

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ САМОК КРОВОСОСУЩИХ МОКРЕЦОВ (*DIPTERA: CERATOPOGONIDAE*) НА ТЕРРИТОРИИ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ*

Ольга Александровна Фёдорова¹, кандидат биологических наук

Анастасия Сергеевна Трушникова¹

Константин Сергеевич Павлик²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт ветеринарной энтомологии и арахнологии – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки федерального исследовательского центра Тюменского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук, г. Тюмень, Россия

²ГАУТО «Казанский ветеринарный центр Сладковский отдел», с. Сладково, Тюменская обл., Россия

E-mail: fiodorova-olia@mail.ru

Аннотация. Кровососущие мокрецы (*Diptera: Ceratopogonidae*) распространены в ряде районов Сибири и Дальнего Востока. Цель работы – исследовать репродуктивный потенциал самок мокрецов в подзоне южной тайги Тюменской области. Их физиологический возраст определяли методом В.П. Половодовой и Т.С. Детиновой, предложенным для комаров, в модификации для мокрецов по количеству «желтых тел» – расширенных яйцевых трубочек. Самки трех массовых видов мокрецов породы *Avaritia* (*Culicoides punctatus*, *C. fascipennis*, *C. griseocens*), встречающихся в подзоне южной тайги лесной зоны, завершают, в основном, один гонотрофический цикл, но к концу сезона количество самок, имеющих два цикла, достигает 20–30%. Значительной части популяции самок (10–22%) не удается завершить ни одного гонотрофического цикла. В связи с похолоданием в конце лета наблюдается омоложение популяции из-за гибели физиологически старых самок. Сопоставление изменений численности и возрастного состава самок позволяет утверждать, что первые два вида имеют две, а последний – одну генерацию за сезон. Определение физиологического возраста самки или числа ее гонотрофических циклов представляет помимо теоретического, практический интерес для оценки эпидемиологической ситуации в районах, где мокрецы – переносчики инфекционных и инвазионных болезней (тяляремия, онхоцеркоз, блутанг, болезнь шмалленберга). Это указывает на актуальность изучения плотности популяции.

Ключевые слова: *Culicoides*, гонотрофический цикл, подзона южной тайги

REPRODUCTIVE FEMALE BLOOD-SICKING BITING MIDGES POTENTIAL (*DIPTERA: CERATOPOGONIDAE*) IN THE TERRITORY OF THE TYUMEN REGION

O.A. Fedorova¹, PhD in Biological Sciences

A.S. Trushnikova¹

K.S. Pavlik²

¹All-Russian scientific research institute of veterinary entomology and arachnology – Branch of Federal State institution Federal Research centre Tyumen Scientific Centr of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia

²Head of the Kazan Veterinary Center Sladkovo Department, S. Sladkovo, Tyumen region, Russia

E-mail: fiodorova-olia@mail.ru

Abstract. Despite the fact that biting midges (*Diptera: Ceratopogonidae*) are mass bloodsuckers in a number of regions of Siberia and the Far East, their biology in Russia and in foreign countries is still poorly understood. The purpose of this work is to study the physiological age of biting biting females in the subzone of the southern taiga of the Tyumen region. The physiological age of biting biting females was determined by the method of V.P. Polovodova and T.S. Detinova, proposed for mosquitoes, in a modification for biting biting by the number of “yellow bodies” – extensions of the egg tubes. Conducted studies on the physiological age of females of three species of *Avaritia* biting midges (*Culicoides punctatus*, *C. fascipennis*, *C. griseocens*), found in the southern taiga subzone of the forest zone. Species are massive bloodsuckers. They basically complete one gonotrophic cycle, but by the end of the season, the number of females that have laid twice reaches 20–30%. A significant part of the female population (10–22%) fails to complete a single gonotrophic cycle. Due to the cooling at the end of the summer season, a rejuvenation of the population is observed due to the death of physiologically old females. Comparison of changes in the abundance and age composition of females allows us to state that the first two species have two, and the last one, one generation during the season. Determining the physiological age of a female or the number of gonotrophic cycles she has completed, and, accordingly, bloodsucking, is, in addition to theoretical, practical interest for assessing the epidemiological situation in areas where biting midges are carriers of a number of infectious and parasitic diseases of talaremia, onchocerciasis, bluetongue, and Schmallenberg’s disease. All this indicates the relevance of studying the density of the population as carriers of infections in the Russian Federation, unfortunately, is not carried out or is being carried out, but within the framework of narrow studies and only in some regions.

Keywords: *Culicoides*, gonotrophic cycle, subzone of the southern taiga

* Статья подготовлена при финансовой поддержке Минобрнауки России (№ 121042000066-6 «Изучение и анализ эпизоотического состояния по болезням инвазионной этиологии сельскохозяйственных и непродуктивных животных, пчел и птиц, изменения видового состава и биоэкологических закономерностей цикла развития паразитов в условиях смещения границ их ареалов» / The article was prepared with the financial support of the Ministry of Education and Science of Russia (No. 121042000066-6 «Study and analysis of the epizootic state for diseases of invasive etiology of agricultural and unproductive animals, bees and birds, changes in species composition and bioecological patterns of the parasite development cycle in conditions of shifting the boundaries of their habitats»).

Кровососущим мокрецам (*Diptera: Ceratopogonidae*) свойственна гонотрофическая гармония, когда достаточно одного приема крови для одной кладки яиц. [2] Много работ посвящено изучению внутренней морфологии *Ceratopogonidae*. [1,3] В состав каждого фолликула яичников мокрецов, как и у всех двукрылых полиморфного типа, помимо ооцита входят специализированные клетки. [9,10] Гонотрофическая гармония у *Ceratopogonidae* четко продемонстрирована на серии видов из разных географических зон. [2]

Определение физиологического возраста самки или числа проделанных ею гонотрофических циклов, и соответственно приемов крови, представляет помимо теоретического, практический интерес для оценки эпидемиологической ситуации в районах, где мокрецы – переносчики инфекционных и инвазионных болезней (тяляремия, онхоцеркоз, блютанг, болезнь шмаленберга). [2, 7, 8] Физиологический возраст самок мокрецов позволяет предположить уровень численности этих насекомых.

В российской и зарубежной литературе нет полной картины аналитических исследований по изучению физиологического возраста самок кровососущих мокрецов. [6, 12]

Цель работы – определить репродуктивный потенциал самок кровососущих мокрецов (*Diptera: Ceratopogonidae*) на территории Тюменской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в окрестностях с. Малые Велижаны Нижнетавдинского района Тюменской области, в подзоне южной тайги лесной зоны в 2017 году.

Репродуктивный потенциал (физиологический возраст) самок мокрецов определяли методом В.П. Половодовой и Т.С. Детиновой, предложенным для комаров, в модификации для мокрецов по количеству «желтых тел» – расширений яйцевых трубочек. [3, 4]

Вскрытие самок мокрецов проводили по методике Е.Н. Павловского, представляющей правила препарирования мелких насекомых и клещей. Инструменты – набор стандартных лабораторных принадлежностей (препаровальные иглы, пинцеты, ножницы и другое), «лопатовидная» препаровальная игла, сделанная по модели Е.Н. Павловского, имеющая широкий конец с полукруглым свободным краем. Вскрытие самок вели в физиологическом растворе на часовом стекле под микроскопом МБС-1. По наибольшему числу «желтых тел» на одной яйцевой трубке судили о числе кладок. Для определения самок мокрецов, завершивших гонотрофический цикл, без вскрытия использовали метод А.Л. Дусе, который основан на визуальной оценке наличия пигмента в эпителиальном слое брюшка самки, накапливающегося в течение оогенеза. [11] Пигмент устойчив даже при длительном хранении самок в 96° спирте.

Имаго мокрецов отлавливали по общепринятым методикам, видовую принадлежность устанавливали с помощью определительных таблиц А.Г. Мирзаевой. [4, 5]

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Природные условия Тюменской области благоприятствуют массовому выводу кровососущих двукрылых насекомых комплекса «гнус». Территория Тюменской области характеризуется разветвленной речной сетью, наличием большого количества озер различной площади и заболоченностью, в регионе имеются разнообразные биотопы для развития мокрецов, которым свойственна экологическая пластичность при выборе мест вылода. Кроме естественных водоемов преимагинальные фазы развития мокрецов могут проходить в насыщенных органикой водоемах антропогенного происхождения (лужи и каналы возле животноводческих комплексов).

Принята классификация мест развития преимагинальных фаз мокрецов, предложенная В.М. Глухой [2], которая разделила все места вылода насекомых на две группы – водной (собственно водная среда – постоянные водоемы (озера, пруды, реки, ручьи, термальные водоемы и минеральные источники; полуводная – непостоянные водоемы (болота, заболоченные луга)) и наземной среды (гниющая древесина и кора, разлагающаяся органика животного и растительного происхождения). Основная масса имаго мокрецов нападает вблизи мест вылода, дальность их разлёта зависит от рельефа местности, характера растительности, направления и силы ветра.

Исследования по фауне и экологии кровососущих мокрецов на юге области не проводили с 60–80-х годов прошлого столетия, а по изучению физиологического возраста самок кровососущих мокрецов никогда. Поэтому вопрос очень актуален, так как представляет теоретический и практический интерес для оценки эпидемиологической ситуации в районах, где мокрецы – переносчики ряда инфекционных и инвазионных болезней.

Сезонный ход численности мокрецов характеризуется двумя подъемами, обусловленными двумя генерациями фонового вида *C. punctatus*, причем только один вид доминирует в течение всего лета. Первый подъем численности происходит во II–III декадах июня или I декаде июля, а второй – в августе. Исследователями отмечено, что в других регионах России подъем численности мокрецов за сезон формирует не один, а несколько видов. Например, фоновые виды в южной Карелии – *C. impunctatus*, *C. obsoletus* и *C. griseescens*, в средней Карелии – *C. obsoletus*, *C. punctatus*, *C. griseescens*, причем последний вид определяет второй пик численности мокрецов. [1] В условиях средней и южной части Пермской области первый максимум численности возникает из-за *C. obsoletus*, второй – *C. obsoletus*, *C. punctatus*. [15] В южной тайге Приобья под влиянием природных условий может меняться соотношение доминантных видов (*C. obsoletus*, *C. punctatus*, *C. griseescens*), которые формируют два пика численности.

За период наблюдений установлено три типа суточного ритма активности мокрецов: первый – вечерний, ночной или утренний подъемы численности и дневное отсутствие мокрецов; второй – подъемы численности только в вечерние и утренние часы, в остальное время лёта отсутствовал; третий – активность мокрецов с утра до вечера, с понижением

численности насекомых днем и ночное отсутствие. Наибольшее количество мокрецов (63,3%) отмечали утром. Максимальную активность наблюдали при температуре 7,0...18,9°C. Исследования суточной активности мокрецов в Карелии позволили В.М. Глухой выделить пять типов ритма. В других регионах России, где нет «белых» ночей, исследователи наблюдали два-три типа, среди которых наиболее распространен суточный ритм, характеризующийся утренним и вечерним подъемами численности и отсутствием ночной и дневной активности мокрецов. [5] В Пермской области А.М. Бурьловой выявлено четыре типа суточного ритма активности.

В отношении распределения нападающих мокрецов в течение суток результаты наших исследований не сходятся с данными указанных авторов, согласно которым вечером подъем численности нападающих мокрецов бывает выше, чем утром. А.Г. Мирзаева объясняет более высокий вечерний подъем численности мокрецов благоприятными условиями в это время для их нападения на протяжении всего сезона в южной тайге Томской области. К таким условиям отнесены: оптимальная освещенность к началу вечернего лёта, температура не ниже 7°C, наступающая темнота, которая ограничивает, но не прекращает нападение мокрецов. Более высокий утренний пик численности мокрецов можно объяснить тем, что мы проводили исследования при постоянном содержании животных в загонах с вечера до утра. При этом, нападавшие вечером мокрецы не улетали с территории загонов и утром росла численность из-за очередного подлета насекомых при восходе солнца.

При поиске объектов кровососания очевидно, что ведущая ориентация у мокрецов – ольфакторная, а слепни, комары и мошки в большей степени ориентируются зрительно. Только у мокрецов нами отмечен целенаправленный полет к объекту с подветренной стороны.

Установлено, что у *C. punctatus*, *C. griseescens* в условиях изучаемого региона не более двух гонотрофических циклов, значительной части самок (10...22%) не удается завершить ни одного. В связи с похолоданием в конце сезона лёта наблюдается омоложение популяции из-за гибели физиологиче-

ски старых самок. Согласно литературным данным, повторяемость гонотрофических циклов зависит не только от вида насекомого или географических условий региона, но и от погодных условий сезона. [1] В Карелии самки *C. griseescens* прodelьывают до четырех, а *C. punctatus* – двух гонотрофических цикла. [2] На территории Ивановской области самки *C. griseescens* способны завершать четыре цикла, а *C. punctatus* и *C. fascipennis* – по три. В Пермской области среди *C. griseescens* и *C. punctatus* отмечены самки с двумя «желтыми телами», осуществившие два гонотрофических цикла. [5] При температуре 18...22°C цикл завершается за четыре-шесть дней, 23...26° – два-три дня. Следовательно, для мокрецов, как и комаров, характерна повторяемость гонотрофических циклов. Их количество зависит от продолжительности жизни особи, температуры и других условий.

В подзоне южной тайги лесной зоны лёта мокрецов начинался в III декаде мая и продолжался до сентября-начала октября, в зависимости от выпадения снега. Общий период активности мокрецов при благоприятных метеорологических условиях – 3,5...4,0 мес.

Анализ видового состава мокрецов относительно сезонной динамики показал, что основной фоновый вид – *Culicoides punctatus* Mg., а субдоминирующие виды – *C. fascipennis* St., *C. griseescens* Edw.

Физиологический возраст самок трех наиболее многочисленных видов кровососущих мокрецов изучали в подзоне южной тайги лесной зоны на территории Нижнетавдинского района (с. Велижаны) в течение летнего сезона 2017 года. Всего исследовано 1450 самок (табл.).

Culicoides punctatus (Meigen, 1804) – самый массовый вид, отлавливался с середины июня по I декаду сентября. Первый максимум численности наблюдали в III декаде июня, второй – в середине августа. Всего исследовано 800 самок. В первом сборе выявлены только неклавшие. Один раз клавшие самки обнаружены в III декаде июня – 12%. В июле на фоне общего снижения численности наблюдали уменьшенные доли неклавших самок, число которых к концу месяца достигло 29%. Количество клавших самок при этом увеличилось до 71%, причем в середине июля появились единичные самки, завершившие

Соотношение возрастных групп самок мокрецов за летний сезон 2017 года

Декада месяца	<i>C. punctatus</i>				<i>C. fascipennis</i>				<i>C. griseescens</i>			
	число исследованных самок	количество гонотрофических циклов			число исследованных самок	количество гонотрофических циклов			число исследованных самок	количество гонотрофических циклов		
		ни одного	один	два		ни одного	один	два		ни одного	один	два
II-я декада июня	100	100/100	0	0	50	50/100	0	0	–	–	–	–
III-я декада июля	100	88/88	12/12	0	100	94/94	6/6	0	10	10/100	0	0
I-я декада июля	100	74/74	26/26	0	100	79/79	21/21	0	15	12/80	3/20	0
II-я декада июля	100	57/57	41/41	2/2	100	44/44	46/46	10/10	20	9/45	11/55	0
III-я декада июля	100	29/29	58/58	13/13	100	32/32	53/53	15/15	20	5/25	14/40	1/5
I-я декада августа	100	56/56	34/34	10/10	100	51/51	42/42	7/7	10	3/30	6/60	1/10
III-я декада августа	100	22/22	48/48	30/30	20	2/10	11/55	7/35	5	1/20	3/60	1/20
I-я декада сентября	100	46/46	40/40	14/14	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Числитель – число самок; знаменатель – % от числа вскрытых.

два гонотрофических цикла, а к концу месяца — 3%. В начале августа увеличивалась численность мокрецов, в том числе неклавших самок (56%). Среди клавших самок (34%) были один раз клавшие и 10% — два раза. К концу августа количество клавших самок увеличилось до 78%, в том числе один раз клавших — 48%, два раза — 30%. В I-й декаде сентября в связи с неблагоприятными погодными условиями и ограничением периода суточной активности произошло омоложение популяции из-за гибели физиологически старых самок. Количество клавших самок уменьшилось до 54%, среди которых два раза клавшие — 14%.

Составление сезонного хода численности и возрастного состава самок мокрецов *C. punctatus* показало, что второй подъем численности сопровождался омоложением популяции, что объясняется началом лёта второй генерации этого вида.

Culicoides fasicipennis (Staeger, 1839) — субдоминирующий вид регистрировали в учетах с середины июня до конца августа. Исследовано 570 самок. Самки, проделавшие одну яйцекладку, появились в конце III декады июля (10%). К концу III декады июля оставалось 32% неклавших самок, один и два раза клавших — 53 и 15% соответственно. Популяция омолаживалась в начале августа, когда количество неклавших самок увеличилось до 51%. К концу августа численность популяции сильно сократилась и из 20 исследованных самок неклавших было 10%, один раз клавших — 55 и два раза — 35%. Омоложение популяции в начале августа, совпавшее с увеличением численности мокрецов этого вида, свидетельствует о наличии двух генераций.

Culicoides grisescens (Edwards, 1939) — малочисленный вид встречался в учетах с III декады июня до конца августа. Из-за низкой численности этого вида всего было исследовано 80 самок. Один раз клавшие самки появились в I декаде июля, два раза — в III декаде июля. Количество клавших самок увеличивалось до окончания лёта, максимальное число один раз клавших самок составило 60, два раза — 20%. Полученные данные указывают на то, что *C. grisescens* на юге Тюменской области — моновольтинный.

Таким образом, проведенными исследованиями по определению физиологического возраста установлено, что в условиях юга Тюменской области самки наиболее многочисленных видов *C. punctatus*, *C. fasicipennis* и *C. grisescens* завершают в основном один гонотрофический цикл (55...60%), но к концу сезона количество два раза клавших самок достигает 20...30%. Значительной части популяции самок (10...22%) не удается завершить ни одного гонотрофического цикла. В связи с похолоданием в конце лета наблюдается омоложение популяции из-за гибели физиологически старых самок. Сопоставление изменений численности и возрастного состава самок позволяет утверждать, что первые два вида имеют две, а последний — одну генерацию за сезон.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Амасова И.С. О гонотрофических отношениях мокрецов рода *Culicoides* (Diptera, Heleidae) // Энтомологическое обозрение. 1959. № 38 (4). С. 774–789

2. Глухова В.М. Кровососущие мокрицы рода *Culicoides* и *Forcipomyia* (Ceratopogonidae). Ленинград: Наука, 1989. 406 с.
3. Глухова В.М. О гонотрофическом цикле у мокрецов с. *Culicoides* (Diptera, Heleidae) в Карельской АССР. О гонотрофических циклах карликов *Culicoides* (Diptera, Heleidae) в Карельской АССР. Паразитол. сб. // Зоол. ин-та АН СССР. 1958. № 18. С. 239–254.
4. Детьнова Т.С., Расницын С.П. Унификация методов учета численности кровососущих двукрылых насекомых // Медицинская паразитология. 1978. № 47 (5). С. 84–92.
5. Мирзаева А.Г. О фауне мокрецов Приобья // Труды Биологического института Сибирского отделения Академии наук СССР, 1963. С. 82–87.
6. Мирзаева А.Г. Кровососущие мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae) Тункинской котловины. Новосибирск: Наука, 1974. С. 110–115.
7. Спрыгин А.В., Федорова О.А., Бабин Ю.Ю. и др. Кровососущие мошки (Diptera: Ceratopogonidae) и их роль в распространении блумтанга и болезней Шмалленберга в России. Агробиология // Agricultural biology Учредители: АНО Редакция журнала «Сельскохозяйственная биология». 2015. № 50 (2) С. 183–197. DOI: 10.15389/agrobiology.2015.2.183rus.
8. Спрыгин А.В., Федорова О.А., Бабин Ю.Ю. и др. Колебания сезонной численности мошек *Culicoides* в Смоленской, Псковской и Владимирской областях Западной России в 2013 г. // Veterinaria Italiana. 2016. 52 (3–4). С. 231–234. doi: 10.12834/VetIt.254.2305.3
9. Филимонова С.А., Бродская Н.К. Ультроструктурное исследование оогенеза кровососущих мокрецов рода *Culicoides* Latr. (Diptera, Ceratopogonidae) // Энтномол. Обзорение. 1998. № 4. С. 737–752.
10. Lysyk T.J. Seasonal abundance, parity, and survival of adult *Culicoides sonorensis* (Diptera, Ceratopogonidae) in southern Alberta, Canada. Journal of Medical Entomology. 2007. Vol. 44. № 6. PP. 959–969. https://doi.org/10.1093/jmedent/44.6.959
11. Dyce A.L. The recognition of nulliparous and parous *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) without dissection // Austr. End. Soc. 8. 1969. PP. 11–15. doi.org/ 10.1111/J.1440-6055.1969.tb00727
12. Linley J.R. The ovarian cycle in *Culicoides barbosai* Wirth & Blanton and *C. furens* (Poey) (Diptera, Ceratopogonidae) // Bulluten of Entomogical Research. 1966. 57 (1). 1-17
13. Fiodorova O.A. Physiological age of female blood-sucking midges (Diptera, Ceratopogonidae) in the south of Tyumen oblast. Biosystems Diversity. 2018. Vol. 26. № 3. PP. 179–182. DOI: 10.15421/011827.

REFERENCES

1. Amasova I.S. O gonotroficheskikh otnosheniyah mokrecov roda *Culicoides* (Diptera, Heleidae) // Entomologicheskoe obozrenie. 1959. № 38 (4). S. 774–789
2. Gluhova V.M. Krovososushchie mokricy roda *Culicoides* i *Forcipomyia* (Ceratopogonidae). Leningrad: Nauka, 1989. 406 s.
3. Gluhova V.M. O gonotroficheskom cikle u mokrecov s. *Culicoides* (Diptera, Heleidae) v Karel'skoj ASSR. O gonotroficheskikh ciklah karlikov *Culicoides* (Diptera, Heleidae) v Karel'skoj ASSR. Parazitol.sb. // Zool.in-ta AN SSSR, 1958. № 18. S. 239–254.
4. Detinova T.S., Rasnicyn S.P. Unifikaciya metodov ucheta chislennosti krovososushchih dvukrylyh nasekomyh // Medicinskaya parazitologiya. 1978. № 47 (5). S. 84–92.

5. Mirzaeva A.G. O faune mokrecov Priob'ya // Trudy Biologicheskogo instituta Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR, 1963. S. 82–87.
6. Mirzaeva A.G. Krovososushchie mokrecy (Diptera, Ceratopogonidae) Tunkinskoj kotloviny. Novosibirsk: Nauka, 1974. S. 110–115.
7. Sprygin A.V., Fedorova O.A., Babin Yu.Yu. i dr. Krovososushchie moshki (Diptera: Ceratopogonidae) i ih rol' v rasprostranenii blumtanga i boleznej Shmallenberg v Rossii. Agrobiologiya // Agricultural biology Uchrediteli: ANO Redakciya zhurnala "Sel'skohozyajstvennaya biologiya". 2015. № 50 (2) S. 183–197. DOI: 10.15389/agrobiology.2015.2.183rus.
8. Sprygin A.V., Fedorova O.A., Babin Yu.Yu. i dr. Kolebaniya sezonnoj chislennosti moshek Culicoides v Smolenskoj, Pskovskoj i Vladimirskoj oblastyah Zapadnoj Rossii v 2013 g. // Veterinaria Italiana. 2016. 52 (3-4). S. 231–234. doi: 10.12834/VetIt.254.2305.3
9. Filimonova S.A., Brodskaya N.K. Ul'trostrukturnoe issledovanie oogeneza krovososushchih mokrecov roda Culicoides Latr. (Diptera, Ceratopogonidae) // Entomol. Obozrenie. 1998. № 4. S. 737–752.
10. Lysyk T.J. Seasonal abundance, parity, and survival of adult Culicoides sonorensis (Diptera, Ceratopogonidae) in southern Alberta, Canada. Journal of Medical Entomology. 2007. Vol. 44. № 6. PP. 959–969. <https://doi.org/10.1093/jmedent/44.6.959>
11. Dyce A.L. The recognition of nulliparous and parous Culicoides (Diptera: Ceratopogonidae) without dissection // Austr. Ent. Soc. 8. 1969. PP. 11–15. doi: [10.1111/J.1440-6055.1969.tb00727](https://doi.org/10.1111/J.1440-6055.1969.tb00727)
12. Linley J.R. The ovarian cycle in Culicoides barbosai Wirth & Blanton and C. furens (Poey) (Diptera, Ceratopogonidae) // Bull. Entomol. Res. 57 (1). 1–17
13. Fiodorova O.A. Physiological age of female blood-sucking midges (Diptera, Ceratopogonidae) in the south of Tyumen oblast. Biosystems Diversity. 1966. Vol. 26. № 3. Pp. 179–182. DOI: 10.15421/011827.