окельбо.

Возбудители многих инфекций, которых переносят кровососущие комары, специфичны для отдельных видов рода *Aedes*, поэтому точная видовая диагностика переносчиков очень важна. К сожалению, в ряде случаев это оказывается затруднительным: некоторые используемые признаки не надежны (например, окраска чешуек груди), имеет место несоответствие в трактовках ряда морфологических признаков разными авторами, а также многие диагностические структуры (особенно чешуйки и щетинки) при сборах утрачиваются. Эти обстоятельства требуют применения новых методологических подходов для поиска дополнительных диагностических признаков.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы - проанализировать ранее используемые диагностические признаки и установить новые видовые особенности строения комаров рода *Aedes* фауны России. В рамках данного исследования были поставлены следующие задачи. 1. Рассмотреть и обобщить в форме классификатора диагностические признаки имаго рода *Aedes*, предложенные ранее другими исследователями. 2. Оценить полноту данных по состояниям различных диагностических признаков для видов рода *Aedes* фауны бывшего СССР, а также подродов рода *Aedes* мировой фауны. 3. Разработать и внедрить сочетание методов растровой электронной (РЭМ) и световой микроскопии (СвМ) в практику поиска новых диагностических признаков, особенно видового уровня. 4. Исследовать методами РЭМ и СвМ строение 3-го и 4-го члеников усиков самок, а также строение и расположение чешуек на крыльях. Оценить возможную диагностическую ценность признаков данных структур. 5. Исследовать методами РЭМ и СвМ объемную конфигурацию генитального аппарата самцов. Дать новую трактовку диагностических признаков данных структур с учетом полученных результатов об их трехмерной форме.

Научная новизна. Впервые для определения видов рода *Aedes* использовалось сочетание методов РЭМ и СвМ. Благодаря данной методике составлены оригинальные описания строения 3-го и 4-го члеников усиков самок 50 видов рода *Aedes* из 7 подродов. Впервые для диагностики видов рода *Aedes* использовались признаки формы и хетотаксии 3-го и 4-го члеников усиков самок, благодаря чему найдены различия в строении данных структур между под родами *Aedes*, *Aedimorphus* Theobald, 1903 и *Ochlerotatus* Lynch Arribalzaga, 1891 рода *Aedes*, а также некоторыми видами внутри данных подродов. Впервые для диагностики комаров сем. Culicidae Billbergh, 1820 использовались такие признаки хетотаксии костального края крыла, как форма и положение чешуек, а также число ребер на них. На основании оригинальных сравнительно-морфологических разработок методами РЭМ составлены характеристики чешуек крыльев для 5 видов рода *Aedes* из разных подродов и указаны признаки, различающие их. Применяя методы РЭМ и используя специальную подготовку объекта, детально описана реальная трехмерная форма генитального аппарата самцов подрода *Ochlerotatus*, признаки которой впервые использовались для диагностики 28 видов рода *Aedes*. Обнаружены дополнительные диагностические признаки строения класпетов, базальной бородавки коксита, лопастей 9-го тергита, в результате чего предложена уточненная определительная таблица самцов видов рода *Aedes* фауны Северо-Запада европейской части России.

Теоретическая и практическая ценность работы. Теоретический интерес представляют оригинальные исследования трехмерной формы ряда структур тела комаров. Результаты исследования 3-го и 4-го члеников усиков самок демонстрируют сложность организации данных структур и высокое разнообразие их строения даже в пределах рода *Aedes*. Показанные различия в восприятии объемной формы генитального аппарата самцов и проекций его контуров на плоскость свидетельствуют о том, что строение ряда структур гениталий самцов трактовалось не всегда корректно. Полученные данные о реальной трехмерной форме не только позволят во многом уточнить строение гениталий самцов сем. Culicidae, но, возможно, также будут предпосылкой к переисследованию строения генитального аппарата методами РЭМ у других насекомых.

Практическая ценность исследования заключается в том, что полученные данные можно использовать для определения видов рода *Aedes*, к которому относятся многочисленные кровососы и переносчики возбудителей заболеваний человека и домашних животных. По ключу, составленному в результате

работы, можно определить самцов 28 видов рода *Aedes*, распространенных на территории Северо-Запада европейской части России, более достоверно, нежели используя определительные таблицы, приведенные в литературе (Гуевич, Дубицкий, 1981; Becker et al., 2003).

Публикации и апробации работы. По теме диссертации опубликованы 3 статьи и тезисы 2 докладов. Основные положения диссертации докладывались и обсуждались на чтениях Паразитологического Общества при РАН (Санкт-Петербург, 2005 г.), отчетной сессии Зоологического института РАН (С.-Петербург, 2005 г.) и на I Всероссийском совещании по кровососущим насекомым (С.-Петербург, 2006 г.), а также на семинарах Лаборатории паразитологии ЗИН РАН.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из Введения, 6 глав, Выводов, Списка литературы (содержащего 139 работ, 95 из которых на иностранных языках) и Приложения. Работа изложена на 267 страницах машинописного текста (из них 150 страниц основного текста), содержит 151 иллюстрацию (40 страниц) и 22 таблицы.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. Материалы и методы

В ходе работы использовались материалы фондовой коллекции ЗИН РАН (наколотые комары, бальзамные микропрепараты головы и гениталий самцов), а также собственные сборы (экземпляры, фиксированные в 70% водном растворе этилового спирта). Всего для морфологических исследований было использовано более 1000 экз., принадлежащих к 60 видам сем. Culicidae. Усики самок комаров исследованы у 600 экз., относящихся к 55 видам сем. Culicidae (в том числе 50 видов рода *Aedes*). Чешуйки крыла изучены у 50 экз., принадлежащих к 10 видам сем. Culicidae, из них 6 относятся к роду *Aedes*. Генитальный аппарат самцов изучен у 35 видов рода *Aedes* (свыше 350 экз.).

В ходе морфологических исследований нами применялись методы РЭМ, совместимой с компьютером: использовался растровый электронный микроскоп «Hitachi S-570», из которого изображение объекта передавалось на персональный компьютер. Для того чтобы покровы тела комаров не деформировались при усыхании на воздухе, применялась подготовка объектов в углекислоте методом сушки в «критической точке». В сочетании с методами РЭМ также использовалась СвМ. РЭМ позволяет изучить признаки трехмерной формы микроструктур и их расположение относительно друг друга. СвМ применялась для исследования строения плоских полупрозрачных структур.

Изображение со светового микроскопа («Laboval 4», «Leica 9» и «Leica DM5000B») передавалось на персональный компьютер «Pentium IV» или «Core™2» посредством видеокамер «Panasonic WV-PB330/GE», «Panasonic WV-CP460», «Cannon Coolpix 4500» или «Leica DFC320». Полученные изображения обрабатывались графическими редакторами «Corel Photo-Paint 9» и «Corel Draw 9».

## **ГЛАВА 2. Общая характеристика кровососущих комаров**

Глава составлена на основе многочисленных литературных данных по систематике, морфологии, распространению, образу жизни и медицинскому значению кровососущих комаров. Приводится общая характеристика комаров сем. Culicidae в целом, отдельно рассмотрены особенности видов рода *Aedes*.

**2.1. История изучения кровососущих комаров.** Как в прошлом, так и в настоящее время кровососущие комары привлекают внимание исследователей во многих странах мира. В связи с огромным числом публикаций по комарам в главе упоминаются лишь важнейшие работы по морфологии (Swammerdam, 1737; Dufour, 1850; Hogg, 1854; Mayer, 1874; Schinder, 1878; Meinert, 1886; Raschke, 1887; Штакельберг, 1937; Мончадский, 1951; Гуцевич и др., 1970) и систематике сем. Culicidae (Fabricius, 1805; Meigen, 1818; Theobald, 1901, 1902, 1903, 1907, 1910).

**2.2. Морфология имаго.** Описывается внешнее строение головы, груди и брюшка комаров сем. Culicidae. Приводятся признаки структур, используемых для определения родов и видов. Отдельно изложена характеристика морфологии видов рода *Aedes*, которая показывает, что данный род не имеет апоморфий и отличается от видов других родов сем. Culicidae только совокупностью признаков. Так, например, на груди взрослых особей рода *Aedes* имеются задыхальцевые щетинки (кроме представителей подрода *Kompia* Aitken, 1941), дыхальцевые щетинки отсутствуют. Основание тазика задних ног расположено ниже верхнего края мерона [кроме *Aedes (Stegomyia) desmotes* (Giles, 1904)]. Самцы с разными по размеру коготками на лапке передних ног [кроме *Aedes (Indusius) pulverulentus* Edwards, 1922].

**2.3. Характеристика преимагинальных стадий.** Излагается краткая морфологическая характеристика яйца, личинки и куколки комаров сем. Culicidae. Показано, что актуальна для диагностики только личиночная фаза, определение комаров в фазе яйца и куколки проводится в редких случаях. Род *Aedes* также не имеет апоморфий в фазе яйца, личинки и кукол-

ки, отличается от видов других родов сем. Culicidae только совокупностью признаков строения 8-го членика брюшка и хетотаксии головы личинки.

#### **2.4. Таксономический состав и филогения кровососущих комаров**

**2.4.1. Сем. Culicidae.** Кровососущие комары (сем. Culicidae) - семейство длинноусых двукрылых, насчитывающее 3664 вида. В главе рассматриваются классификации сем. Culicidae (Edwards, 1932; Belkin, 1962; Reinert, 2001). Излагаются представления о филогении сем. Culicidae ряда исследователей (Qu, Qian, 1993; Harbach, Kitching, 1998).

**2.4.2. Род *Aedes*.** Таксономический состав рода *Aedes* остается спорным. Согласно первоописанию, данный род включал лишь виды, самцы и самки которых обладают сильно укороченными челюстными щупиками (Meigen, 1818). Позднее различные авторы (например: Dyar, Knab, 1906; Edwards, 1932) расширяли его объем или, напротив, его сужали (Reinert, 2000; Reinert et al., 2004, 2006). В связи с этим во многом менялась и морфологическая характеристика рода. В настоящей работе род *Aedes* рассматривается в широком смысле, включая все подроды родов *Aedes*, *Ochlerotatus* (sensu Reinert, 2000) и *Verrallina* Theobald, 1903 (sensu Reinert, 1999), а также род *Ayurakitia* Thurman, 1954. Таким образом, всего род *Aedes* включает 55 подродов и 1049 видов в мировой фауне.

**2.5. Биология.** Кровососущие комары - насекомые с полным превращением, их развитие проходит четыре фазы: яйцо, личинку, куколку и имаго. Личинка и куколка облигатно водные, имаго всегда ведет наземный образ жизни, как правило, во влажных биотопах. В главе описываются особенности образа жизни всех фаз жизненного цикла комаров сем. Culicidae и особенности биологии видов рода *Aedes*. В целом образ жизни комаров рода *Aedes* разнообразен, но обычно самки откладывают яйца одиночно, последние нередко диапаузируют и устойчивы к высыханию.

**2.6. Распространение.** Кровососущие комары распространены всесветно, обитают на всех континентах Земного шара и многих островах, за исключением полярных регионов. Наибольшее видовое разнообразие сем. Culicidae характерно для Неотропической зоогеографической области, а также Индо-Малайской и Афротропической областей. Нами проанализированы литературные данные о распространении комаров сем. Culicidae Палеарктики, Индо-Малайской, Афротропической и Неарктической областей. В результате впервые составлена таблица, в которой указаны находки каждого из 1686 видов сем. Culicidae в 17 зоогеографических подобластях Голарктики, Индо-Малайской и Афротропической областей Земного шара. Получены материалы

о видовом разнообразии кровососущих комаров на территории различных подобластей Палеарктики, а также смежных с ней зоогеографических областей.

**2.7. Практическое значение.** Значение кровососущих комаров для человека велико: многие виды семейства питаются кровью человека и домашних животных, некоторые комары переносят при этом возбудителей опасных заболеваний. Большинство таких болезней характерно для стран экваториального и тропического поясов (например, филяриатозы, желтая лихорадка, денге); в умеренном поясе отмечены малярия и комариные энцефалиты. В главе рассматриваются основные группы болезней, возбудителей которых распространяют комары сем. Culicidae, а также виды комаров, известные как активные кровососы или переносчики возбудителей заболеваний человека и домашних животных на территории Северо-Запада европейской части России.

### **ГЛАВА 3. Классификатор и матрицы диагностических признаков видов рода *Aedes***

Впервые составлен классификатор признаков скелетных структур имаго и построены матрицы признаков для подродов и видов рода *Aedes*. При подготовке данного раздела нами были проанализированы работы по морфологии видов рода *Aedes* (Edwards, 1932; Штакельберг, 1937; Marshall, 1938; Рубцов, 1951, 1953; Carpenter, LaCasse, 1955; Snodgrass, 1957; Belkin, 1962; Маслов, 1967; Гуцевич и др., 1970; Knight, Laffoon, 1971; Wood, 1991; Sinclair, 2000; Becker et al., 2003).

**3.1. Классификатор диагностических признаков** скелетных структур имаго составлен с целью инвентаризации диагностических признаков видов рода *Aedes*, а также представляет собой основу матрицы признаков. Классификатор имеет вид таблицы, в которой название каждого элемента скелета связано с его признаками и их состояниями. Названия всех элементов скелета иерархически соподчинены друг другу и ранжированы при помощи двухзначного кода.

Классификатор включает 363 валидных названий скелетных структур и 46 их синонимов, которые используются для описания внешнего строения тела кровососущих комаров. Из них большая часть (210 названий, или 53%) относится к грудной тагме, остальные - к голове (89 названий, или 21%) и брюшку (105, или 26%). Около трети от всех названий скелетных структур



(138) характеризует элементы хетотаксии, главным образом, щетинки и чешуйки.

**3.2. Матрицы диагностических признаков** показывают распределение состояний каждого признака у разных подродов и видов. Впервые построены матрица видов рода *Aedes* фауны бывшего СССР и подродов мировой фауны.

В матрице диагностических признаков подродов рода *Aedes* мировой фауны используется 78 морфологических признаков скелетных структур. Их состояния указаны для 21 подрода по данным определительных таблиц и описаний подродов (Edwards, 1932; Belkin, 1962; Reinert, 2000).

Матрица диагностических признаков видов рода *Aedes* фауны бывшего СССР содержит 301 признак скелетных структур, используемых в классификаторе. Нами проанализировано распределение этих признаков у 64 видов рода *Aedes* из 7 подродов.

**3.3. Результаты анализа литературных данных по диагностическим признакам.** Впервые показано, что имеется лишь немного признаков, состояния которых известны для всех видов рода *Aedes* фауны бывшего СССР. Состояния только 9% от общего числа признаков матрицы видов рода *Aedes* фауны России указаны для всех видов или большей части (не менее 90%). Среди таких признаков некоторые описывают хетотаксию головы и грудного отдела (наличие и количество волосков на затылке, расположение чешуек на щупиках и окраска чешуек на члениках лапки) и соотношения размеров структур тела (длин хоботка, члеников усиков и щупиков у самца и самки, а также отношение длины голени передних ног к длине хоботка). Несколько признаков относится к генитальному аппарату самца (наличие вершинной и базальной бородавок, класпетов, а также придатка и дополнительной ветви стилия; расположение стилия на коксите и придатка стилия на стиле).

Большая часть выше перечисленных признаков располагалась в начале определительных таблиц, по ним разграничивались подроды (признаки гениталий самца, отношение длин щупиков и хоботка у самца) или группы видов (окраска чешуек на члениках лапки). Состояния этих признаков хорошо видны на сухих коллекционных экземплярах или на бальзамных микропрепаратах. Некоторые признаки присутствовали в описании каждого вида (например, отношения длин хоботка, члеников усиков и щупиков у самки).

В матрице диагностических признаков подродов мировой фауны 42% от общего числа признаков характеризуют генитальный аппарат самцов. Это связано с тем, что значение структур данного комплекса важно для подро-

вой классификации рода *Aedes*. 37% от общего числа признаков матрицы описывают строение и расположение элементов хетотаксии на теле комаров. Из 78 признаков, используемых для диагностики подродов, почти полные ряды состояний имеются у 16 (21%). Из них около половины характеризуют хетотаксию головы и груди (расположение, форма и окраска чешуек, расположение щетинок).

#### **ГЛАВА 4. Признаки головы: строение 3-го и 4-го члеников усиков самок комаров рода *Aedes***

Вследствие фрагментарности данных матрицы признаков видов рода *Aedes* фауны бывшего СССР мы попытались ее дополнить, исследовав такие структуры, как усики самок. Лишь немногие признаки усиков использовались для определения комаров сем. Culicidae при изучении бальзамных микропрепаратах головы самок (Гуцевич, 1974).

В главе приводится общая характеристика строения усиков самок и исследуемые нами признаки, а также характеризуется степень изменчивости данных признаков. Для оценки пригодности признака исследовалась внутривидовая изменчивость на выборках особей нескольких видов из разных частей ареала (главным образом, на территории бывшего СССР). Если изучаемый признак обладал малой внутривидовой изменчивостью, он исследовался у разных видов рода *Aedes*.

##### **4.1. Общая характеристика строения усиков комаров рода *Aedes***

На основании оригинальных исследований описывается строение усиков самок рода *Aedes*, наиболее детально характеризуются 3-й и 4-й членики (рис. 1). Показано, что 3-й членик усиков больше остальных члеников жгутика, немного отличается от них по форме и хетотаксии. 4-й членик усиков имеет сходное строение со всеми последующими члениками, кроме 2 апикальных.

**4.2. Внутривидовая изменчивость признаков строения 3-го и 4-го члеников усиков** впервые изучена у самок 7 видов рода *Aedes* — *A. (Aedes) cinereus* Meigen, 1818, *A. (A.) esoensis* Yamada, 1921, *A. (A.) rossicus* Dolbeshkin, Goritzkaja et Mitrofanova, 1930, *A. (Ochlerotatus) caspius* (Pallas, 1771), *A. (O.) dorsalis* (Meigen, 1830), *A. (O.) stramineus* Dubitzkij, 1970 *m A. (Aedimorphus) vexans* (Meigen, 1830). Нами исследованы следующие признаки 3-го и 4-го члеников усиков: 1) форма членика (место положения наиболее широкой части 3-го и 4-го члеников, степень суженности основания, степень изогнутости членика, наличие перетяжек и выступов); 2) отношение ширины

членика к его длине (3-го и 4-го); 3) отношение длины 3-го членика к длине 4-го; 4) хетотаксия 3-го и 4-го члеников, т.е. количество и расположение сенсилл и чешуек на члениках усиков, а также соотношение длин наиболее крупных хетоидных сенсилл и длины членика.

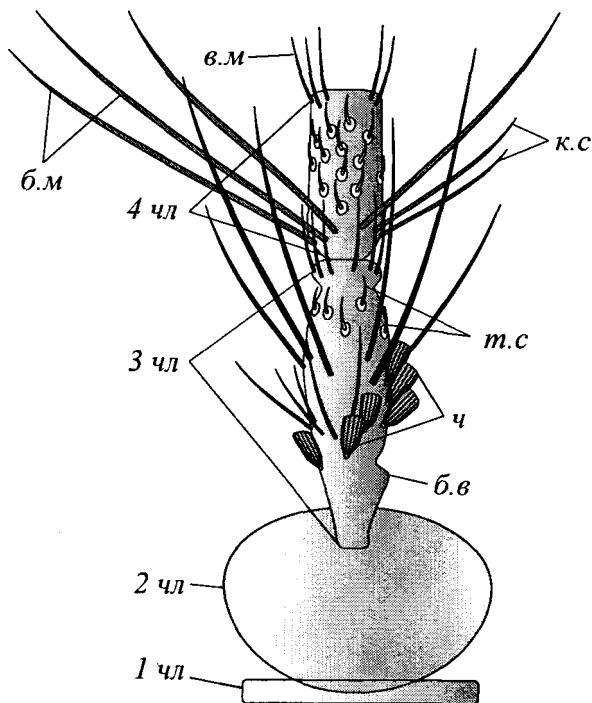


Рис. 1. *Aedes* Meigen. 1-4 членики усиков самок.

Обозначения: 1-4 чл - 1-4-й членики, б.в - базальный выступ, т.с - трихоидные сенсиллы, ч - чешуйки; хетоидные сенсиллы: б.м - базальная мутовка, в.м - верхинная мутовка, к.с - короткие сенсиллы базальной мутовки.

#### **4.3. Строение 3-го и 4-го члеников усиков в под родах рода *Aedes***

Описывается форма и хетотаксия 3-го и 4-го члеников усиков у 6 видов из подрода *Finlaya* Theobald, 1903, 4 видов подрода *Stegomyia* Theobald, 1901 и у 9 видов подрода *Ochlerotatus*.

**4.4. Строение 3-го и 4-го члеников усиков в других родах сем. *Cuicidae***. Изучены признаки формы и хетотаксии 3-го и 4-го члеников усиков у видов *Anopheles maculipennis* Meigen, 1818, *Coquillettidia richiardii* (Ficalbi, 1889), *Culiseta annulata* (Schrank, 1776) и *Culex pipiens* Linnaeus, 1758.

#### **4.5. Результаты исследования признаков головы видов рода *Aedes***

Впервые охарактеризована внутривидовая изменчивость структур 3-го и 4-го члеников усиков у видов рода *Aedes*. Выделены признаки, характеризующиеся относительной стабильностью (внутри каждого из исследованных нами вида), и признаки, обладающие более высокой изменчивостью. Наиболее стабильными оказались следующие 4 признака 3-го и 4-го члеников усиков: степень суженности основания 3-го членика, изогнутость 3-го членика, расположение на 3-м членике хетоидных сенсилл и чешуек, количество укороченных хетоидных сенсилл базальной мутовки 4-го членика. Эти признаки могут быть рекомендованы для определения видов рода *Aedes*. Например, *Aedes caspius* отличается от *A. vexans*, *A. cinereus*, *A. esoensis* и *A. rossicus* слабо суженным основанием 3-го членика, а *A. cinereus*, *A. caspius* и *A. vexans* различаются по числу укороченных хетоидных сенсилл базальной мутовки 4-го членика (их 2 у *A. caspius* и *A. vexans*, а у *A. cinereus* — только 1). Такие признаки, как положение наиболее широкой части членика относительно основания, наличие вершинного утолщения и базального выступа, а также степень неровности поверхности 3-го членика, обладают более высокой внутривидовой изменчивостью. Эти признаки могут использоваться лишь в качестве вспомогательных для определения ряда видов. Так, у *Aedes cinereus*, *A. esoensis* и *A. rossicus* 3-й членик правильной цилиндрической формы, у *A. caspius* — часто расширенный в средней части, а у *A. vexans* встречаются оба типа строения. Впервые описана изменчивость количественных признаков: числа щетинок и чешуек на 3-м и 4-м члениках усиков. У некоторых видов количество элементов хетотаксии варьирует в небольших пределах, у других изменчивость больше. Например, у вершины 3-го членика *Aedes vexans*, *A. esoensis* и *A. rossicus* расположено от 8 до 10 щетинок, а у *A. cinereus*, *A. caspius* и *A. dorsalis* — от 4 до 10. Меньше варьирует количество трихонидных сенсилл на 3-м членике: их от 3 до 5 у *Aedes rossicus* и *A. vexans nipponii* (Theobald, 1907), у всех остальных изученных видов — от 3 до 7. Наиболее постоянным оказалось число длинных хетоидных сенсилл 3-го членика: 5-6 у *Aedes vexans*; 6-7 у *A. cinereus*, *A. caspius* и *A. dorsalis*; 8-9 у *A. esoensis* и *A. rossicus*.

Впервые отмечены признаки усиков самок, характеризующие подроды или отдельные виды рода *Aedes*. Например, форма 3-го членика усиков (изогнутость, степень суженности основания, степень утолщенности вершины) и его хетотаксия (расположение сенсилл и чешуек, количество хетоидных сенсилл у вершины членика, количество трихонидных сенсилл) описывают

подроды *Aedes*, *Aedimorphus* и *Ochlerotatus* рода *Aedes*. Признаками, различающими близкие виды, оказались некоторые элементы хетотаксии. *Aedes cinereus*, *A. rossicus* и *A. esoensis* отличаются друг от друга по числу хетоидных сенсилл и чешуек на 3-м членике. Так, у *Aedes rossicus* общее число хетоидных сенсилл от 17 до 19, а у *A. cinereus* и *A. esoensis* - 20-25; у вершины 3-го членика *A. rossicus* расположено 5-6 сенсилл, тогда как у *A. cinereus* и *A. esoensis* их 8-10. Значительно меньше на 3-м членике усиков *Aedes rossicus* и чешуек (только 8), у двух других видов их 15-20. Близкие виды группы «*caspius*» (*Aedes caspius*, *A. dorsalis* и *A. stramineus*) различаются по размеру укороченных хетоидных сенсилл базальной мутовки 4-го членика. У *Aedes stramineus* обе укороченные сенсиллы превосходят длину 4-го членика, тогда как у *A. caspius*, *A. dorsalis* одна из сенсилл короче членика.

Помимо видов рода *Aedes* детально исследованы усики видов из родов *Anopheles* Meigen, 1818, *Culiseta* Felt, 1904, *Coquillettidia* Dyar, 1905 и *Culex* Linnaeus, 1758. Впервые отмечено, что на 3-м и 4-м члениках усиков изученных представителей имеется ряд особенностей. Например, у *Anopheles maculipennis* длина 3-го членика усиков в 2 раза превосходит длину 4-го, тогда как у всех других изученных видов 3-й членик был длиннее 4-го примерно в 1.2-1.7 раз. У вида *Coquillettidia richiardii* чешуйки образуют полное кольцо, опоясывающее 3-й членик усиков. Также чешуйки особей данного вида относительно более широкие, чем у всех других исследованных нами представителей сем. Culicidae.

Таким образом, исследование диагностических признаков головы комаров рода *Aedes* (Гуцевич, 1972, 1974; Халин, 2005) показало, что строение усиков самок крайне разнообразно, вследствие чего может быть использовано для определения видов. Однако, чтобы корректно использовать данные признаки в качестве диагностических, необходимо оценить степень их внутривидовой изменчивости у таких малоизученных в настоящее время видов, как *Aedes rossicus*, *A. esoensis*, *A. stramineus* и некоторых других.

## **ГЛАВА 5. Признаки грудного отдела:**

### **строение чешуек крыльев комаров рода *Aedes***

Признаки чешуек крыльев, в отличие от таковых плейритов и тергитов груди, редко применялись для диагностики видов рода *Aedes*. Например, взаимное расположение светлых и темных чешуек на крыльях комаров использовалось в определительных таблицах видов рода *Aedes* (Гуцевич, Дубицкий, 1981). Сочетая методы РЭМ и СвМ, нами были изучены чешуйки

крыльев самок видов - представителей разных подродов рода *Aedes*, а также некоторых других представителей сем. Culicidae.

**5.1. Общая характеристика расположения и строения чешуек на крыльях комаров.** Крылья комаров равномерно покрыты мелкими выростами кутикулы - микротрихиями; чешуйки расположены только на жилках крыла. В нашей работе используется классификация чешуек, предложенная Масловым (1967). Согласно ей на крыльях кровососущих комаров имеются чешуйки двух основных типов - листовидные и веретенovidные. Листовидные чешуйки подразделяются на узко- и широколистovidные.

Нами изучались листовидные чешуйки на костальном крае крыла у основания и середины, а также веретенovidные чешуйки заднего края у жилок  $M_3$ ,  $Cu$  и  $A$ . Впервые исследованы следующие признаки чешуек комаров рода *Aedes*: 1) тип чешуек (широко-, узколистovidные, веретенovidные, 2) форма заднего края (прямой или округлый); 3) количество продольных ребер; 4) положение чешуйки на поверхности крыла (прилегающие или торчащие). Чешуйки условно считались прилегающими, если они образуют небольшой угол (5-20°) с плоскостью крыла; торчащими - если данный угол больше (20-70°).

**5.2. Строение чешуек на костальном крае крыла.** Применяя методы РЭМ, мы впервые получили сравнительные данные по строению и расположению чешуек, расположенных на костальном крае крыла у *Aedes (Aedes) cinereus*, *A. (Aedimorphus) vexans*, *A. (Finlaya) geniculatus* (Olivier, 1791), *A. (Ochlerotatus) communis* и *A. (Stegomyia) flavopictus* Yamada, 1921.

**5.3. Строение чешуек на заднем крае крыла.** Чешуйки, расположенные на заднем крае крыла нами изучены у 5 вышеперечисленных видов рода *Aedes*, а также у *Aedes (Ochlerotatus) cantans* (Meigen, 1818) и у 4 видов из других родов сем. Culicidae (*Anopheles maculipennis*, *Culiseta annulata*, *Coquillettia richiardii* и *Culex pipiens*).

#### **5.4. Результаты исследования признаков груди видов рода *Aedes***

Впервые показано, что виды из разных подродов рода *Aedes* различаются по форме и расположению чешуек переднего края крыла. В то же время строение чешуек заднего края крыла одинаково у всех исследованных нами видов сем. Culicidae. В разделе указываются различия между видами из разных подродов по строению чешуек костального края крыла. Так, впервые отмечено, что около основания на переднем крае крыла *Aedes (Aedes) cinereus* расположены большей частью широколистovidные чешуйки со слабо скругленным задним краем и, как правило, 8-10 продольными ребрами. У *Aedes*

(*Stegomyia flavopictus* на том же участке крыла находятся узколистовидные чешуйки со слабо округлым задним краем и 10-11 продольными ребрами.

## **ГЛАВА 6. Признаки брюшка: строение**

### **генитального аппарата самцов комаров рода *Aedes***

#### **6.1. Актуальность изучения структур гениталий самцов**

Генитальный аппарат самцов - сложный комплекс структур, признаки строения которого используются для точной диагностики видов комаров рода *Aedes*. Вместе с тем при сравнении различных описаний и рисунков гениталий самцов одного и того же вида обнаруживаются противоречия, касающиеся и признаков, имеющих первостепенное значение для определения видов. Сопоставление литературных данных показало значительные терминологические различия в обозначении структур генитального аппарата самцов. В связи с этим нами проанализированы литературные данные по морфологии гениталий самцов сем. Culicidae, а также, сочетая методы РЭМ и СвМ, детально исследовано трехмерное строение генитального комплекса.

**6.2. О названиях структур генитального аппарата самцов комаров сем. Culicidae.** Согласно различных теорий происхождения структур генитального аппарата самцов (например, из новообразований или гомологов грудных конечностей), разные авторы давали структурам генитального комплекса кровососущих комаров свои названия. Появившиеся многочисленные синонимичные названия внесли беспорядок в терминологию. Кроме того, строение генитального аппарата самцов в различных родах сем. Culicidae характеризуется сложностью и большим разнообразием. В связи с этим гомология таких структур, как, например, класпеты, до настоящего времени не установлена.

**6.3. Общая характеристика строения генитального аппарата самцов комаров сем. Culicidae и подрода *Ochlerotatus*.** Приводятся названия основных структур гениталий самцов сем. Culicidae, используемые разными авторами, в том числе рекомендуемые руководством двукрылых Палеарктики (Sinclair, 2000). Также на основе анализа литературных данных описываются особенности строения структур генитального аппарата, в том числе поворот последних члеников брюшка на 180° (Edwards, 1932; Штакельберг, 1937; Marshall, 1938; Рубцов, 1951, 1953; Carpenter, LaCasse, 1955; Snodgrass, 1957; Belkin, 1962; Маслов, 1967; Гуцевич и др., 1970; Knight, Laffoon, 1971; Wood, 1991; Becker et al., 2003).

**6.4. Особенности строения гениталий самцов комаров подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*.** Рассмотрены особенности гениталий самцов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*. Данный подрод на территории России наиболее многочисленный как по количеству видов, так и по числу нападающих на человека особей в природных условиях. К главным отличительным признакам гениталий самцов подрода *Ochlerotatus* (Edwards, 1932; Штакельберг, 1937; Belkin, 1962; Mohrig, 1969; Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2003) относятся наличие класпетов, разделенных на крыло и ствол, и присутствие на коксите более или менее выраженных базальной и вершинной бородавок.

#### **6.5. Результаты исследования строения гениталий самцов**

Впервые описывается реальная трехмерная конфигурация коксита, стилия, класпетов, 9-го тергита и стернита, эдеагуса и проктигера у видов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*. Глава составлена на основе оригинальных исследований методами РЭМ и СвМ. Сложная форма структур гениталий самцов трудна для исследования под СвМ, методы РЭМ в данном случае оказываются более результативными.

Сочетая методы РЭМ и СвМ, у 25 видов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes* впервые была установлена естественная, то есть без элементов артефактов, форма коксита, включая все его основные выступы, лопасти и выемки (рис. 2). У *Aedes communis*, *A. punctor*, *A. caspius*, *A. cantans* (Meigen, 1818), *A. dianiaus* строение данной структуры было изучено наиболее подробно, при этом нами применялась просушка объекта методом «критической точки». Благодаря такому способу подготовки удалось свести к минимуму деформацию тонкой кутикулы коксита, которая происходит при высыхании на воздухе. Коксит у комаров подрода *Ochlerotatus* (рис. 2) отдаленно напоминает сильно удлинённый эллипсоид, в большей или меньшей степени изогнутый и несущий продольную вырезку. Для удобства описания данной структуры нами были условно выделены 4 части поверхности коксита: дорсальная (нижняя), вентральная (верхняя), наружная и внутренняя (рис. 2). Дорсальная, вентральная и наружная поверхности более или менее ровные, не несут отчетливо выраженных лопастей или выступов. Поверхность коксита равномерно покрыта микротрихиями, также на ней располагаются щетинки различной длины и на наружной поверхности чешуйки. Внутренняя поверхность разделена продольной вырезкой на дорсальную и вентральную части. Вырезка представляет собой мембранозный участок, имеющий различную ширину. Так, у *Aedes communis* она сравнительно широкая, у *A. caspius* - более узкая. В проксимальной и срединной части коксита вырезка проходит



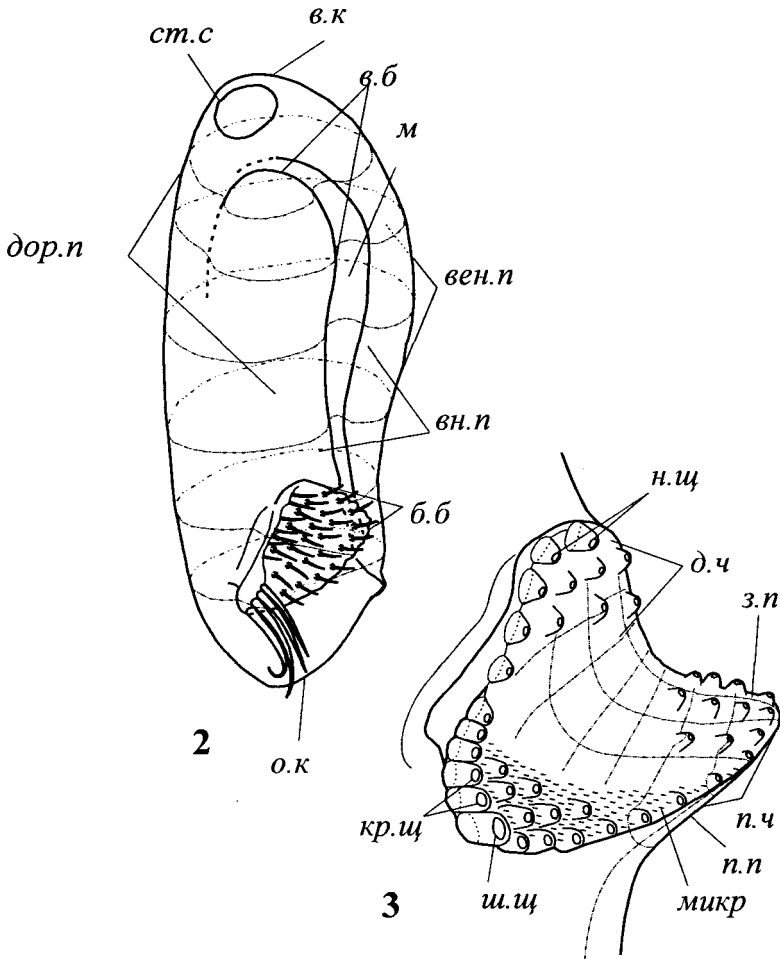


Рис. 2-3. *Aedes punctor* (Kirby), гениталий самца снизу-сзади-изнутри, схема. 2 - коксит; 3 - базальная бородавка коксита.

Обозначения: б.б - базальная бородавка коксита; в.б - вершинная бородавка коксита; вен п, вн п и дор.п - вентральная, внутренняя и дорсальная поверхности коксита; в.к - вершина коксита; д.ч — дистальная часть бородавки; з.п - задняя поверхность бородавки; кр.щ - крупные щетинки; м - мембрана на внутренней поверхности коксита; микро - микротрихии; н.щ - небольшие щетинки; о.к - основание коксита; п.п — передняя поверхность бородавки; п.ч — проксимальная часть бородавки; ст.с — место сочленения коксита со стилем; ш.щ - шиловидная щетинка базальной бородавки.

ближе к его вентральной части, у дистального края плавно изгибается дорсально. Таким образом, дистальный край дорсальной части внутренней поверхности коксита формирует лопасть — вершинную бородавку. При этом вершинная бородавка может иметь форму хорошо заметного выступа (например, у *Aedes diantaeus*, *A. cantans*, *A. communis* и *A. punctor*) или только складки (у *A. caspius*). Вершинная бородавка весьма различно выглядит под разными углами обзора, что важно учитывать при использовании данного признака в качестве диагностического.

У основания коксита на его внутренней поверхности у представителей подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes* расположен выступ более или менее сложной формы - базальная бородавка (рис. 3). Форма базальной бородавки существенно различается у видов, изученных нами, однако основной план строения для некоторых изученных нами видов остается сходным. Впервые детально описывается трехмерная форма базальной бородавки коксита *Aedes caspius*, *A. punctor*, *A. communis*, *A. cantans*, *A. diantaeus*, *A. sticticus* (Meigen, 1838), *A. excrucians* (Walker, 1856), *A. behningi* Martini, 1926 и *A. flavescens* (Muller, 1764).

Строение стила, дистального членика вальв, у комаров подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes* характеризуется высокой консервативностью, поэтому его строение мало используется для диагностики видов. У всех изученных нами представителей подрода *Ochlerotatus* стиль имел форму удлинённого конусовидного серповидно изогнутого образования.

Класспеты у всех комаров подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes* сочленены с 9-м стернитом брюшка и состоят из проксимальной части - стволика, дистальной - крыла. Строение данных структур существенно различается у разных видов подрода, в связи с чем признаки класспетов играют важную роль для определения видов. У многих изученных нами представителей подрода *Ochlerotatus* стволик класспета удлинённо цилиндрической формы, обычно немного суженный к вершине, в различной степени изогнутый таким образом, что его дистальная часть направлена дорсально. Крыло класспета у данных видов представляет собой более или менее удлинённый придаток, уплощенный с боков.

Такая, на первый взгляд, сравнительно просто устроенная структура, как крыло класспета, оказывается сложной для исследования методами СвМ. При рассмотрении генитального аппарата различных видов под РЭМ снизу, сбоку и сзади впервые охарактеризовано реальное строение крыла класспетов *Aedes caspius*, *A. dorsalis*, *A. communis*, *A. cataphylla* Dyar, 1916, *A. leucomelas* (Mei-

gen, 1804), *A. punctor*, *A. cantans*, *A. annulipes* (Meigen, 1830), *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. behningi*, *A. cyprius* Ludlow, 1920, *A. euedes* Howard, Dyar et Knab, 1913, *A. mercurator* Dyar, 1920, *A. pullatus* (Coquillett, 1904), *A. simanini* Gutzevich, 1966, *A. sticticus*, *A. diantaeus*, *A. intrudens* Dyar, 1919 и *A. stramineus*. Впервые указаны различия в трехмерной форме крыла класпета перечисленных выше видов, а также элементы объемной конфигурации класпетов, затрудняющие изучение генитального аппарата под СвМ особенно на постоянных бальзамных микропрепаратах.

Структуры, расположенные позади 9-го сегмента брюшка, у комаров сем. Culicidae формируют более или менее компактное образование - проктигер. Он представлен главным образом элементами 10-го сегмента брюшка. У таких видов подрода *Ochlerotatus*, как *Aedes caspius*, *A. dorsalis*, *A. communis*, *A. cataphylla*, *A. leucomelas*, *A. punctor*, *A. cantans*, *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. behningi*, *A. cyprius*, *A. euedes*, *A. mercurator*, *A. pullatus*, *A. simanini*, *A. sticticus* и *A. stramineus*, проктигер имеет вид парных крючководных сильно склеротизованных образований, изогнутые концы которых направлены дорсально. При рассмотрении генитального аппарата данных видов снизу проктигер имеет более или менее конусовидную форму, сбоку - крючководную. На дорсальных и отчасти наружных поверхностях каждой из крючководных структур проктигера имеются небольшие мембранозные участки, также присутствует более крупный центральный мембранозный отдел, расположенный позади лопастей 9-го тергита. В главе также указываются отличия строения проктигера *Aedes diantaeus* от выше перечисленных видов подрода *Ochlerotatus*, а также результаты деформации проктигера, которые происходят при изготовлении бальзамных микропрепаратов.

**6.6. Определительная таблица видов рода *Aedes* фауны Северо-Запада России по гениталиям самцов.** Применяя оригинальные данные о трехмерной форме генитального аппарата самцов рода *Aedes*, нам удалось скорректировать имеющиеся в литературе определительные таблицы видов данного рода (Гуцевич, Дубицкий, 1981; Mohrig, 1969; Becker et al., 2003). Полученные материалы стали основой составленной определительной таблицы для 28 видов рода *Aedes* из 5 подродов, характерных для фауны Северо-Запада европейской части России. Для некоторых трудно различимых видов рода *Aedes* приводятся замечания по диагностике, обнаруженные нами и указанные в литературных источниках (например: Carpenter, LaCasse, 1955; Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2003).

### **6.7. Обсуждение признаков гениталий самцов видов рода *Aedes***

Проведенный нами анализ литературных данных по морфологии гениталий самцов сем. Culicidae показал, что для ряда структур данного комплекса имеются синонимичные названия, также существуют некоторые омонимы. Большое число дублирующих названий усложняет терминологию структур гениталий самцов и мешает работе специалистов, а также определению видов широким кругом исследователей. В связи с этим нами была унифицирована терминология частей генитального аппарата самцов кровососущих комаров, в том числе элементов хетотаксии.

Исследование гениталий самцов рода *Aedes* проводилось с целью установить их реальную трехмерную конфигурацию. Как выяснилось, она во многом отличалась от изображений, сделанных в результате изучения бальзамных микропрепаратов. Применение РЭМ для изучения генитального аппарата самцов показало, что некоторые структуры имеют более сложное строение, чем это представлялось при исследовании методами СвМ. Основными преимуществами электронного микроскопа оказались не столько высокие увеличения (нами главным образом использовались  $\times 500-1000$ ), как возможность увидеть трехмерную форму объекта без существенных искажений. Последнего трудно достичь при изучении бальзамных микропрепаратов под оптическим микроскопом. Например, такие структуры сложной формы, как коксит, класпеты и проктигер у многих видов рода *Aedes* деформируются при изготовлении бальзамных препаратов (сказывается различное время обработки щелочью и давление покровного стекла на объект). Поэтому при исследовании гениталий самцов под СвМ крайне сложно получить представление о их реальной конфигурации, и описания некоторых структур, приводимые в литературе, получаются неполными.

В литературе (например, Штакельберг, 1937; Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2003) гениталии самцов видов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes* характеризуются в большинстве случаев как двухмерные образования, так что и форма, и хетотаксия структур описываются не всегда корректно. В общих чертах форма коксита видов подрода *Ochlerotatus* была описана еще в прошлом веке (Marshall, 1916). Эта задача решалась методами СвМ, при изучении гениталий самцов под бинокуляром можно получить представление о форме ряда структур. Однако более тонкие детали строения (например, форма выступов и хетотаксия коксита) обычно оказываются за пределами оптических возможностей используемого бинокуляра, а под просвечивающим микроскопом нелегко уяснить их объемную конфигурацию.

В работах большинства исследователей (Штакельберг, 1937; Ватт, 1958; Mohrig, 1969; Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2003) коксит рассматривался только снизу, поэтому неполно характеризовались его форма в целом, а также форма его выростов. Кроме того, при изготовлении бальзамных микропрепаратов под давлением покровного стекла вершинная бородавка часто поворачивается, и происходит существенная деформация формы коксита. Назальная бородавка коксита у *Aedes punctor*, *A. sticticus*, *A. diantaeus* и некоторых других видов оказалась весьма сложным образованием. Исследование данной структуры снизу было мало результативным, значительно большее представление о ее строении дало изучение внутренней поверхности коксита.

Изучение пространственной конфигурации базальной бородавки коксита у разных видов рода *Aedes* подрода *Ochlerotatus* показало, что строение данной структуры у них существенно различается. Так, она имеет форму трутового гриба у *Aedes caspius*, *A. dorsalis*, *A. communis* и *A. punctor*, плоского выступа — у *A. diantaeus*, чашевидной формы у *A. sticticus* или в виде лопасти у *A. excrucians*. У *Aedes cantans* базальная бородавка представлена конусовидным выступом, от которого под углом отходит удлиненная изогнутая лопасть.

В виду сложности и разнообразия строения базальной бородавки, а также важного диагностического значения ее признаков, следует учитывать, что исследование данной структуры только под одним ракурсом (снизу) дает не всегда корректные результаты. Например, на бальзамных микропрепаратах выглядят сходными по форме базальные бородавки *Aedes caspius* и *A. behningi*, хотя в действительности их строение существенно различается. Базальная бородавка *Aedes caspius* имеет вид четко обособленного выступа в форме трутового гриба, задняя поверхность которой покрыта многочисленными щетинками и ориентирована практически перпендикулярно продольной оси коксита. У *Aedes behningi* базальная бородавка представлена лопастью, немного выступающей в дорсальном направлении. Ее дорсальная поверхность, несущая многочисленные щетинки, ориентирована вдоль продольной оси коксита. Таким образом, по строению базальной бородавки коксита *Aedes behningi* оказывается ближе к *A. excrucians* и *A. flavescens*, чем к *A. caspius*. По результатам оригинальных исследований уточнены признаки строения базальной бородавки коксита, разделяющие виды *Aedes rusticus*, *A. diantaeus*, *A. intrudens*, *A. pullatus*, *A. caspius*, *A. dorsalis*, *A. nigripes*, *A. impiger*, *A. communis*, *A. pionips*, *A. punctor*, *A. hexodontus*, *A. cataphylla*, *A. leucomelas*, *A. stic-*

*ticus*, *A. nigrinus*, *A. cantans*, *A. riparius*, *A. flavescens*, *A. mercurator*, *A. cyprius*, *A. behningi*, *A. annulipes*, *A. excrucians* и *A. euedes*.

Также важные уточнения сделаны нами и в морфологической характеристике класпетов видов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*. По сравнению с кокситами класпеты менее сложно устроены; тем не менее, стволик и крыло класпета в различной степени изогнуты, крыло, кроме того, может иметь гребни, борозды и прочие элементы рельефа.

Причиной детального изучения класпетов были существенные различия в описаниях и рисунках крыла класпета одних и тех же видов, приводимых разными авторами (Штакельберг, 1937; Ваг, 1958; Mohrig, 1969; Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2003). Оригинальные исследования под РЭМ показали, что пластина крыла, будучи повернутой на больший или меньший угол, выглядит совершенно по-разному. Это связано не только с тем, что крыло ориентировано под различным углом к стволику класпета, но и с наличием рельефа на поверхности крыла.

Среди элементов рельефа крыла класпета, отмеченных нами, следует отметить ярко выраженные продольные гребни и борозды у *Aedes communis*. По строению данной структуры *Aedes communis* четко отличается от *A. punctator*, у которого пластина крыла ровная. Впервые обнаружены хорошо различимые продольные борозды на крыле класпета *Aedes annulipes*, что, вероятно, можно считать отличительным признаком данного вида от *A. excrucians*. Существенно отличаются строение крыла класпета видов подрода *Ochlerotatus* от *Aedes rusticus* Rossi, 1790 из подрода *Rusticoidus* Shevchenko et Prudkina, 1973. У данного вида гребни крыла класпета направлены перпендикулярно продольной оси крыла, что не характерно для представителей подрода *Ochlerotatus*. На наш взгляд, большое значение для диагностики имеет такой признак, как равномерность склеротизации крыла класпета. Например, у *Aedes punctator* крыло класпета равномерно склеротизовано, однако, у других исследованных нами видов подрода *Ochlerotatus* на крыле имеются более и менее склеротизованные участки. Так, у *Aedes diantaeus* слабо склеротизованные участки имеют вид овальных окошечек, которые на бальзамных микропрепаратах выглядят как сквозные отверстия. У большинства видов крыло класпета представлено продольной сильно склеротизованной частью («стержень крыла класпета») и 1 или 2 латеральными слабо склеротизованными участками («прозрачное расширение крыла»). В ходе исследования строения крыла класпета впервые отмечены признаки, разделяющие виды *Aedes diantaeus*, *A. intrudens* и *A. pullatus*, *A. communis*,

*A. punctor* и *A. hexodontus*, *A. annulipes*, *A. excrucians* и *A. euedes*, а также некоторые другие.

Изучение внутривидовой изменчивости признаков 9-го членика брюшка самцов у ряда видов рода *Aedes* показало, что число и расположение щетинок на лопастях 9-го тергита варьирует в широких пределах. Например, у *Aedes communis* щетинок может быть от 6 до 11, у *A. cantans* и *A. cataphylla* — от 6 до 13, у *A. leucomelas* — от 8 до 14, у *A. diantaeus* — от 8 до 15. Для некоторых видов интервал, полученный нами, отличался от литературных данных. Так, для *Aedes diantaeus* указывается от 6 до 8 щетинок на лопастях 9-го тергита (Becker et al., 2003). Возможно, это связано с тем, что у многих видов утолщенные щетинки располагались в несколько рядов на внешней поверхности и заднем крае лопасти, поэтому посчитать их под СвМ было сложно. Для видовой диагностики, вероятно, большее значение имеет расположение щетинок в несколько рядов, чем их точное количество, которое сильно варьирует. Так как лопасти выступают в дорсальном направлении над остальной поверхностью 9-го тергита, их форма оказывается неодинаковой при рассмотрении под разными ракурсами. Впервые обнаружено, что признак соотношения длины и толщины щетинок лопастей характеризуется небольшой внутривидовой изменчивостью по сравнению с общим числом щетинок. Например, у *Aedes cantans* данные щетинки намного длиннее, чем у *A. diantaeus* и *A. communis*. Наиболее длинные щетинки лопастей 9-го тергита среди исследованных нами видов отмечены у *Aedes kasachstanicus* Gutzevich, 1962 их длина более чем в 2 раза превышает ширину лопасти и примерно равна длине класпетов; самые короткие — у *A. stramineus*, их длина примерно равна ширине лопасти и составляет немногим более  $\frac{1}{4}$  от длины класпетов. Также, вероятно, сравнительно стабильный признак — расстояние между лопастями 9-го тергита по отношению к ширине лопасти. Впервые отмечено, что данный признак можно использовать для определения близких видов *Aedes cataphylla* и *A. leucomelas*. Согласно результатам наших исследований, у *Aedes cataphylla* лопасти 9-го тергита удалены друг от друга, расстояние между ними примерно равно ширине лопасти. Лопасти 9-го тергита *Aedes leucomelas*, наоборот, расположены близко друг к другу, расстояние между ними составляет примерно половину от ширины лопасти.

Структуры проктигера практически не используются для диагностики видов рода *Aedes* фауны России. Тем не менее, данный комплекс сложно устроен, и его признаки, возможно, имеют некоторую ценность для определения видов кровососущих комаров. Так, впервые отмечены особенности прок-

тигера, отличающие *Aedes diantaeus* от большинства других видов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes* фауны Северо-Запада европейской части России. Проктитер *Aedes diantaeus* имеет форму рыбьего хвоста, на его дорсальной поверхности расположен обширный мембранозный участок, дистальные участки парапроктов изогнуты внутрь и дорсально. Проктитер других изученных нами видов подрода *Ochlerotatus* представлен парными крючковидными сильно склеротизованными образованиями.

Диагностические признаки, впервые обнаруженные в результате детального исследования гениталий самцов 28 видов из 5 подродов рода *Aedes* фауны Северо-Запада европейской части России, позволили существенно скорректировать определительные таблицы по комарам данного таксона (Mohrig, 1969; Гуцевич, Дубицкий, 1981; Becker et al., 2003). В составленной нами таблице структуры генитального аппарата самцов рассмотрены как трехмерные образования, признаки которых доступны для изучения на временных микропрепаратах под бинокляром.

Разнообразные признаки генитального аппарата самцов очень важны для диагностики видов рода *Aedes*. Поскольку некоторые структуры гениталий самцов сложно устроены, их изучение должно проводиться наиболее полно. В противном случае полученные результаты могут быть неточными, затрудняя дальнейшее определение видов. На наш взгляд, во многом сложности исследования гениталий самцов связаны с изучением постоянных микропрепаратов. Корректные данные о сложной трехмерной структуре можно получить лишь в результате исследования ее под разными ракурсами; данные, полученные при рассмотрении гениталий только снизу, оказываются неполными.

## ВЫВОДЫ

1. На основании изучения трехмерных изображений ряда структур под РЭМ проанализированы диагностические признаки видов рода *Aedes*, как традиционно используемые в работах по комарам этого таксона, так и исследованные впервые.

2. Составленная матрица признаков видов рода *Aedes* фауны России включает 301 признак скелетных структур, из них 70 признаков головы, 126 признаков груди и 105 признаков брюшка. Впервые использованы для диагностики видов данного таксона 22 признака усиков самок, 4 признака хетотаксии костального края крыла и 32 признаков генитального аппарата самцов.



3. На основании оригинальных описаний строения 3-го и 4-го члеников усиков самок 50 видов рода *Aedes* из 7 подродов установлено, что по признакам формы и хетотаксии члеников в роде *Aedes* различаются подроды *Aedes* s.str., *Aedimorphus* и *Ochlerotatus*, также некоторые виды внутри данных подродов. Впервые найдены признаки, разделяющие самок близких видов *Aedes* (*Ochlerotatus*) *caspius* и *A. (O.) stramineus*, а также *A. (Aedes) cinereus*, *A. (A.) esoensis* и *A. (A.) rossicus*. Использование признаков 3-го и 4-го члеников усиков самок повышает надежность определения.

4. Строение чешуек переднего края крыла (форма и положение чешуек, число ребер на них) различно у представителей разных подродов рода *Aedes*. Признаки данных структур могут быть рекомендованы для определения видов и подродов кровососущих комаров.

5. Новые данные о трехмерном строении гениталий самцов значительно расширяют информационную базу для диагностики подродов и видов рода *Aedes*. В генитальном аппарате самцов подрода *Ochlerotatus* впервые детально описана форма коксита, класпетов и проктигера без артефактов, обусловленных исследованием в постоянных препаратах под СвМ.

6. Реальная трехмерная конфигурация базальной бородавки коксита и класпетов существенно различается у видов подрода *Ochlerotatus* рода *Aedes*. Уточнены диагнозы видов этого подрода (*Aedes caspius*, *A. dorsalis*, *A. cataphylla*, *A. leucomelas*, *A. communis*, *A. punctor*, *A. cantans*, *A. excrucians*, *A. flavescens*, *A. behningi*, *A. cyprius*, *A. euedes*, *A. mercurator*, *A. pullatus*, *A. simanini*, *A. sticticus* и *A. stramineus*), поскольку изображения и описания базальной бородавки коксита и класпетов, приводимые в литературе, противоречиво отражают строение данных структур.

7. Составлена уточненная определительная таблица видов рода *Aedes* фауны Северо-Запада европейской части России по самцам, включающая 28 видов из 5 подродов. При диагностике видов в таблице учтена трехмерная форма структур гениталий самцов вместо проекции их контуров на плоскость.

8. Методы сочетания РЭМ и СвМ для исследования тонких и объемных структур члеников усиков, чешуек крыла и генитального аппарата самцов видов рода *Aedes*, перспективны для изучения морфологии имаго других насекомых.

**Статьи теме диссертации, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК:**

Халин А.В. Диагностические признаки 3-го и 4-го члеников усиков комаров рода *Aedes* Meigen (Diptera, Culicidae) // Энтотомол. обозр. 2005. Т. 84, вып. 2. С. 262-275.

Халин А.В. Диагностические признаки коксита в гениталиях самцов комаров *Aedes caspius* (Pallas), *A. cantans* Meigen и *A. communis* (De Geer) (Diptera, Culicidae) // Энтотомол. обозр. 2005. Т. 84, вып. 4. С. 884-896.

Халин А.В. Строение генитального аппарата самцов *Aedes diantae* Howard, Dyar et Knab (Diptera, Culicidae) // Энтотомол. обозр. 2006. Т. 85, вып. 4. С. 737-748.

**По теме диссертации опубликованы следующие работы:**

Халин А.В. Диагностика кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) // Материалы I Всероссийского совещания по кровососущим насекомым (24-27 октября 2006 г., СПб). СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 208-210.

Khalin A.V. Diagnostic characters of the mosquito genus *Aedes* Meigen (Diptera, Culicidae) // In: Zoological Session (Annual Reports 2005). St. Petersburg, 2006. V. 310. S. 87-98.