

А. А. Штакельберг и А. Е. Тертерян

О морфологическом строении придатков полового аппарата самок слепней (Diptera, Tabanidae)

(Представлено В. О. Гулканяном 18 XII 1952)

*Введение.* Слепни, как кровососущие двукрылые и как переносчики ряда инфекционных заболеваний человека и животных (туляремия, сибирская язва, инфекционная анемия), имеют большое медико-ветеринарное значение.

Возросшее внимание к слепням выдвигает и задачи всестороннего их изучения. Ближайшей и возможной задачей мы считаем сравнительно-анатомическое изучение слепней, в первую очередь изучение их полового аппарата. Систематическая обработка слепней (при отсутствии сравнительного материала) представляет значительные трудности, так как при определении используются признаки, которые в той или иной мере изменчивы (строение лба, форма и окраска концевого членика усиков, окраска и рисунок брюшка и пр.). В силу этого изыскание более строгих морфологических критериев для целей практической систематики слепней является назревшей необходимостью. С этой точки зрения мы и подошли к изучению наружного полового аппарата слепней, имеющего, как это показано на примере других групп насекомых, много существенных, сравнительно константных видовых и групповых особенностей.

В основу настоящей работы положен материал по слепням из Армянской ССР и из Средней Азии. Из практических соображений изучение начато с самок. Настоящая статья имеет целью дать предварительные сведения по морфологическому строению полового аппарата и его придатков у самок видов слепней из родов *Tabanus* (подродов *Theriopectes*, *Ochrops*, *Tabanus*, *Tylostypia*), *Chrysozona*, *Silvius* и *Chrysops*.

Строению генитального аппарата и его придатков у взрослых слепней посвящено очень мало работ; в них даются весьма неполные сведения по интересующему нас вопросу. Сравнительно подробное описание строения полового аппарата взрослых слепней дал Бонхег (Bonhag, 1950), который для понимания морфологии сегментации брюшка их подробно изучил строение скелетно-мышечной си-

стемы; объектом для его исследования послужили два вида слепней—*Tabanus sulcifrons* Macq. и *Tabanus americanus* Forster. Олсуфьев (1937) в своей монографии по слепням СССР приводит весьма краткое описание полового аппарата слепней; у самок им описано только строение внутренних половых органов. Общим недостатком работ по генитальному аппарату слепней следует считать отсутствие описания строения придатков полового аппарата и их частей у слепней различных систематических групп.

*Морфологическое строение генитального аппарата самки и его придатков.* Внешне на брюшке самки слепня можно различить 7 видимых сегментов. Последующие сегменты нормально втянуты в 7 сегмент или слегка выступают. Каждый сегмент брюшка состоит из верхней (тергит) и нижней (стернит) пластинок. Тергиты и стерниты соединены мембраной: у ненасосавшихся самок внешне видимые I—VII тергиты прикрывают собою боковые отделы стернитов. Предложенное Меткафом (Metcalf, 1921) подразделение брюшка соответственно их функциональным особенностям на базальную и вершинную части можно принять и в отношении сегментации брюшка слепней. К базальной части брюшка могут быть отнесены I—7 сегменты, которые мало чем отличаются друг от друга; к дистальной части—8—11 сегменты, которые по строению сильно модифицированы и функционально приспособлены для целей размножения. Дистальная часть брюшка, которая ограничивается придатками генитального аппарата, может быть подразделена следующим образом (рис. 1, 1, 2, 3).

1. Собственно генитальные сегменты—8—9, слагающиеся из склеритов, по связям и положению имеющие отношение к половому аппарату самки. Названным сегментам предшествуют I—7 сегменты брюшка с дыхальцами и половое отверстие, морфологически располагающееся позади IX стернита (9 сегмент).

2. Постгенитальные сегменты—10 и 11 сегменты—слагаются из сильно редуцированных и слившихся (X+XI стерниты) склеритов. Положение склеритов удастся легко установить по местоположению анального отверстия, внешне открывающегося между рудиментами (склеритами) 11 сегмента.

Собственно генитальные сегменты. К 8 генитальному сегменту относятся VIII тергит (рис. 1, 1, 2, 3) и сильно видоизмененный VII стернит, называемый по положению и связям субгенитальной пластинкой (рис. 1, 1, 2, 3, *сг*). Названные тергиты соединяются с частями предшествующего и последующего сегментов при помощи широкой мембраны. К 9 брюшному сегменту относятся следующие парные, сильно редуцированные дорзолатеральные тергиты (XI) (рис. 1, 1, 2, 3) и латеральные крючья (склериты) генитальной пластинки (IX стернит) (рис. 1, 1, 2, 3, *кз*). Дорзальные парные тергиты сильно изменены до небольших округло-вытянутых пластинок, смещенных к заднебоковым краям VIII тергита. Генитальная пластинка

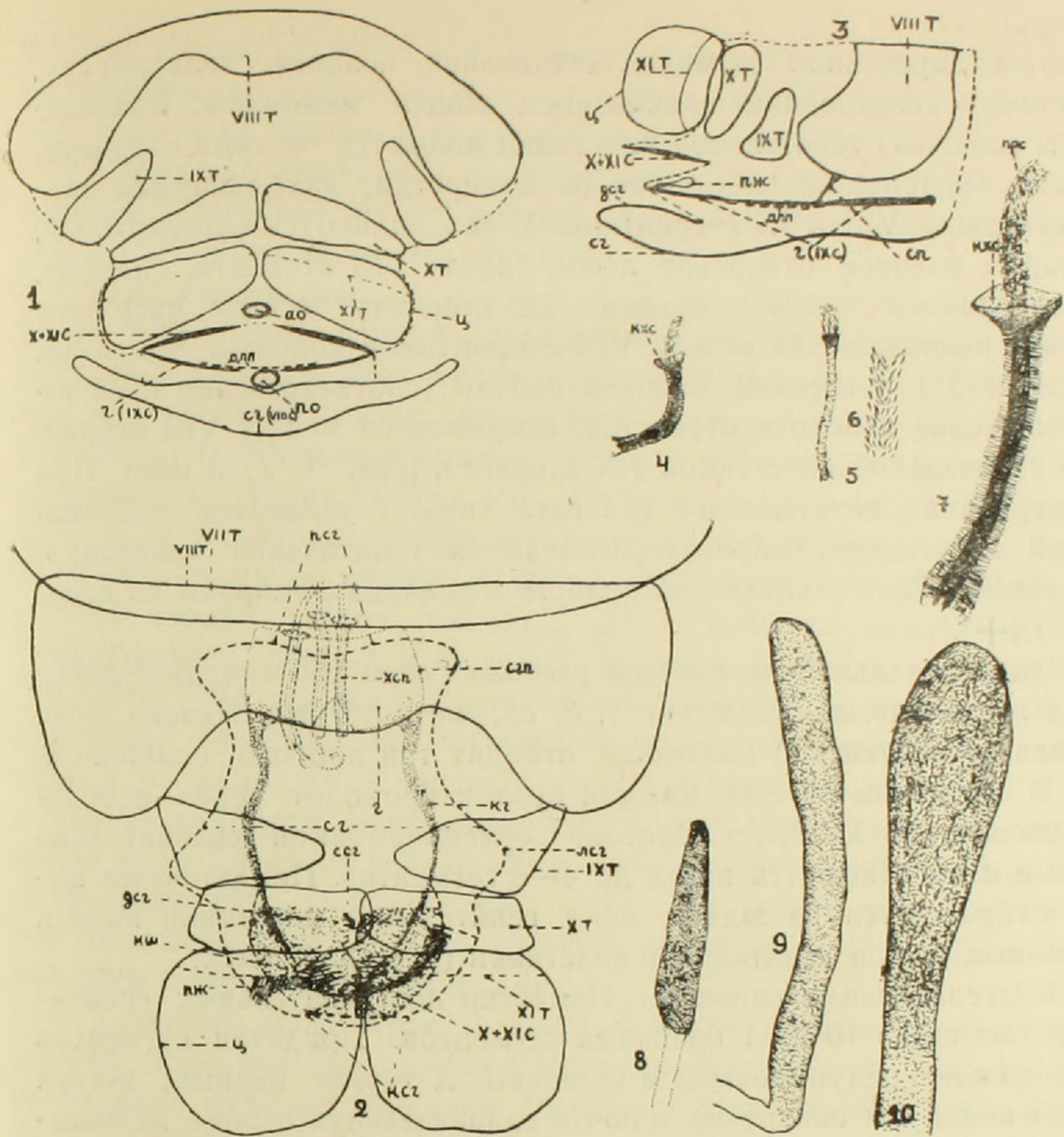


Рис. 1.

1—схематическое изображение придатков генитального аппарата самки с каудальной стороны; 2—изображение придатков генитального аппарата самки *Tabanus olsufjevi* Haus. с дорзальной стороны; 3—схематическое изображение придатков генитального аппарата сбоку (саггитальный разрез); 4—хитинизованная капсула протока семеприемника *Chrysozona pallens* Lw.; 5—хитинизованная капсула протока семеприемника *Chrysops flavipes* Mg.; 6—часть хитинизованной капсулы у *Chrysops flavipes* (увеличено); 7—хитинизованная капсула протока семеприемников *Tabanus carabaghensis* Portsch.; 8—семеприемник *Chrysops flavipes* Mg.; 9—семеприемник *Silvius caucasicus* N. Ols.; 10—семеприемник *Tabanus caucasi* Szil.

Условные обозначения: ао—анальное отверстие; вгз—выемка субгенитальной пластинки; г—генитальная пластинка; дпн—дорзальная стенка полового протока, дсг—дорзальная стенка субгенитальной пластинки; кз—латеральные крючья генитальной пластинки; ксз—каудальная лопасть субгенитальной пластинки; кхс—конусовидное расширение хитинизованной капсулы протока семеприемника; кш—каудальные площадки генитальной пластинки с шипами; лсз—латеральные лопасти субгенитальной пластинки; лo—половое отверстие; псз—передняя лопасть субгенитальной пластинки; пж—придаточные железы; с—стернит; сг—субгенитальная пластинка; сгп—собственно генитальная пластинка; сл—семеприемники; ссз—склериты дорзальной стенки субгенитальной пластинки; т—тергит; хсл—хитинизованная капсула протока семеприемника; ц—церк.

(ориг.).

лежит на дорзальной складке генитальной полости, являющейся, повидимому, внутренним впячиванием общей мембраны. Боковые отделы (крючья) генитальной пластинки являются частями стернита, учитывая местоположение полового отверстия, находящегося нормально между VIII и IX стернитами. У тех длинноусых двукрылых, у которых половое отверстие лежит после VIII стернита, склерит, морфологически соответствующий IX стерниту, всегда погружен внутрь и располагается между VIII стернитом и половым протоком (Рубцов, 1951); у слепней половой проток (соответственно и внешнее положение полового отверстия) открывается между VIII стернитом и генитальной пластинкой (IX стернит), (рис. 1, 1, 3 дпн). При рассматривании генитального аппарата снизу с удаленной субгенитальной пластинкой, хорошо различаются генитальная пластинка, дорзальная стенка генитальной полости и складка мембраны со стернитом (X+XI).

Над генитальной пластинкой располагаются три семеприемника и пара придаточных желез (рис 1, 3, сп, пж). Вблизи заднего края собственно генитальной пластинки отходят три протока семеприемника. В начальном отрезке каждый проток проходит через особую хитинизованную капсулу; протоки семеприемников сравнительно длинные и простираются назад до 4—5 сегментов. Придаточные железы открываются на заднем крае генитальной пластинки вблизи каудальных шипов генитальной пластинки (рис. 1, 2, пж).

Постгенитальные сегменты. Придатки постгенитальных сегментов слагаются из 10 и 11 брюшных сегментов. Придатки сегментов также сильно редуцированы и смещены. X тергит парный, щитки тергита вытянуты поперечно и почти соприкасаются своими медиальными краями (рис. 1, 1, 2, 3). По положению анального отверстия и мышечным связям за XI тергит принимаются склериты, располагающиеся под церками и входящие в непосредственную связь с ними по краям церка. За слившиеся X+XI стерниты должны быть приняты слабо склеротизованные треугольные склериты, располагающиеся на дорзальной складке генитальной полости (рис. 1, 1, 2, 3); такая интерпретация диктуется общим положением склеритов среди стернитов брюшка и расположением их на дорзальной складке генитальной полости, общей для названных склеритов и генитальной пластинки (IX стернит).

Дорзальная стенка генитальной полости, загибаясь S-образной складкой непосредственно над областью каудальных шипов генитальной пластинки, продолжается назад в виде полуовальной продольной складки; на последней и находятся упомянутые слившиеся X+XI стерниты. Между XI тергитом и слившимися X+XI стернитами открывается анальное отверстие. Непосредственно за парным X тергитом следуют овальные церки. Бонхег (1950), указывая на появление их в области 10 брюшного сегмента и на мышечные связи с ним, предполагает, что они являются придатками 10 брюшного сегмента. Одна-

ко есть указания на то, что у некоторых прямокрылых церки морфологически возникают на 11-м сегменте в виде бугорков и ничем не отличаются от зачатков конечностей предыдущих сегментов.

*Строение придатков полового аппарата и их частей у самок слепней.* Описание будет вестись последовательно по тергитам, а затем стернитам сегментов брюшка.

VIII тергит (рис. 2, 1, 2, 3, 4, 5, 6). Передний край тергита более или менее ровный, латеральные его края относительно закруглены. Почти у всех видов слепней задний край тергита в той или иной степени срезан, вследствие чего тергит в средней части сужается. Наибольшее сужение тергита наблюдается у видов рода *Chrysops*—*Chrysops flavipes* Mg., *Chrysozona turkestanica* Kröb. (рис. 2, 1, 6). У некоторых видов в заднем срезанном крае тергит образует выступающую лопасть (*Tabanus turkestanus* Szil. (рис. 2, 3).

IX парный тергит (рис. 2, 7, 8). Каждый склерит тергита не обнаруживает особых изменений в своей конфигурации; вообще склериты имеют у всех видов общие черты строения—они более или менее округлые или вытянутые поперечно с некоторым сужением в их медиальной части. У исследованных видов рода *Tabanus* и других склериты морфологически однородны (рис. 2, 8), лишь у видов рода *Chrysops* наблюдается значительная склеротизация в передней половине склерита (рис. 2, 7). Хетотаксия склеритов сильнее выражена у видов рода *Tabanus*, склериты у некоторых видов покрыты единичными щетинками.

X парный тергит (рис. 2, 7, 8). X тергит состоит из двух сближенных поперечно-вытянутых пластинок. В строении пластинок мы не уловили видовых различий. Внешне у видов родов *Chrysops* (рис. 2, 7) и *Chrysozona* пластинки более прямоугольно вытянутые, у видов рода *Tabanus* (рис. 2, 8) пластинки сравнительно квадратно округлые. Латеральные края пластинок не всегда хорошо прослеживаются, вследствие постепенного перехода этого участка пластинки в мембранозное образование. Хетотаксия пластинок хорошо выражена. Наиболее длинные щетинки располагаются по заднему и латеральным краям пластинки.

XI парный тергит (рис. 1, 2, XI T). Морфологически наиболее постояен. Хетотаксия из мелких шипиков.

Церки (рис. 2, 7, 8). Церки у большинства видов слепней по форме мало чем отличаются друг от друга. По форме эти сегменты представляют округлые и овальные пластинки. Только у видов рода *Chrysops* они несколько иные по строению (рис. 2, 7, ц). Хетотаксия выражена на всем протяжении церка. У преобладающего большинства видов слепней в характере направления щетинок в медиальной половине церка выдерживается к задне-латеральным краям церка; щетинки латеральной половины преимущественно направлены к заднему краю церка.

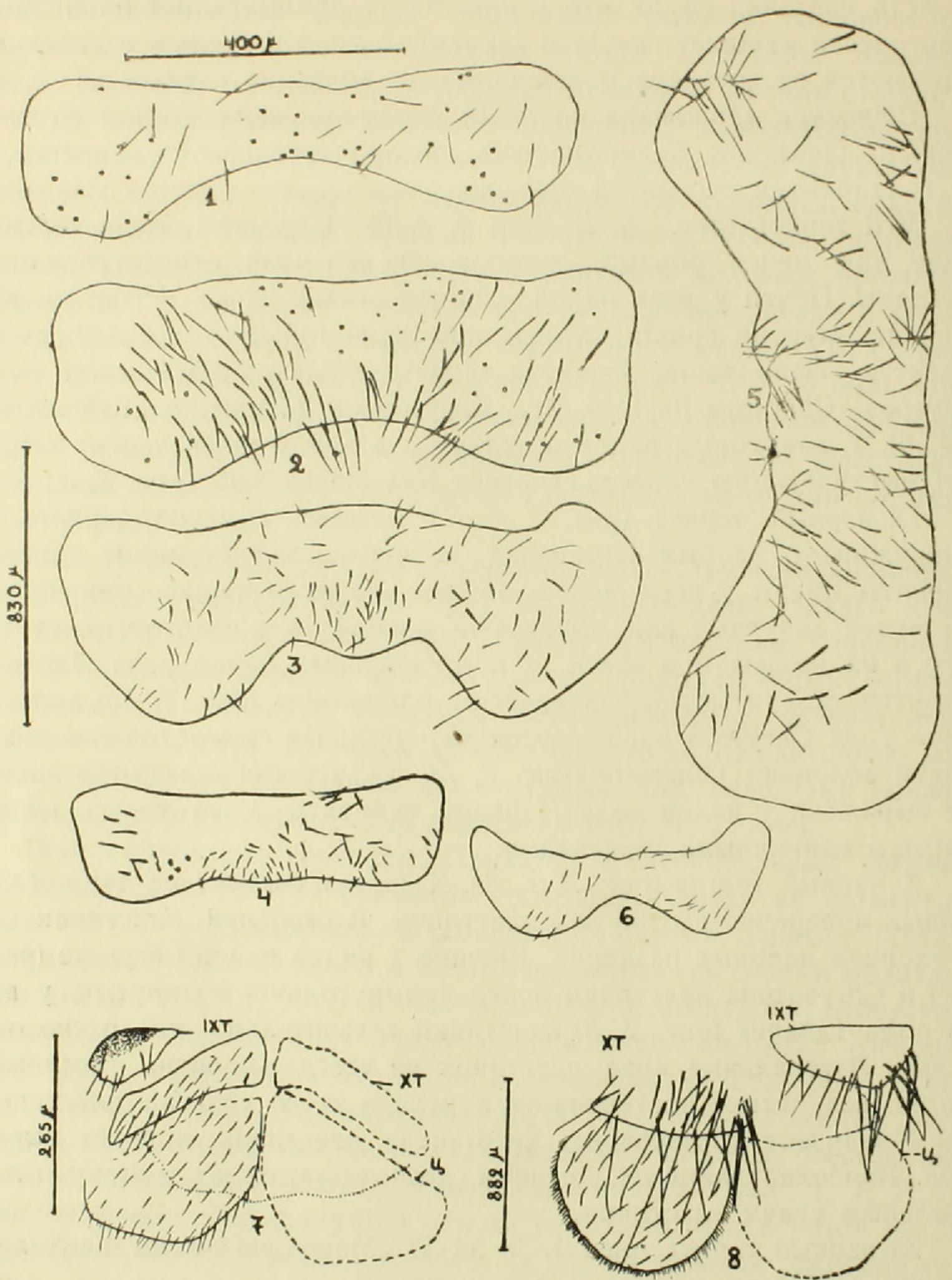


Рис. 2.

VIII тергит: 1—*Chrysops flavipes* Mg.; 2—*T. caucasi* Szil.; 3—*T. turkestanus* Szil.; 4—*T. (Ochrops) carybenthinus* N. Ols.; 5—*T. olsufjevi* Haus.; 6—*Chrysozona turkestanica* Szil. IX—X Т и церки: 7—*Chrysops caecutiens* L.; 8—*Tabanus tergestinus* Fgg. Обозначения см. на рис. 1 (ориг.).

VIII стернит (субгенитальная пластинка) (рис. 3, 1—9; рис. 4, 1, 2). VIII стернит сильно видоизменен. Степень морфологической дифференциации стернита указывает на некоторые пути процесса эволюции его, связанного, очевидно, с функцией оплодотворения и яйцекладки. Наиболее резкое уклонение формы стернит показывает в родовых категориях (*Tabanus*, *Chrysozona*—*Silvius*, *Chrysops*).

Внешне XIII стернит у видов рода *Tabanus*, *Chrysozona* представляет лопатообразную пластинку, у видов родов *Chrysops* и *Silvius* стернит округло вытянут. Общий характер строения пластинки у видов рода *Tabanus* не претерпевает особых изменений, кроме выраженного варьирования в размерах и в форме отдельных ее частей. На пластинке обозначаются следующие морфологические образования\*: передняя лопасть, латеральные лопасти и задняя (каудальная) лопасть (рис. 3, 1, 2, 3, 4; рис. 1, 1, 2, *псг*, *лсг*, *ксг*). Передняя лопасть имеет неодинаковую степень развития у разных видов. Морфологически она нами обозначается участком пластинки, лишенной хетотаксии. Передняя лопасть по бокам несет по одной щетинке, располагающейся вблизи переднего склеротизованного края лопасти. Наибольшего развития передняя лопасть достигает у видов *Tabanus peculiaris* Szil., *T. portshinskii* N. Ols., *T. tricolor* Zell., *T. olsufjevi* Haus., *Chrysozona turkestanica* Szil. (рис. 3, 4, 6, 7, *псг*); наименьшего у видов *Tabanus accipiter* Szil., *T. bifarius* Lw. (рис. 3, 8, 9, *псг*). Латеральные лопасти ограничиваются боковыми краями субгенитальной пластинки, обозначаясь участком пластинки с хетотаксией. Степень развития латеральных лопастей неодинакова у разных видов рода *Tabanus*: у одних видов они достигают значительных размеров (*T. tricolor* Zell., *T. accipiter* Szil., *T. bifarius* Lw., *T. olsufjevi* Haus. (рис. 3, 7, 8, 9; рис. 4, 1, *лсг*), у других видов они менее выражены (*T. peculiaris* Szil., *T. semiargenteus* N. Ols.—рис. 3, 4, 6, *лсг*). Задняя лопасть субгенитальной пластинки по форме более или менее полукруглая и у разных видов имеет различную степень развития и располагается непосредственно за латеральными лопастями (рис. 3, 1—9; рис. 4, 1, 2, *ксг*). Лопасть несет по заднему краю явственную выемку; у *T. bifarius* Lw. (рис. 3, 9) отмечается весьма слабое развитие выемки. Задняя лопасть несет дорзальную стенку субгенитальной пластинки, которая, вероятно, образована загибом участка лопасти вверх (рис. 3, 1—9; рис. 4, 1, 2, *дсг*). На это указывает характер опущения складки, сходного с таковым наружной стенки лопасти; передний край стенки почти достигает латеральных лопастей субгенитальной пластинки. Хетотаксия вентральной стороны субгенитальной пластинки занимает латеральные и каудальные лопасти. В направлении и расположении щетинок наблюдается некоторая симметричность, заключающаяся в сравнительной разреженности щетинок в медианной части пластинки и общем плане направления щетинок на латеральных и каудальных лопастях. У видов рода *Tabanus* в области латеральных лопастей отмечаются узкие поперечные складки, различающиеся в числе и в длине. Субгенитальная пластинка в целом или ее отдельные участки в той или иной степени затемнены.

\* Для удобства различения отдельных частей на субгенитальной пластинке мы даем им соответствующие обозначения, имея в виду их диагностическое значение.

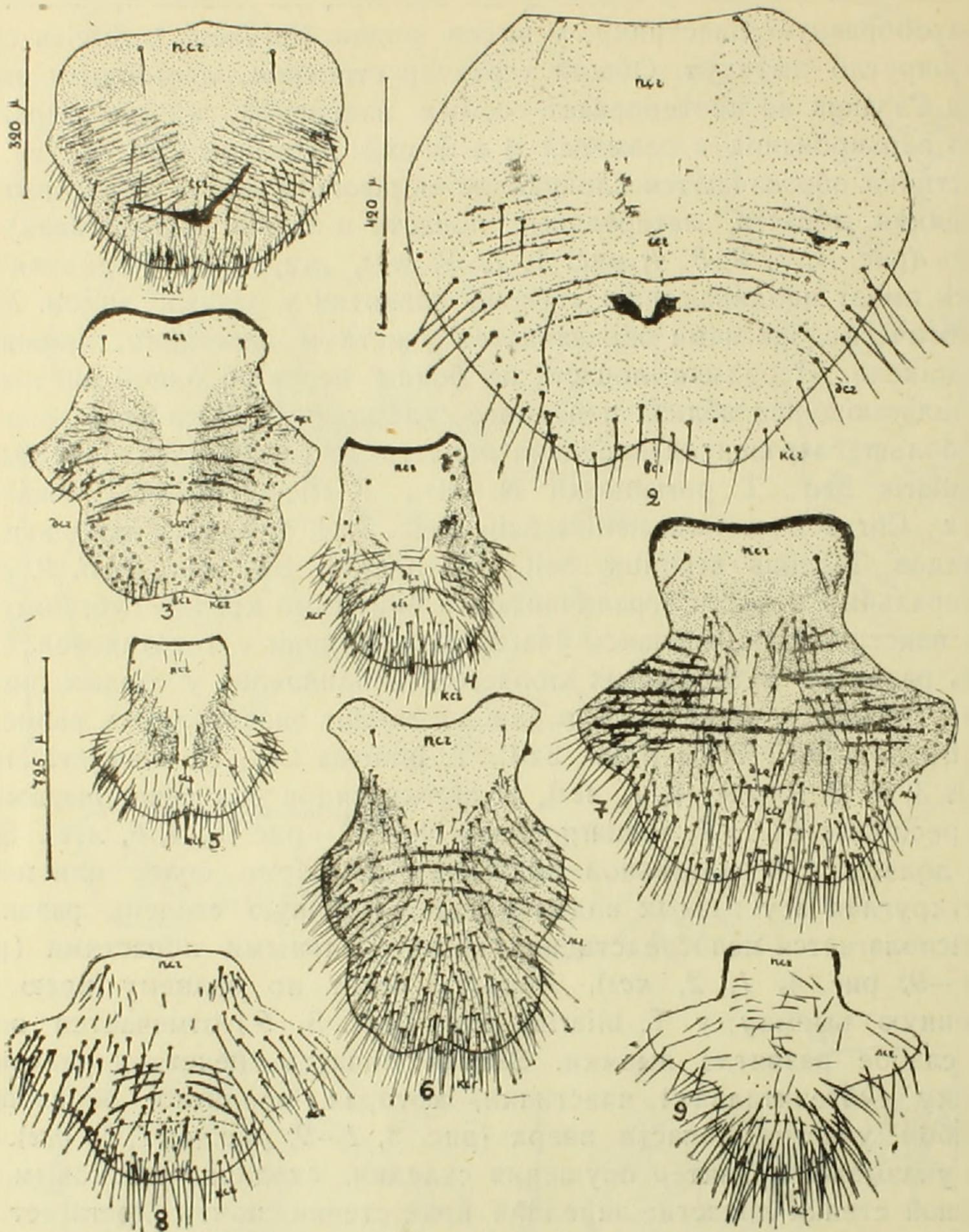


Рис. 3.

Субгенитальная пластинка (VIII C): 1—*Chrysops flavipes* Mg.; 2—*Silvius vituli* F.; 3—*Tabanus caucasi* Szil; 4—*T. peculiaris* Szil; 5—*T. (Ochrops) carybenthinus* N Ols.; 6—*T. portshinskii* N. Ols.; 7—*T. (Theriopectes) tricolor* Zell. 8—*T. accipiter* Szil; 9—*T. bifarius* Lw, Обозначения см. рис. 1 (ориг.).

В целом форма субгенитальной пластинки в под родах *Theriopectes*, *Tylostypia*, *Ochrops* имеет общие черты сходства. По своему строению субгенитальная пластинка у видов рода *Chrysozona* приближается к таковой видов рода *Tabanus* (рис. 4, 2).

Наибольшее отклонение формы субгенитальной пластинки наблюдается у видов родов *Chrysops* и *Silvius*. Вследствие слияния передней и латеральных лопастей пластинка приобретает более или



Что касается хетотаксии вентральной поверхности субгенитальной пластинки, то наблюдается тенденция к общему уменьшению степени опушения.

У всех исследованных видов вентральная стенка субгенитальной пластинки несет в середине переднего края небольшие парные узкие пластиночки (склериты). У видов рода *Tabanus* (рис. 3, 3, 4, 5, 6, *сгг*) они выступают в виде узких небольших мало заметных пластиночек, тогда как у видов рода *Chrysops* (рис. 3, 1, *сгг*) эти склериты длинные; длина пластинки чуть меньше половины ширины переднего края вентральной стенки субгенитальной пластинки. Промежуточное положение по своим размерам занимают эти склериты у видов рода *Silvius* (рис. 3, 2, *сгг*).

IX стернит (генитальная пластинка, рис. 4, 3—8; рис. 5, 1). Морфологически дифференциация этой пластинки настолько резко выражена, что ее можно считать наиболее модифицированным образованием полового аппарата. Генитальная пластинка имеет П-образную форму. На ней можно различить следующие части: собственно пластинку, латеральные крючья генитальной пластинки и каудальные площадки генитальной пластинки с шипами. Собственно пластинка (рис. 4, 3—8; рис. 5, 1, *сгп*) представляет собой листовидную склеру различной формы у разных видов. У видов *Chrysops flavipes* Mg., *Silvius vituli* F. пластинка имеет почти прямоугольную форму с выступами на ее переднем крае (рис. 4, 3, 4, *сгп*). У видов рода *Tabanus* собственно пластинка имеет различную форму (рис. 4, 5, 6, 7; рис. 5, 1, *сгп*). У некоторых видов рода *Chrysozona* передний край собственно пластинки с глубоким вырезом (рис. 4, 8, *сгп*). Латеральные крючья (склериты) генитальной пластинки располагаются каудально от собственно пластинки (рис. 4, 3—8; рис. 5, 1, *кг*). Ширина и степень склеротизации крючьев неодинакова у разных видов. У некоторых видов склеротизация охватывает не только крючья, но распространяется и на передние и боковые края собственно пластинки в виде полоски. Медиальные края крючьев генитальной пластинки не совсем ясно прослеживаются вследствие постепенного перехода их склеротизованных краев в дорзальную стенку генитальной полости. Позади латеральных крючьев располагаются каудальные площадки генитальной пластинки с шипами (рис. 4, 3, 4, 5, 8, *кш*). У большинства видов шипы направлены медиально. Присутствие на площадках крупных и мелких шипов, их расположение и количество варьируют в той или иной степени у разных видов (рис. 5, 2, 3, 4, 5, 6).

X+XI стерниты выступают в виде треугольных слабо склеротизованных пластинок, мало изменяющихся по форме (рис. 1, 2, X+XI С).

Весьма характерным для родов семейства является строение склеротизованных капсул протоков и самих семеприемников. Общие черты сходства в строении склеротизованной капсулы протоков на-

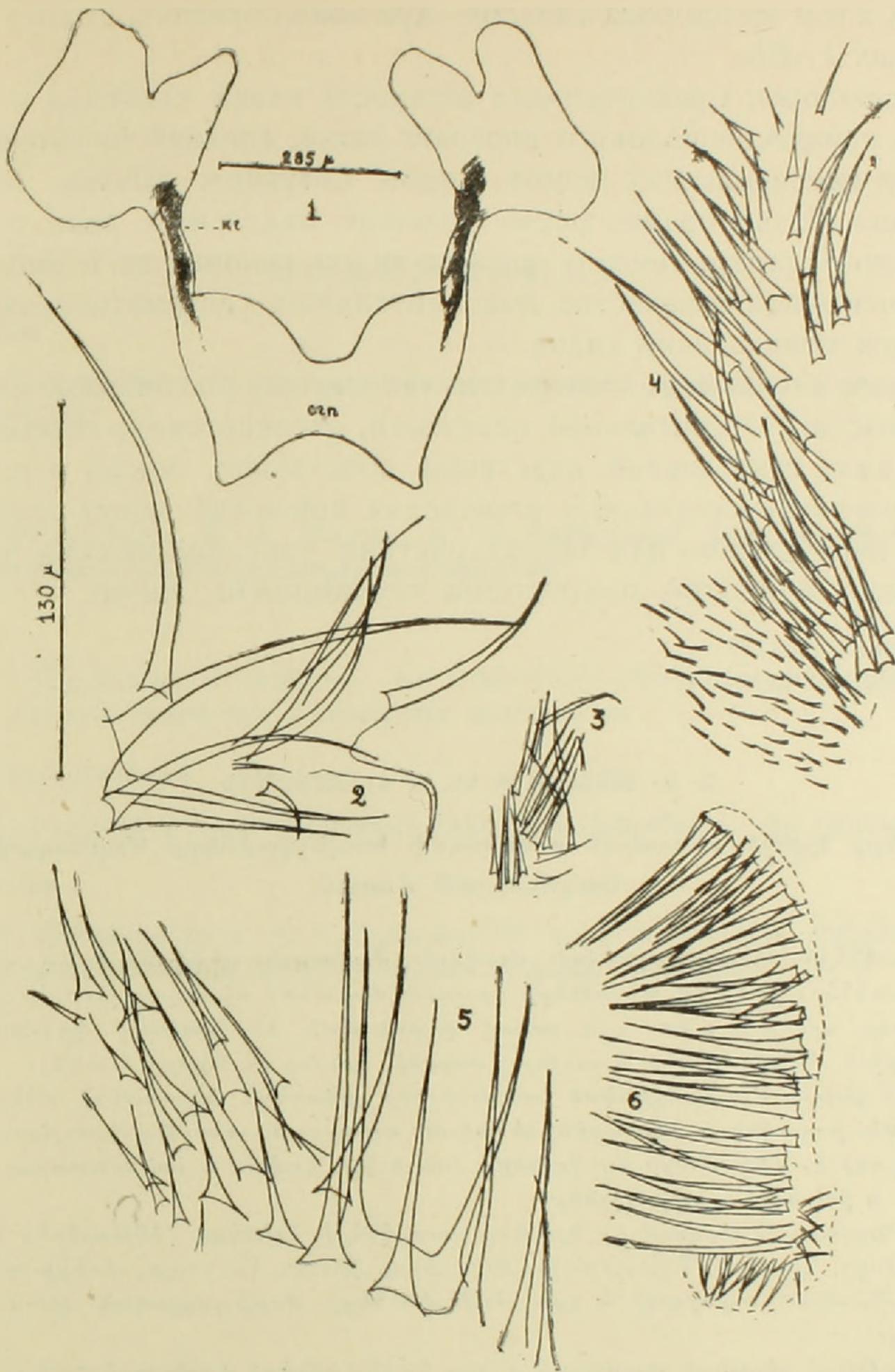


Рис. 5.

Генитальная пластинка (IX С) 1—*Tabanus apricus* Mg. Каудальные площадки генитальной пластинки с шипами: 2—*T. bifarius* Lw.; 3—*Chrysops flavipes* Mg.; 4—*T. shnitnikovi* N. Ols.; 5—*T. apricus* Mg.; 6—*T. mühlfeldt* Br. Обозначения см. на рис. 1 (ориг.).

блюдаются у видов родов *Tabanus* и *Chrysozona*: поперечная исчерченность и конусовидное расширение на конце капсулы (рис. 1, 4, 7, кхс). Виды рода *Chrysops* стоят обособленно: на капсуле нет поперечной исчерченности и дистально она не образует явственного конусовидного расширения (рис. 1, 5, 6). К роду *Chrysops* по строению хитинизованной капсулы приближаются виды рода *Silvius*. Головка семеприемника устроена по-разному; у видов родов *Chrysops*, *Silvius* она цилиндрически удлиненная с параллельными краями

(рис. 1, 8, 9), у видов рода *Tabanus*—луковицеобразная, слегка вытянутая (рис. 1, 10).

**Заключение.** Сравнительная общность плана строения и расположения придатков полового аппарата самок слепней прослеживается у всех исследованных видов родов *Chrysops*, *Silvius*, *Tabanus*, *Chrysozona*. Разнообразие форм строения отдельных склеритов генитального аппарата самок у разных видов говорит за возможность их использования в качестве дополнительных систематических признаков при определении видов.

Форма и величина склеритов генитального аппарата и их частей (лопасти субгенитальной пластинки, степень склеротизации переднего края генитальной пластинки собственно, число и расположение шипов на каудальных площадках крючьев) могут служить в той или иной степени для характеристики таксономических категорий—родов, подродов, подродовых группировок, видов.

Зоологический институт  
АН Армянской ССР

Ա. Ա. ՇԱԿԵԼԲԵՐԳ ԵՎ Ա. Ե. ՏԵՐՏԵՐՅԱՆ

### Քոռուկների էգերի սեռական ապարատի հավելվածների մորֆոլոգիական կազմության մասին

Քոռուկների սիստեմատիկական մշակման ժամանակ առաջանում են մի շարք դժվարություններ, քանի որ տեսակների որոշման ժամանակ օգտագործվում են այնպիսի հատկանիշներ, որոնք այս կամ այն չափով փոփոխական են (ճակատի կազմությունը, բերիկի վերջին հատվածի ձևը և դույնը, փորիկի դույնը ու նկարը և այլն):

Ավելի կայուն մորֆոլոգիական հատկանիշներ փնտրելու նպատակով մենք սկսեցինք զրադվել քոռուկների արտաքին սեռական ապարատի ուսումնասիրությունը, որն, ինչպես հայտնի է, միջատների այլ խմբերի մոտ ունի էական և համեմատաբար կայուն տեսակային և խմբային հատկանիշներ:

Այս հոդվածում բերվում են նյութեր քոռուկների *Tabanus* (ենթասեներ *Theriopectes*, *Ochrops*, *Tabanus*, *Tylostypia*), *Chrysozona*, *Silvius*, *Chrysops* սեռերի տեսակների էգերի սեռական ապարատի և նրա հավելվածների մորֆոլոգիական կառուցվածքի վերաբերյալ:

Քոռուկների սեռական ապարատի և նրա հավելվածների մորֆոլոգիական ուսումնասիրությունը ՀՍՄԽ-ի և Միջին Ասիայի նյութերի հիման վրա, ցույց են տալիս սեռական ապարատի առանձին սկլերիտների կազմության բաղադրանությունը տարբեր տեսակների մոտ, որը հնարավորություն է տալիս օգտագործել նրանց որպես լրացուցիչ հատկանիշներ տեսակների որոշման ժամանակ:

Սեռական ապարատի սկլերիտների և նրանց մասերի ձևը ու մեծությունը այս կամ այն չափով կարող են ծառայել քոռուկների տակսոնոմիական կատեգորիաների՝ սեռերի, ենթասեների, ենթասեռային խմբավորումների, տեսակների բնութագրման համար:

### ЛИТЕРАТУРА — Գ Բ Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

- <sup>1</sup> Н. Г. Олсуфьев, 1937. Фауна СССР, Двукрылые, VII, вып. 2. Слепни (Tabanidae). <sup>2</sup> И. А. Рубцов, 1951. К морфологии и эволюции брюшка и половых придатков мух-фазий (Diptera, Phasiidae s. l.). Труды Всесоюзного энтомологического общества, 43: 171—249. <sup>3</sup> Ф. Бонхег, 1950. ). Trans. Amer. Ent. Soc., LXXVII: 131—202. <sup>4</sup> К. Л. Меткаф, 1921. The Ann. Ent. Soc. Amer., XIV: 169—227.

