

УДК 595.773.4:591.4

© 1999 г. Н. А. КУЛИКОВА, О. К. СТАКОВЕЦКАЯ,
Т. В. СУРАКОВА, А. И. РАТЫНИ**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ГОЛОВЫ И
СКЛЕРИТОВ ХОБОТКА МУХ СЕМЕЙСТВА MUSCIDAE (DIPTERA)**

Семейство настоящих мух, или Muscidae, — одно из наиболее многочисленных по количеству видов среди двукрылых насекомых. Экология взрослых мух и их преимагинальных стадий разнообразна, что обуславливает их важное практическое значение в экосистемах. Ряд видов хищников-энтомофагов регулирует численность насекомых, в том числе и кровососущих. Имаго синантропных видов Muscidae могут принимать участие в переносе возбудителей опасных инфекционных заболеваний, цист простейших и яиц гельминтов. Большой интерес поэтому представляет изучение биологии и морфологии представителей данного семейства.

Изучение морфологической изменчивости признаков позволяет определить их функциональную значимость и направление действия естественного отбора в природных популяциях (Яблоков, 1987). Несмотря на многочисленные работы, посвященные исследованию Muscidae, в отечественной и зарубежной литературе отсутствуют данные об изменчивости основных склеритов хоботка, а также о наличии корреляции между различными параметрами, что и определило цель настоящего исследования.

Материалом для исследования послужили собственные сборы мух, проведенные в городе Иваново в 1997–1998 гг., и коллекционные материалы кафедры биологии Ивановской государственной медицинской академии. Для определения имаго Muscidae использовали «Определитель насекомых Европейской части СССР» (Зимин, Эльберг, 1970). Правильность видовой идентификации подтверждена профессором А. М. Лобановым, за что авторы выражают ему глубокую благодарность.

Методика исследования заключалась в следующем. Голову мухи отделяли и измеряли длину, ширину, высоту при помощи окулярной линейки бинокулярного микроскопа. Хоботок помещали в 10 % раствор едкого калия на сутки, извлекали, промывали дистиллированной водой. Длину хоботка измеряли, затем разделяли склериты ротового аппарата, готовили временные спирто-глицериновые препараты и микроскопировали. Морфометрические исследования проводили двумя способами. Основную часть показателей (длину и ширину склеритов) измеряли окулярной линейкой микроскопа «Биолам-6», а число псевдотрахей и престомальных зубов в лабеллулах, площади зон фильтрации и механического воздействия на субстрат или объект питания определяли при помощи анализатора изображений и компьютерной программы «ВидеоТест-Мастер 4.0», разработанной ООО «Иста-ВидеоТест» (г. Санкт-Петербург).

Статистическая обработка полученных количественных данных проводилась в программе Microsoft Excel 97, компьютерной программе Stadia и при помощи микрокалькулятора «Электроника МК-51». Для определения коэффициентов сопряженной корреляции была написана специальная компьютерная программа, в которой проведены соответствующие вычисления. Достоверность и уровень значимости показателей оценивали по соответствующим таблицам пособия «Биометрия» (Лакин, 1980). Потоки изменчивости основных параметров склеритов хоботка — по методике, предложенной А. В. Яблоковым (1987), построены в программе Microsoft Excel 97.

Морфометрические исследования хоботка были проведены у четырёх видов мух с различным характером имагинального питания. Мухи *Coenosia tigrina* F. являются хищниками-энтомофагами (LeRoux, Perron, 1960), *Musca domestica* L. — полифагами (Зимин, 1951; Дербенёва-Ухова, 1952), а осенние жигалки *Stomoxys calcitrans* L. — облигатными гематофагами. Сведения о характере питания имаго *Thricops nigrifrons* R.-D. в литературе отсутствуют, известно только, что личинки этого вида были обнаружены А. М. Лобановым в лесной подстилке.

Исследование ротового аппарата показало, что *C. tigrina*, *M. domestica* и *T. nigrifrons* имеют различные морфотипы мускоидного хоботка, а *Stomoxys calcitrans* — глоссиноидный хоботок скребуще-сосущего типа (Шванвич, 1949; Куликова, 1998).

Мухи *C. tigrina* имеют оральный диск прокалывающе-фильтрующе-сосущего типа. Он характеризуется мощным развитием зоны механического воздействия на объект питания и слабо развитой зоной фильтрации с короткими псевдотрахеями. Престомальные зубы крупные, одновоскршнные, на широком основании, межзубное вооружение представлено многочисленными острыми хитиновыми шипиками, расположенными не только между престомальными зубами, но и на поверхности орального диска.

У *M. domestica* и *T. nigrifrons* оральный диск разрыхляюще-фильтрующе-сосущего типа; в зоне механической переработки пищи – престомальные зубы и пластинчатое межзубное вооружение. Престомальные зубы *M. domestica* расширенные и зазубренные у вершины, а у *T. nigrifrons* – тонкие двувоскршнные с расширенным основанием.

Морфологические особенности хоботка осенней жигалки связаны с характером питания. Зона фильтрации орального диска отсутствует, в зоне механического воздействия на покровы прокормителя находятся крупные престомальные зубы с многочисленными микрозубами на поверхности.

При помощи анализатора изображений впервые определены средние значения площадей зоны механического воздействия на субстрат или объект питания и зоны фильтрации орального диска, соотношение которых может быть использовано как один из дополнительных показателей для характеристики морфотипов. На рисунке 1 приведены значения площадей этих зон, а на рисунке 2 – доля каждой из них (в %) от общей площади орального диска. У *M. domestica* и *T. nigrifrons* значительно преобладает зона фильтрации, составляя более 90 % площади орального диска. Отношение площади зоны фильтрации к площади зоны механического воздействия на пищевую субстрат у *M. domestica* составляет 21,8, а у *T. nigrifrons* – 16,73. Хищник-энтомофаг *C. tigrina* отличается большей зоной механического воздействия на объект питания, причем соотношение площадей составляет 0,61.

Нами были рассчитаны средние величины по 27 показателям размеров склеритов хоботка (у каждого вида более чем по 20 особям). Основные показатели длины и ширины склеритов хоботка имеют нормальное распределение (Лакин, 1980). Коэффициент вариации размеров склеритов хоботка у каждого вида приведен в таблице.

По данным таблицы можно отметить, что большинство параметров хоботка имеют низкое значение коэффициента вариации (до 10 %). Существенных различий показателей коэффициента вариации одних и тех же признаков у исследованных видов не обнаружено. Наименьшая вариабельность (менее 5 %) отмечена для размеров головы, длины фулькрума, щупика, лабеллума, лабрум-эпифаринкса, количества псевдотрахей и престомальных зубов орального диска. Длина склеритов фулькрума, верхней губы, прементума и лабеллумов орального диска меньше варьирует, чем их ширина. На основе этих данных построены потоки изменчивости основных параметров склеритов хоботка (рис. 3) по методике, предложенной А. В. Яблоковым (1987). На нижней границе потока изменчивости расположены параметры наиболее функционально важных структур хоботка, находящиеся под сильным давлением естественного отбора, наибольшее число таких параметров отмечается у *S. calcitrans* и *T. nigrifrons*; на верхней границе – или менее функционально важные признаки, или признаки, вариабельность которых может поддерживаться отбором. Детальный анализ полученных данных позволяет установить, что *M. domestica*, *S. calcitrans* и *T. nigrifrons* имеют низкую изменчивость большинства склеритов, что может свидетельствовать о наличии давления естественного отбора на величину основных морфометрических показателей склеритов ротового аппарата. У хищника-энтомофага *C. tigrina* наблюдаются сравнительно более высокие колебания вариабельности признаков. Вариабельность, очевидно, поддерживается естественным отбором, что повышает адаптационный потенциал вида в условиях питания мелкими насекомыми с неодинаковой жесткостью хитинового покрова. В то же время у всех изученных видов ширина гипофаринкса изменяется в больших пределах, что можно связать с ослаблением отбора по данному показателю ввиду его меньшей функциональной значимости.

Для данных видов с целью выявления зависимости между размерами склеритов хоботка и головы было рассчитано более 250 линейных коэффициентов корреляции. Между размерами склеритов хоботка существуют как положительные, так и отрицательные достоверные корреляционные связи. Эти данные послужили основой для построения корреляционных колец (рис. 4). Можно отметить преобладание у всех видов положительных связей: у *C. tigrina* – в 7 из 13 установленных связей (рис. 4А), *S. calcitrans* – в 14 из 16 (рис. 4В), у *T. nigrifrons* лишь одна отрицательная связь (рис. 4Г), у *M. domestica* все корреляционные связи положительные (рис. 4Б).

**Линейные размеры и коэффициент вариации
параметров головы и склеритов хоботка мух**

№ п/п	Склериты хоботка	<i>Coenosia tigrina</i>	<i>Musca domestica</i>	<i>Stomoxys calcitrans</i>	<i>Thricops nigrifrons</i>
1	Высота головы, мм	1,383±0,059 (4,27%)	1,665±0,023 (1,38%)	1,395±0,030 (2,15%)	1,350±0,054 (4%)
2	Ширина головы, мм	1,775±0,021 (1,18%)	2,403±0,039 (1,62%)	2,178±0,023 (1,06%)	1,868±0,067 (3,59%)
3	Длина головы, мм	1,625±0,036 (2,22%)	2,020±0,023 (1,14%)	1,997±0,023 (1,15%)	1,729±0,057 (3,3%)
4	Длина хоботка, мм	1,900±0,071 (3,74%)	1,988±0,027 (1,36%)	3,511±0,037 (1,05%)	1,500±0,042 (2,80%)
5	Длина задней стенки фулькрума, мм	1,030±0,049 (4,76%)	1,065±0,013 (0,94%)	1,175±0,041 (3,49%)	0,926±0,018 (1,94%)
6	Ширина проксимальной части фулькрума, мм	0,587±0,027 (4,60%)	0,889±0,011 (1,24%)	0,846±0,023 (2,72%)	0,661±0,021 (3,18%)
7	Длина щупика, мм	0,767±0,027 (3,52%)	0,747±0,011 (1,47%)	0,574±0,017 (2,96%)	0,619±0,021 (3,39%)
8	Ширина средней части щупика, мм	0,052±0,048 (9,23%)	0,102±0,004 (3,9%)	0,038±0,003 (7,37%)	0,074±0,004 (5,41%)
9	Длина максилл, мм	0,468±0,034 (7,26%)	0,626±0,009 (1,44%)	0,724±0,022 (3,04%)	0,416±0,017 (4,09%)
10	Ширина дистальной части максилл, мм	0,035±0,002 (5,71%)	0,025±0 (0%)	0,033±0,015 (4,55%)	0,026±0,0004 (1,54%)
11	Длина лабрум-эпифаринкса, мм	0,782±0,014 (1,80%)	0,672±0,012 (1,79%)	2,123±0,045 (2,12%)	0,588±0,018 (3,06%)
12	Ширина основания верхней губы, мм	0,128±0,01 (7,81%)	0,195±0,005 (2,6%)	0,141±0,007 (4,96%)	0,180±0,016 (8,89%)
13	Длина прементума, мм	0,855±0,045 (5,26%)	0,513±0,010 (1,94%)	2,154±0,032 (1,49%)	0,511±0,013 (2,54%)
14	Ширина средней части прементума, мм	0,450±0,044 (9,78%)	0,462±0,007 (1,52%)	1,188±0,073 (6,14%)	0,391±0,023 (5,88%)
15	Длина гипоглоссы, мм	0,828±0,025 (3,02%)	0,608±0,018 (2,96%)	2,096±0,003 (1,43%)	0,550±0,014 (2,80%)
16	Ширина средней части гипоглоссы, мм	0,130±0,005 (3,85%)	0,172±0,005 (2,91%)	2,110±0,014 (6,64%)	0,174±0,007 (4,02%)
17	Длина гипофаринкса, мм	0,707±0,051 (7,21%)	0,518±0,011 (2,12%)	1,938±0,037 (1,91%)	0,520±0,018 (3,46%)
18.	Ширина гипофаринкса, мм	0,048±0,0048 (0,1%)	0,077±0,003 (3,9%)	0,039±0,007 (17,94%)	0,071±0,007 (9,86%)
19	Длина фурки, мм	0,400±0,007 (1,75%)	0,801±0,014 (1,75%)	0,349±0,021 (6,02%)	0,554±0,015 (2,71%)
20	Длина лабеллума, мм	0,317±0,008 (2,52%)	1,010±0,019 (1,88%)	0,219±0,008 (3,79%)	0,674±0,028 (4,15%)
21	Ширина лабеллума, мм	0,183±0,012 (6,57%)	0,416±0,009 (2,16%)	0,115±0,003 (2,87%)	0,294±0,011 (3,74%)
22	Число псевдотрахей лабеллума	4,5±0,224 (4,98%)	33,11±0,59 (1,78%)	0	17,0±0,602 (3,54%)
23	Диаметр центральных псевдотрахей у орального отверстия, мкм	7,66±0,528 (6,89%)	12,16±0,274 (2,25%)	0	13,95±0,282 (2,02%)
24	Диаметр краевых участков центральных псевдотрахей, мкм	7,66±0,528 (6,89%)	6,152±0,265 (4,31%)	0	6,947±0,223 (3,21%)
25	Диаметр заднего собирательного псевдотрахеального канала, мкм	—	33,13±0,897 (2,71%)	—	21,44±1,048 (4,89%)
26	Число престомаальных зубов	3,167±0,167 (5,27%)	4,74±0,1 (2,11%)	5 (0%)	5,714±0,194 (3,40%)
27	Средняя длина центральных престомаальных зубов, мкм	119,5±11,57 (9,68%)	75,3±1,97 (2,62%)	64,05±1,083 (1,69%)	57,5±1,075 (1,87%)

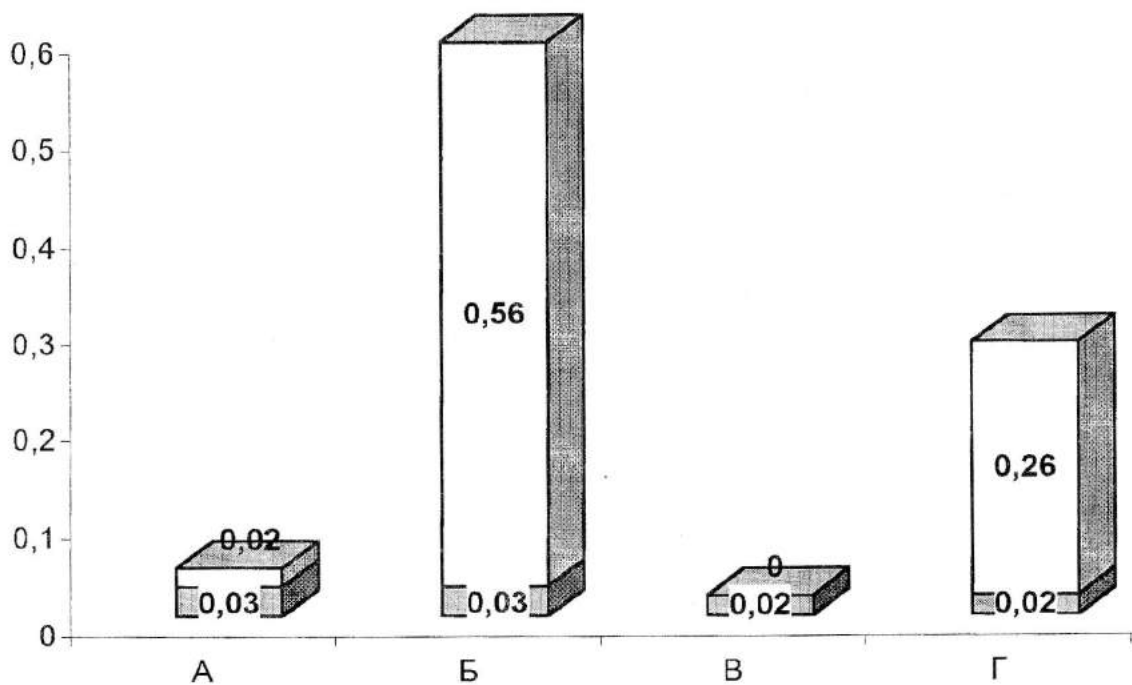


Рис. 1. Соотношение площадей (в мм²) зоны механического воздействия на субстрат или объект питания (серый цвет) и зоны фильтрации (белый цвет) (А – *Coenosia tigrina*, Б – *Musca domestica*, В – *Stomoxys calcitrans*, Г – *Thricops nigrifrons*).

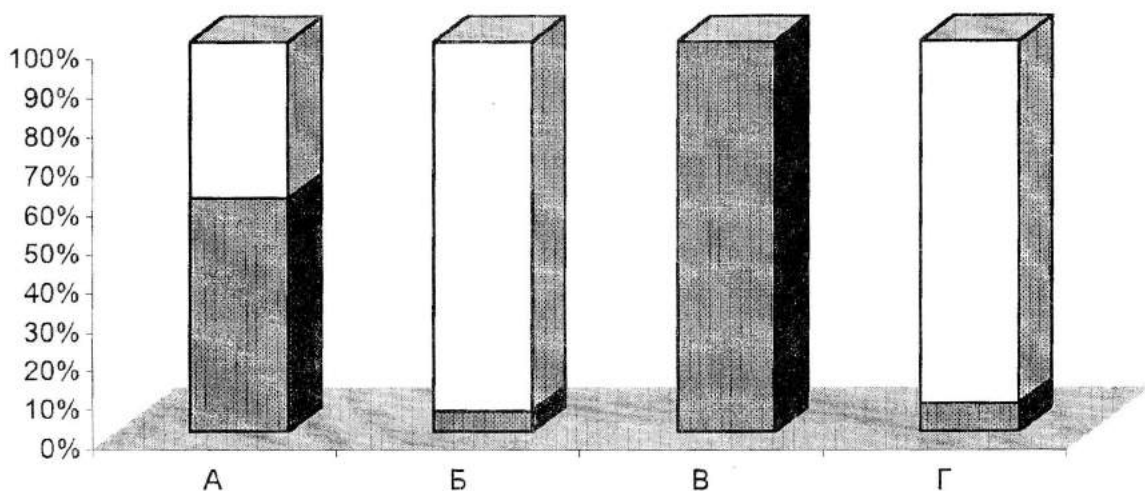


Рис. 2. Относительные размеры зон орального диска (в %) (А – *Coenosia tigrina*, Б – *Musca domestica*, В – *Stomoxys calcitrans*, Г – *Thricops nigrifrons*).

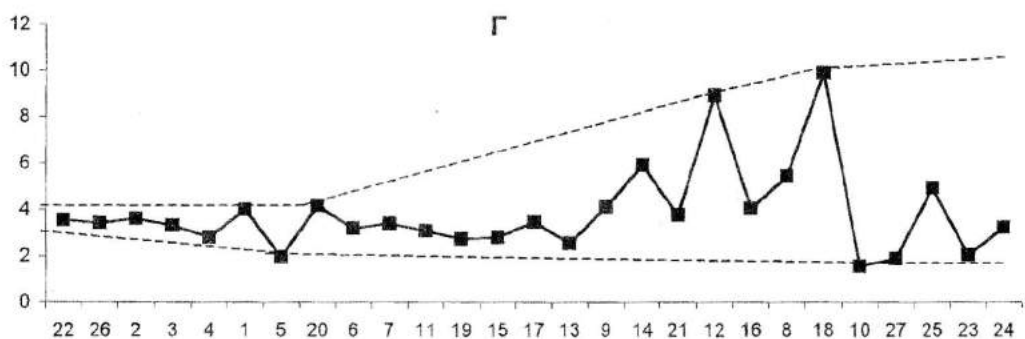
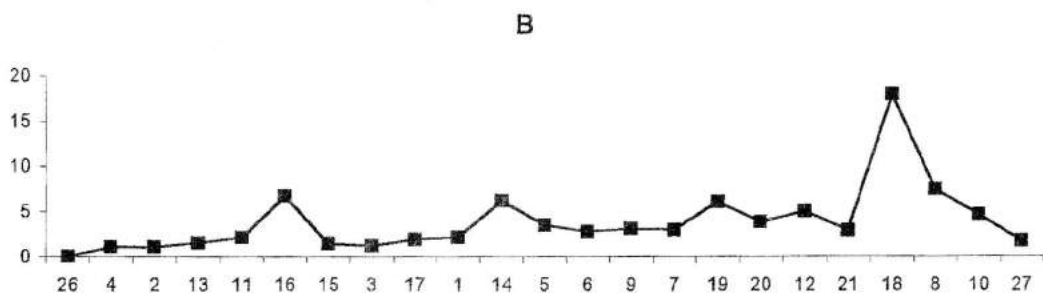
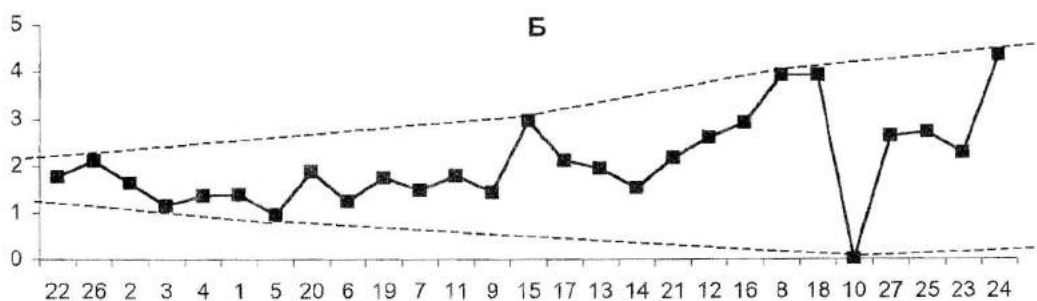
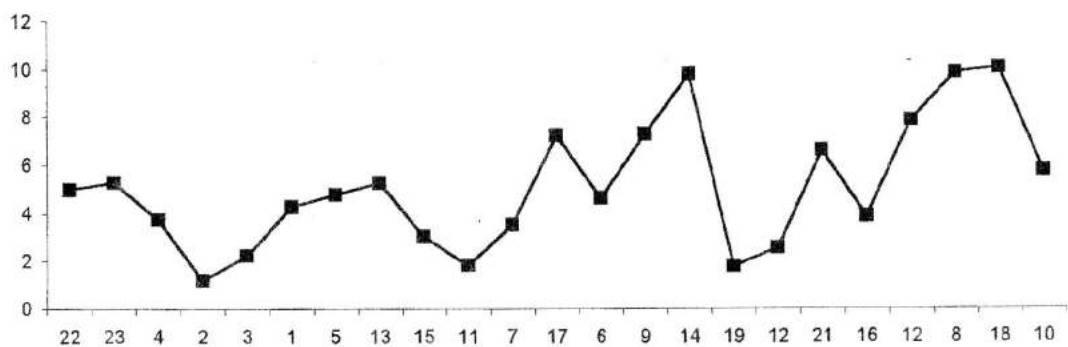
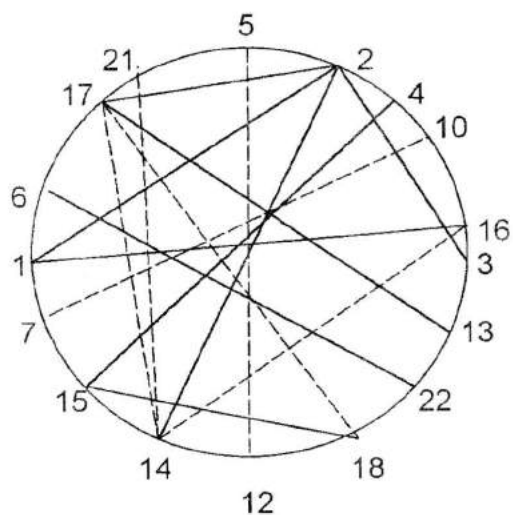
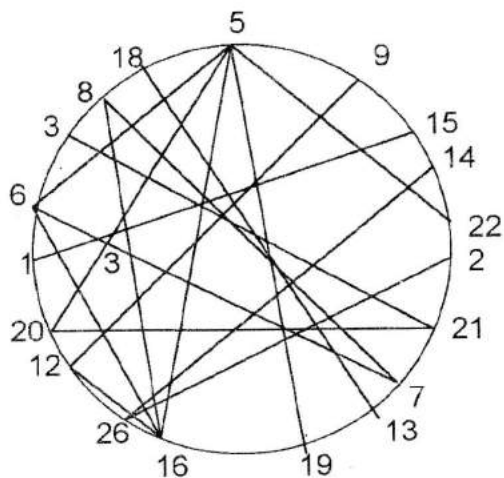


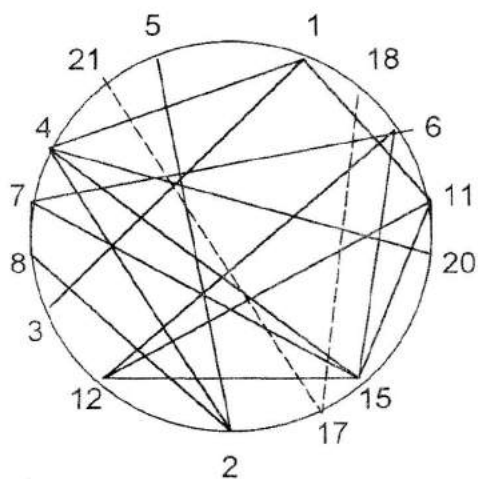
Рис. 3. Потоки изменчивости размеров головы и склеритов хоботка.
 По оси абсцисс – параметры головы и склеритов хоботка, соответствующие нумерации признаков в таблице; по оси ординат – коэффициент вариации в процентах.
 А – *Coenosia tigrina*; Б – *Musca domestica*; В – *Stomoxys calcitrans*; Г – *Thricops nigrifrons*.



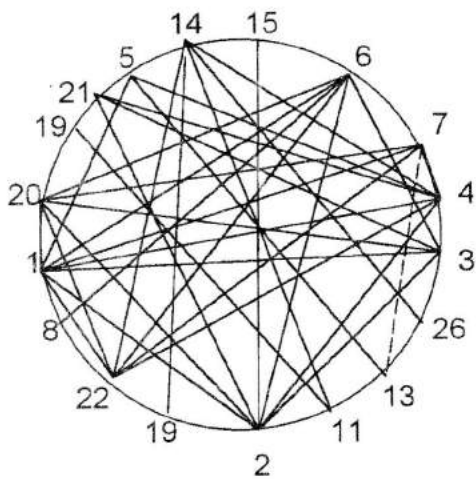
А



Б



В



Г

Рис. 4. Корреляционные кольца достоверных связей между параметрами склеритов хоботка: А – *Coenosia tigrina*, Б – *Musca domestica*, В – *Stomoxys calcitrans*, Г – *Thricops nigrifrons*. (Положительные достоверные связи показаны сплошной линией, отрицательные – пунктирной. Коэффициент корреляции признаков выше 0,7 (при уровне значимости 5 %). Нумерация признаков соответствует данным таблицы).

Для обнаружения сопряженной корреляции у каждого конкретного вида были отобраны по три параметра, между которыми имела место достоверная линейная корреляционная связь (значение коэффициента парной корреляции не менее 0,75). Вычисление коэффициента сопряженной корреляции выявило у *T. nigrifrons* многочисленные достоверные положительные связи (уровень значимости 5 %) между размерами головы, шириной фулькрума и длиной лабеллума орального диска; размерами головы и длиной хоботка; между высотой головы, шириной фулькрума, количеством псевдотрахей орального диска, а также многими другими параметрами. Это означает, что по мере увеличения размеров одного из склеритов пропорционально изменяются размеры двух других. У других изученных видов таких взаимозависимостей обнаружено значительно меньше (от одной до трёх). *S. calcitrans* имеет корреляционную связь между длиной склеритов гаустеллума: лабрум-эпифаринкса, прементума и гипоглоссы, в то же время длина первых двух склеритов коррелирует с шириной фулькрума.

Длина лабеллума у данного вида связана лишь с длиной хоботка. Можно предположить, что по мере адаптации к определенному типу имагинального питания уменьшается зависимость между линейными размерами мухи и размерами отдельных склеритов хоботка, непосредственно участвующих в добывании и поглощении пищи определенной консистенции. Чем выше специализация, тем более важно для вида сохранение строго определенных размеров склеритов, имеющих важное функциональное значение в питании особи, что и было отмечено при анализе сопряженной корреляции между показателями у облигатных гематофагов и энтомофагов. Между тем, у менее специализированных видов мух с разрыхляюще-фильтрующе-сосущим типом мускоидного хоботка наблюдается взаимозависимость между основными частями хоботка. Закономерные изменения параметров склеритов хоботка свидетельствуют о наличии тесных связей между склеритами в процессе онто- и филогенеза видов.

Малые значения коэффициента вариации большинства параметров склеритов хоботка свидетельствуют о том, что ротовой аппарат изученных видов мух семейства Muscidae находится под жестким контролем естественного отбора. Эти данные согласуются с идеей В. Ф. Зайцева (1987) о важной роли имагинального питания у двукрылых насекомых, обеспечивающего восполнение энергии для увеличения сроков жизни имаго и более полной реализации репродуктивного потенциала особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дербенёва-Ухова В. П. Мухи и их эпидемиологическое значение. – М.: Медгиз, 1952. – 272 с.
- Зайцев В. Ф. Имагинальное питание как один из факторов биологического прогресса двукрылых // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. – Л., 1987. – С. 33–36.
- Зимин Л. С. Насекомые двукрылые. Т. XVIII, вып. 4. Семейство Muscidae. Настоящие мухи (трибы Muscini, Stomoxydini). – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 285 с. (Фауна СССР: Н. С. № 45).
- Зимин Л. С., Эльберг К. Ю. Семейство Muscidae // Определитель насекомых европейской части СССР. Т.5: Двукрылые, блохи. Ч. 2. – Л.: Наука, 1970. – С. 511–595.
- Куликова Н. А. Морфологические типы ротового аппарата имаго мух (Diptera, Calyptrata) // Пробл. энтомологии в России: Сб. науч. тр. XI Съезда Русск. энтомол. о-ва (г. Санкт-Петербург, 23–26 сент. 1997 г.). – Т. 1. – СПб., 1998. – С. 226.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1980. – С. 294.
- Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – С. 106–125.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высш. шк., 1987. – С. 194–199.
- LeRoux E. J., Perron J. P. Descriptions of immature stages of *Coenosia tigrina* (F.) (Diptera: Anthomyiidae), with notes on hibernation of larvae and predation by adults // Can. Entomol. – 1960. – V. 42, № 4. – P. 284–296.

Ивановская государственная медицинская академия

N. A. KULIKOVA, O. K. STAKOVETSKAYA, T. V. SURAKOVA, A. I. RATYNI

INTRASPECIES VARIABILITY OF THE MUSCIDAE (DIPTERA) HEAD AND PROBOSCIS SIZES

Ivanovo State Medical Academy

SUMMARY

The head and parts of the proboscis of 4 Muscidae species were examined morphometrically. The data were statistically processed. Coefficients of variation of these parameters were determined. Coefficients of correlation and conjugated correlation were calculated. The insignificant variability of the majority of parameters was noticed. The degree of their correlation to the species fed on food of different nature was established.