

Мускулатура яйцеклада двукрылых семейства Scathophagidae (Diptera) в связи с образом жизни личинок

Musculature of the ovipositor of Scathophagidae (Diptera) with reference to the larval habits

А.Н. Овчинников, О.Г. Овчинникова
A.N. Ovchinnikov, O.G. Ovtshinnikova

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург 199034 Россия
Zoological institute Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab., 1, St.-Petersburg 199034 Russia. E-mail: anovchi@gmail.com, brach@zin.ru

Ключевые слова: Diptera, Scathophagidae, мускулатура яйцеклада.

Key words: Diptera, Scathophagidae, ovipositor musculature.

Резюме. Изучено строение склеритов и мускулатуры яйцеклада 4 видов двукрылых семейства Scathophagidae: *Cordilura ciliata* (Meigen, 1826), *Scathophaga suilla* (Fabricius, 1794), *S. litorea* (Fallén, 1819) и *Pogonota barbata* (Zetterstedt, 1860). Обсуждаются адаптации строения скелета и мускулатуры яйцеклада этих видов, обеспечивающие откладку яиц в разные среды обитания личинок (растения и полужидкая среда), и связь особенностей строения яйцеклада с пищевой специализацией личинок. Переход от строения яйцеклада скатофагид с личинками-фитофагами к строению яйцеклада у скатофагид с другими типами питания вызвал морфологические перестройки в большей степени скелета, чем мускулатуры яйцеклада.

Abstract. Structure of the ovipositor sclerites and musculature was investigated in 4 species of Scathophagidae: *Cordilura ciliata* (Meigen, 1826), *Scathophaga suilla* (Fabricius, 1794), *S. litorea* (Fallén, 1819) and *Pogonota barbata* (Zetterstedt, 1860). Adaptations of the ovipositor structure and muscles associated with changes of the oviposition substrate due to new larval habits (plants and semi-liquid material) are analyzed. Changes of the ovipositor structure of scathophagids with phytophagous larvae to ovipositor structure in scathophagids with other types of the larval feeding habits are based more on the ovipositor skeleton than on its muscles.

Введение

Личинки большинства видов двукрылых семейства Scathophagidae фитофаги; часть – сапрофаги и хищники. В зависимости от особенностей биологии личинок самки откладывают яйца на растения и в них, в жидкий и полужидкий субстраты. Фитофагия личинок в этом семействе, по-видимому, эволюционно первична. При этом переход личинок в другую трофическую группу связан не только с адаптациями, возникающими у самих личинок, но и с адаптациями у имаго, в частности, у самок для обеспечения откладки яиц в иную среду. Такие адаптации касаются в первую очередь строения яйцеклада самок. Строение склеритов яйцеклада скатофагид использовалось разными авторами как диагностический признак. Сравнительно-

морфологический анализ строения яйцекладов на основе изучения представителей семейства с различной биологией, в том числе с разными средами развития личинок, и соответственно, с разными субстратами для откладки яиц, был проведен одним из авторов статьи, Овчинниковым [2009]. Была выявлена зависимость строения яйцеклада самок от особенностей субстрата, в который откладываются яйца, и предположен путь морфогенеза яйцеклада в семействе Scathophagidae. Выделены 2 морфологических типа яйцеклада: удлинённый яйцеклад с дистально расположенным проктигером (делиноидный тип) и укороченный яйцеклад с дорсально смещённым проктигером (скатофагоидный тип). Было выдвинуто предположение о первичности яйцеклада делиноидного типа строения. Мускулатура яйцеклада в семействе Scathophagidae ранее не изучалась. Изучение мускулатуры яйцеклада у различных видов мух-пестрокрылок семейства Tephritidae, большинство которых имеет личинок-фитофагов, дало возможность оценить адаптации у самок для обеспечения откладки яиц в различные среды, а именно в гниющий луб или разные ткани растений [Hanna, 1938; Berube, Zacharuk, 1983; Овчинникова, 2008, 2010, 2011].

Подбор для исследования видов семейства Scathophagidae с разной биологией личинок, *Cordilura ciliata* (Meigen, 1826) (фитофаги осокowych), *Scathophaga suilla* (Fabricius, 1794) (хищничают в навозе), *S. litorea* (Fallén, 1819) (в выбросах водорослей) [Ferrar, 1987], дает возможность сопоставить строение мускулатуры яйцеклада с образом жизни личинок и местами откладки яиц у рассматриваемых видов.

Материал и методы

Основная методика исследования – ручное анатомирование под бинокляром. Для анатомирования использовались насекомые, хранящиеся в 70%-м этаноле. Вскрытие двукрылых производилось микроножами в воде под бинокляром Leica MZ 9^s. Вскрывалось по несколько экзепляров мух каждого вида. Рисунки изготовлены при помощи окуляр-микрометра и сетки с последующей обработкой в графическом редакторе.

Для обозначения мышц использовалась принятая ранее классификация мускулатуры яйцекада двукрылых семейства Tephritidae [Berube, Zacharuk, 1983] с изменениями, внесенными Овчинниковой [2008].

Брюшные сегменты самки семейства Scathophagidae состоят из 6 тергитов и 6 стернитов. 7-й и последующие сегменты образуют яйцекад, терминальная часть которого представляет собой проктигер, несущий церки и анус. Каждый сегмент состоит из тергита, расположенного дорсально, и стернита, расположенного вентрально, между ними находятся мембранозные участки. Половое отверстие находится за 8 стернитом. 7-й сегмент у скатофагид иногда формирует склеротизованное кольцо. Мембрана между 7 и 8 стернитами часто расширена и покрыта маленькими шипиками. 8-й стернит обычно разделен медиально, задняя его часть преобразована в острое удлинение. Проктигер состоит из небольшого неразделенного эпипрокта, гипопрокта и несет церки. Эпипрокт считается гомологичным 10 тергиту или рассматривается как результат слияния 9-го и 10-го тергитов. Гипопрокт считается гомологичным 10 стерниту, 9-й стернит, вероятно всего, редуцирован. Соответственно этому описанию, на рис. 1–9 использовались обозначения: ап – аподема, гип – гипопрокт, ст – стернит, т – тергит, ц – церки, эп – эпипрокт, ДМ – дорсальные мышцы, ЛДМ – латеральные дорсальные мышцы, МДМ – медиальные дорсальные мышцы, СМ – стернальные мышцы, ТМ – тергальные мышцы, ТСМ – тергостернальные мышцы, ВМ – латеральные вентральные мышцы.

Результаты

Cordilura ciliata (Meigen, 1826) (Color plate 17,18: рис. 1–4)

Материал. Ленинградская обл., ст. Горьковское, 22.08.2003, А. Овчинников.

Яйцекад удлиненный с дистально расположенным проктигером. 6-й тергит расположен дорсально и представляет собой склеротизованную пластинку с загнутыми латеральными краями, образующую таким образом полукольцо. 6-й стернит представляет собой прямоугольную пластинку, находящуюся между загнутыми краями тергита. 7-й сегмент брюшка представлен тергитом, латеральные части которого склеротизованы, а медио-дорсальная часть мембранозная, а также сильно склеротизованным стернитом, имеющим небольшой киль в медио-базальной части, переходящий в небольшую аподему. Тергит и стернит 7-го сегмента сближены и почти образуют конус. 8-й сегмент представлен склеротизованным тергитом, имеющим дорсально замкнутую выемку – несклеротизованный мембранозный участок; 8-й стернит медиально разделен и представляет собой одну пару небольших сильно склеротизованных лопаткообразных склеритов. Тергит и стернит 8-го сегмента расположены практически на одном уровне. Проктигер состоит из небольшого неразделенного эпипрокта, гипопрокта и несет церки.

Мышцы яйцекада. Прегенитальные мышцы *MDM 6*, *LDM 6* и *VM 6* связывают 6-й и 7-й сегменты брюшка. Мощные косые веерообразные флексоры и ретракторы яйцекада *MDM 6* связывают латеро-базальную часть 6-го тергита с медио-базальным краем 7-го тергита. Ретракторы яйцекада *LDM 6* связывают латеро-базальные части 6-го тергита с латеро-базальными краями 7-го тергита. Ретракторы яйцекада *VM 6* связывают базальную часть 6-го стернита с медио-базальным краем и аподемой 7-го стернита. Вместе эти мышцы регулируют положение яйцекада во время откладки яиц.

Плевральные мышцы флексоры сегментов *TSM 6* связывают стернит с тергитом 6-го сегмента, тонким слоем покрывая плевральную мембрану, они сжимают брюшко дорсовентрально.

Мощные косые веерообразные флексоры и ретракторы 8-го тергита *MDM 7* связывают латеро-базальные части 7-го тергита с медио-базальным краем 8-го тергита. Ретракторы 8-го тергита *LDM 7* связывают базальную часть 7-го тергита с латеро-базальными краями 8-го тергита. Мощные веерообразные флексоры и ретракторы 8-го стернита *VM 7* идут от базальной части 7-го стернита, в том числе от киля, к базальному краю лопастей 8-го стернита.

Флексоры 8-го тергита *TM 8* связывают латеральные части 8-го тергита между собой, тонким слоем выстилая дорсальную мембрану 8-го тергита. Флексоры 8-го стернита *SM 8* связывают лопасти 8-го стернита между собой, тонким слоем выстилая вентральную мембрану 8-го стернита. Небольшие ретракторы эпипрокта *DM 8a* связывают латеро-базальные части 8-го тергита с базальным краем эпипрокта. Мощные веерообразные ретракторы гипопрокта *DM 8b* связывают латеральные области 8-го тергита с базальным краем гипопрокта.

Флексоры проктигера *TSM 9-10* при сокращении сжимают проктигер, церки и анус.

Мышцы вагины *DM 7d* связывают дисто-латеральные области 7-го тергита с латеральными стенками вагины. Мышцы вагины *VM 7d* связывают дисто-латеральные части 7-го стернита с латеральными стенками вагины базальнее места прикрепления *DM 7d*. Мышцы вагины *DM 8d* связывают дисто-латеральные части 8-го тергита с латеральными стенками вагины значительно дистальнее места прикрепления *VM 7d*.

Scathophaga suilla (Fabricius, 1794) (Color plate 18, 19: рис. 5–7)

Материал. Ленинградская обл., ст. Горьковское, 10–11.09.2005, А. Овчинников.

Яйцекад короткий, компактный, проктигер смещен дорсально. Тергит 6-го сегмента небольшой, с загнутыми латерально вниз краями, образует полукольцо. Стернит 6-го сегмента имеет форму пятиугольной пластинки и немного заходит под 6-й тергит. 7-й тергит цельный, образует полукольцо, не замкнутое вентрально, с узкой дорсо-базальной частью и широкими латеральными частями. 7-й стернит представляет собой удлиненную цельную пластинку

со слабосклеротизованной дисто-медиальной частью. 8-й тергит разделен дистально и представляет собой полукольцо, расположенное дорсально в дистальной выемке 7-го тергита. 8-й стернит разделен медиально, дистальные части уплощены латерально, базальная уплощена дорсо-вентрально. Между 8 и 7 стернитами имеется достаточно обширное мембранозное пространство. Проктигер расположен дорсально между латеральными склеритами 8-го тергита. Проктигер представлен достаточно широким цельным эпипроктом, гипопроктом и несет расширенные церки.

Мышцы яйцеклада. Прегенитальные мышцы *MDM 6*, *LDM 6* и *VM 6* связывают 7-й тергит и 7-й стернит с предыдущими сегментами брюшка. Мощные косые веерообразные флексоры и ретракторы яйцеклада *MDM 6* связывают базальную часть 6-го тергита с медио-базальным краем 7-го тергита. Ретракторы яйцеклада *LDM 6* связывают латеро-базальные части 6-го тергита с латеро-базальными частями 7-го тергита. Ретракторы яйцеклада *VM 6* связывают базальную часть 6-го тергита с медио-базальным краем 7-го тергита. Вместе эти мышцы регулируют положение яйцеклада во время откладки яиц.

Плевральные мышцы флексоры сегментов *TSM 6* и *TSM 7* связывают стерниты с тергитами 6-го и 7-го сегментов, тонким слоем покрывая плевральную мембрану (в базальной части 7-го сегмента усилены), они сжимают брюшко дорсовентрально.

Мощные косые широкие флексоры и ретракторы 8-го тергита *MDM 7* связывают базальные части 7-го тергита с базальным краем 8-го тергита. Ретракторы 8-го тергита *LDM 7* связывают латеро-базальные части 7-го тергита с латеральными краями 8-го тергита. Мощные флексоры и ретракторы 8-го тергита *VM 7* идут от базальной части 7-го тергита к базальному краю лопастей 8-го тергита.

Флексоры 8-го тергита *TM 8* связывают латеральные части 8-го тергита между собой. Флексоры 8-го тергита *SM 8* связывают лопасти 8-го тергита между собой, тонким слоем выстилая вентральную мембрану 8-го тергита. Небольшие ретракторы эпипрокта *DM 8a* связывают латеральные части 8-го тергита с базальным краем эпипрокта. Мощные веерообразные ретракторы гипопрокта *DM 8b* связывают латеро-дистальные области 8-го тергита с базальным краем гипопрокта.

Флексоры проктигера *TSM 9-10* при сокращении сжимают проктигер, церки и анус.

Мышцы вагины *DM 7d* связывают дисто-латеральные области 7-го тергита с латеральными стенками вагины. Мышцы вагины *VM 7d* связывают латеральные части 7-го тергита с латеральными стенками вагины базальнее места прикрепления *DM 7d*. Мышцы вагины *DM 8d* связывают дисто-латеральные части 8-го тергита с латеральными стенками вагины немного дистальнее места прикрепления *VM 7d*.

Scathophaga litorea (Fallén, 1819)

Материал. Баренцево море, о-в Долгий, Ненецкий зап., 69°12' N / 59°13' E, 19.07.2004, О. Макарова.

Сравнительный диагноз. Основное отличие в строении яйцеклада этого вида от *S. suilla* заключается в разделении 7-го тергита на 3 пластинки: непарную базальную и парные дистальные. При этом у этих двух видов найдены одинаковые мышцы, связанные с 7-м тернитом.

Ретракторы яйцеклада *VM 6* связывают базальную часть 6-го тергита с медио-базальным краем базальной пластинки 7-го тергита. Флексоры 7-го сегмента *TSM 7* связывают латеральные края базальной половины 7-го тергита с латеральными краями базальной половины парных дистальных пластинок 7-го тергита, тонким слоем покрывая плевральную мембрану. Мощные ретракторы 8-го тергита *VM 7* идут от базальной пластинки 7-го тергита к базальному краю лопастей 8-го тергита. Мышцы вагины *VM 7d* связывают парные дистальные пластинки 7-го тергита с латеральными стенками вагины.

Pogonota barbata (Zetterstedt, 1860) (Color plate 20: рис. 8, 9)

Материал. Республика Саха (Якутия), 70 км СЗ Олекминска, 4 км ниже устья р. Меличан, 13.07.2008, А. Овчинников.

Яйцеклад более или менее цилиндрический, со смещением на дорсальную сторону проктигером. 6-й тергит расположен дорсально и представляет собой склеротизованную пластинку с загнутыми латеральными краями, образующую полукольцо. 6-й стернит представляет собой прямоугольную пластинку, расположенную вентрально, и находится между загнутыми краями тергита. Тергит 7-го сегмента в дорсальной части с обширным мембранозным пространством и практически состоит из двух латеральных склеритов. Эти латеральные склериты имеют форму треугольников с выемкой в дорсальной их части. 7-й стернит большой, прямоугольный и представляет собой цельную склеротизованную пластинку с немного загнутыми латеральными краями. Тергит и стернит 7-го сегмента сближены. Между 7 и 8 стернитами имеется обширное мембранозное пространство. 8-й тергит имеет форму кольца, не замкнутого в своей дистальной части. Базальной частью 8-й тергит частично заходит под 7-й тергит. 8-й стернит медиально разделен и несколько сплюснут латерально в дистальной части, а в базальной части уплощен дорсо-вентрально и удлиннен. В дистальной части 8-й стернит несет щетинки. Тергит и стернит 8-го сегмента сближены. 8-й стернит расположен не горизонтально, а под углом в 45° развернут в дорсальную сторону. Проктигер смещен на дорсальную сторону, представлен сближенными эпипроктом и гипопроктом, и несет сближенные с ним церки. На эпипрокте, гипопрокте и церках имеются длинные, направленные вверх и назад щетинки.

Мышцы яйцеклада. Прегенитальные мышцы *MDM 6*, *LDM 6* и *VM 6* связывают 7-й тергит и 7-й стернит с предыдущими сегментами брюшка. Мощные косые веерообразные флексоры и ретракторы яйцеклада *MDM 6* связывают базальную часть 6-го тергита с медио-базальным краем 7-го тергита. Ретракторы яйцеклада *LDM 6* связывают латеро-базальные части

6-го тергита с латеро-базальными краями 7-го тергита. Ретракторы яйцекалада *VM 6* связывают базальную часть 6-го стернита с медио-базальным краем 7-го стернита. Вместе эти мышцы регулируют положение яйцекалада во время откладки яиц.

Плевральные мышцы флексоры сегментов *TSM 6* связывают стернит с тергитом 6-го сегмента, тонким слоем покрывая плевральную мембрану, они сжимают брюшко дорсовентрально.

Мощные косые веерообразные флексоры и ретракторы 8-го тергита *MDM 7* связывают латеро-базальные части 7-го тергита с медиальной частью базального края 8-го тергита. Ретракторы 8-го тергита *LDM 7* связывают латеро-базальные части 7-го тергита с латеральными краями 8-го тергита. Мощные флексоры и ретракторы 8-го стернита *VM 7* идут от базальной части 7-го стернита к базальному краю лопастей 8-го стернита.

Флексоры 8-го тергита *TM 8* связывают латеро-базальные части 8-го тергита между собой. Флексоры 8-го стернита *SM 8* связывают лопасти 8-го стернита между собой, тонким слоем выстилают вентральную мембрану 8-го стернита. Небольшие ретракторы эпипрокта *DM 8a* связывают латеральные области 8-го тергита с базальным краем эпипрокта. Мощные веерообразные ретракторы гипопрокта *DM 8b* связывают латеро-дистальные области 8-го тергита с базальным краем гипопрокта.

Флексоры проктигера *TSM 9-10* при сокращении сжимают проктигер, церки и анус.

Мышцы вагины *DM 7d* связывают дисто-латеральные области 7-го тергита с латеральными стенками вагины. Мышцы вагины *VM 7d* связывают дисто-латеральные части 7-го стернита с латеральными стенками вагины. Мышцы вагины *DM 8d* связывают дисто-латеральные части 8-го тергита с латеральными стенками вагины немного дистальнее места прикрепления *VM 7d*.

Обсуждение

Изученные виды семейства Scathophagidae имеют разную биологию; при этом переход личинок в другую трофическую группу связан не только с адаптациями, возникающими у самих личинок, но и с адаптациями у самок для обеспечения откладки яиц в другой субстрат. Проведенный сравнительно-морфологический анализ дает возможность сопоставить строение мускулатуры яйцекалада с образом жизни личинок и откладкой яиц у рассматриваемых видов.

Мускулатура яйцекалада изученных представителей Scathophagidae сравнительно мало модифицирована по сравнению с мускулатурой предстоящих абдоминальных сегментов, которая обычно представлена двумя парами тергальных и одной парой стернальных мышц, связывающих предыдущий с последующим сегментом брюшка. В отличие от обычного абдоминального сегмента тергальные мышцы *MDM 6* и *MDM 7* яйцекалада Scathophagidae имеют веерообразную форму и расположены косо, что дает возможность сжимать базальную часть яйцекалада, образуя помпу для накачивания гемолимфы при выдвигании яйцекалада. Основное отличие

заключается в наличии мышц, связывающих 7-й тергит, 7-й стернит и 8-й тергит с вагиной и регулирующих ее положение, а также в наличии флексоров 8-го тергита *TM 8* и 8-го стернита *SM 8*, по-видимому, являющихся производными от плевральной мускулатуры 8-го сегмента, не обнаруженной у изученных представителей Scathophagidae.

Мускулатура яйцекалада у изученных представителей Scathophagidae оказалась достаточно сходной, причем внутри рода набор мышц у разных видов был одинаков, а различия достигались только в модификациях склеритов (*Scathophaga*). Основные различия в строении мускулатуры яйцекалада заключаются в отсутствии плевральной мускулатуры 7-го сегмента у *Cordilura* и *Pogonota*, усилении мышц 7-го стернита у *Cordilura* и смещении мест прикрепления мышц у *Scathophaga* и *Pogonota* в связи со смещением проктигера на дорсальную сторону.

В связи с тем, что у *Cordilura*, личинки которого фитофаги, а также в значительной степени у *Pogonota* происходит практически смыкание тергита и стернита 7-го сегмента яйцекалада в склеротизованный конус, плевральная мускулатура 7-го сегмента редуцирована. У *Cordilura* отмечено усиление мускулатуры 7-го стернита, а именно мышц *VM 6* и *VM 7*, прикрепляющихся к аподеме и килю 7-го стернита.

Таким образом, у фитофагов Scathophagidae, а именно у *Cordilura*, наблюдается направление образования сильносклеротизованного 7-го синтергостернита яйцекалада с усиленной вентральной частью, аналогичное яйцекаладу двукрылых семейства Tephritidae, большая часть личинок которых обитает в тканях живых растений. Самки Tephritidae помещают яйца внутрь растения, прокалывая, разрезая или раздвигая яйцекаладом различные ткани растения. Наблюдается зависимость строения склеритов и мускулатуры яйцекалада Tephritidae от типа питания личинок (сапрофагия, фитофагия) и от того, в каких именно тканях кормового растения развиваются личинки-фитофаги, в мягких плодах, в меристемных тканях вегетативных органов, в бутонах или в галлах, т.е. от особенностей субстрата для откладки яиц [Овчинникова, 2008, 2010, 2011]. При этом у Tephritidae отмечено значительно более сильное преобразование скелета и мускулатуры яйцекалада по сравнению с обычным сегментом брюшка, чем у Scathophagidae, наличие более сложной конструкции базальной части 7-го синтергостернита со специфической аподемой и связанных с ней мощных мышц, а также наличие аподемы 6-го стернита.

Казалось бы, в этих семействах должны наблюдаться и параллельные перестройки в строении мускулатуры яйцекалада, но отдельные функции достигаются в этих семействах с помощью усиления разных мышц. Так, у Tephritidae плевральная мускулатура 7-го синтергостернита преобразована очень сильно, представлена мощными круговыми базальными мышцами яйцекалада, регулирующими отверстие, в которое проходит гемолимфа, замыкающими его после нагнетания в 7-й синтергостернит, при сокращении второй пары мышц гемолимфа продвигается в мембранозный чехол яйцекалада, и яйцекалад выдвигается полностью. Эти мышцы образуют

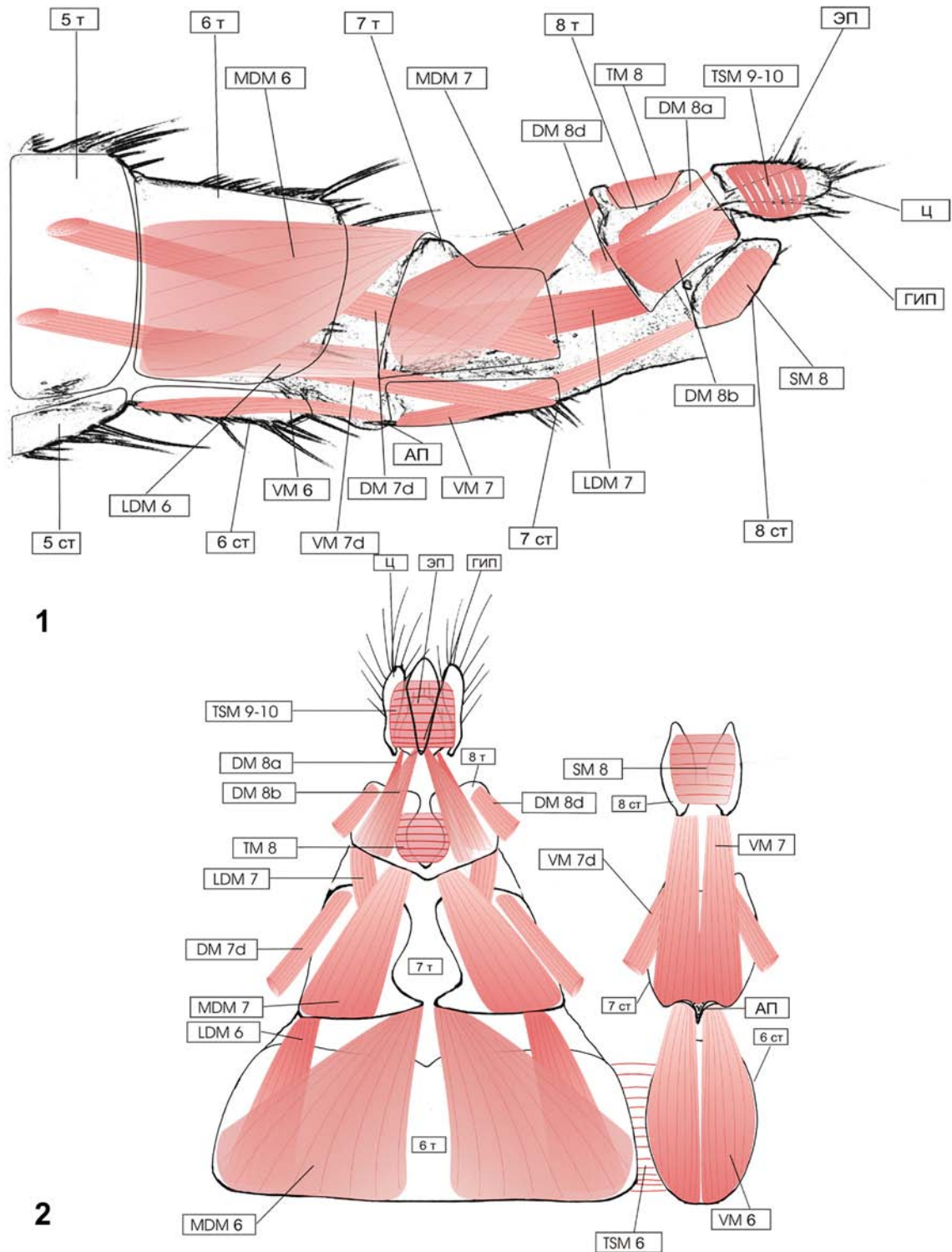


Рис. 1–2. *Cordilura ciliata* (Meigen), мускулатура яйцеклада. 1 – Латерально. 2 – Тергиты и стерниты разделены и развернуты, вид изнутри
 Fig. 1–2. *Cordilura ciliata* (Meigen), ovipositor musculature. 1 – Lateral view. 2 – Tergum separated from sternum, inside view.

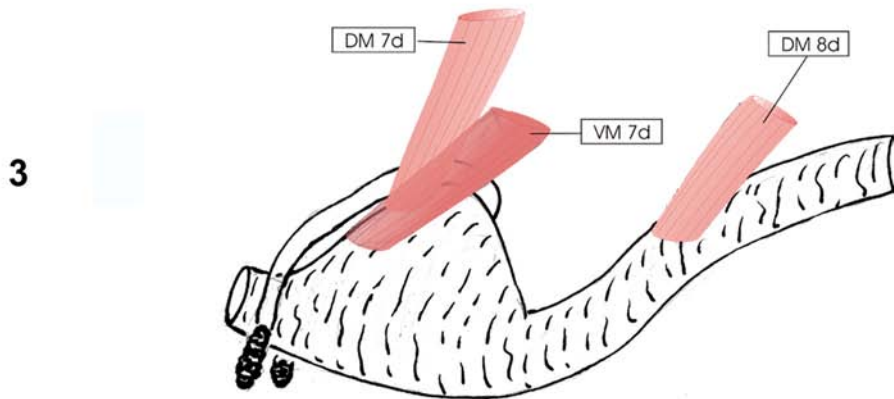


Рис. 3–4. *Cordilura ciliata* (Meigen). 3 – Вагина латерально; 4 – Яйцеклад, вид сбоку.
Fig. 3–4. *Cordilura ciliata* (Meigen). 3 – Vagina, lateral view; 4 – Ovipositor, lateral view.

Рис. 5. *Scathophaga suilla* (Fabricius), яйцеклад, вид сбоку.
Fig. 5. *Scathophaga suilla* (Fabricius), ovipositor, lateral view.

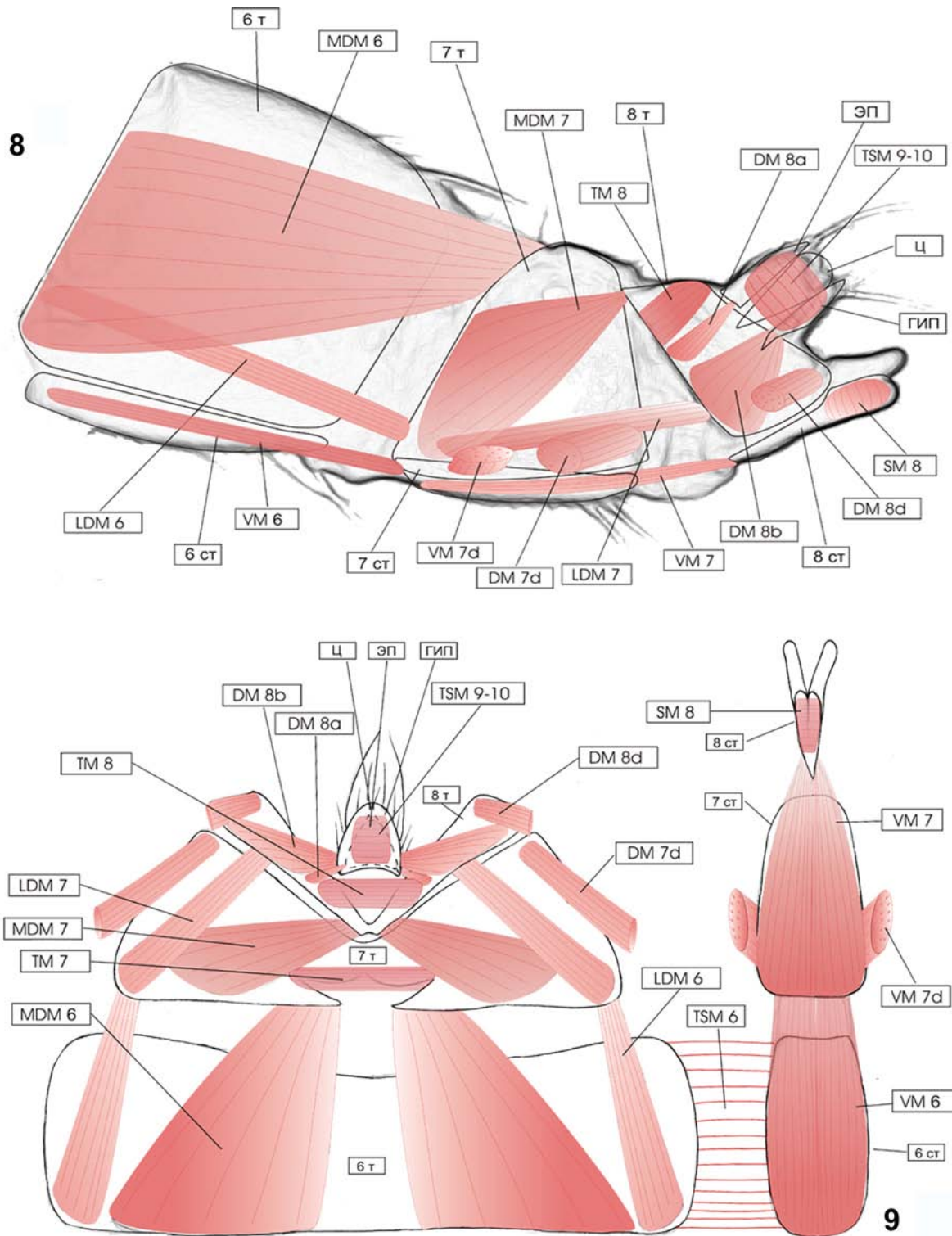


Рис. 8–9. *Pogonota barbata* (Zetterstedt), мускулатура яйцеклада. 8 – Латерально; 9 – Тергиты и стерниты разделены и развернуты, вид изнутри.

Fig. 8–9. *Pogonota barbata* (Zetterstedt), ovipositor musculature. 8 – Lateral view; 9 – Tergum separated from sternum, inside view.

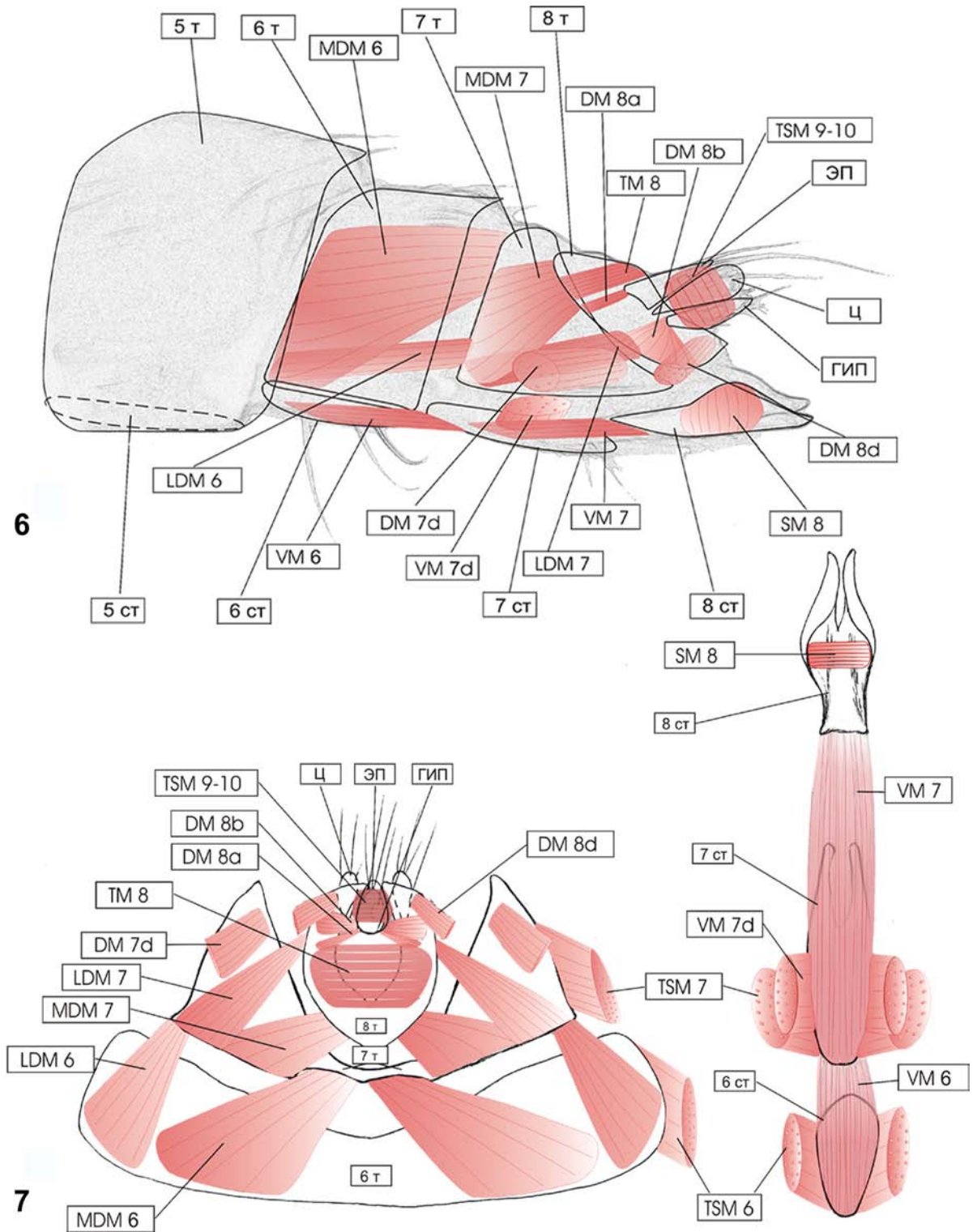


Рис. 6–7. *Scathophaga suilla* (Fabricius), мускулатура яйцеклада. 6 – Латерально; 7 – Тергиты и стерниты разделены и развернуты, вид изнутри.

Fig. 6–7. *Scathophaga suilla* (Fabricius), ovipositor musculature. 6 – Lateral view; 7 – Tergum separated from sternum, inside view.

помпу для накачивания гемолимфы при выдвигании яйцеклада. У родов *Cordilura* и *Pogonota* из семейства Scathophagidae, напротив, плевральная мускулатура 7-го сегмента редуцирована, но при этом усилены веерообразные косо расположенные тергальные мышцы *MDM 6* и *MDM 7*, а также стернальные мышцы *VM 6* и *VM 7*, связанные с аподемой и килем 7-го стернита. Сокращение этих мышц, видимо, дает возможность сжимать базальную часть яйцеклада и способствует удержанию и продвижению гемолимфы в яйцекладе.

В результате функционирования яйцеклада, очевидно, происходит следующим образом. Выдвижение яйцеклада вызывается нагнетанием гемолимфы. Выталкивание яйца происходит за счет сокращения вагинальных мышц-констрикторов и подтягивания вагины с помощью сокращения вагинальных мышц, идущих от 7-го и 8-го сегментов. После откладки яиц мышцы яйцеклада сокращаются, и яйцеклад приходит в исходное положение.

У изученных представителей рода *Scathophaga* между тергитом и стернитом 7-го сегмента имеется мембрана, а также хорошо развита плевральная мускулатура, 7-й стернит не усилен, напротив, у некоторых представителей разделен на три части, тергит и стернит 8-го сегмента отделены друг от друга. Остальные найденные отличия в строении мускулатуры у *Cordilura*, *Pogonota* и *Scathophaga* связаны со смещением проктигера на дорсальную сторону в некоторой степени у *Pogonota* и в значительной степени у *Scathophaga*, самки которых откладывают яйца в полужидкую среду, и заключаются в изменении мест прикрепления мышц, вызванном таким смещением. В основном это касается мышц *LDM 7*, прикрепляющихся к латеральным частям базального края 8-го тергита у *Cordilura* и к середине латеральных краев 8-го тергита у *Pogonota* и *Scathophaga*. В некоторой степени смещены и мышцы проктигера.

В результате изученные представители Scathophagidae отражают 2 эволюционных состояния развития скелета и мускулатуры яйцеклада. Строение скелета и мускулатуры яйцеклада рода *Cordilura* с личинками-фитофагами характеризуется наличием удлиненного яйцеклада с дистально расположенным проктигером (делиноидный тип). 7-й сегмент практически слит, при редукции плевральной мускулатуры этого сегмента, с усиленной вентральной частью (аподема и киль 7-го стернита с мощной мускулатурой), а также сближенных тергита и стернита 8-го сегмента. Такое строение яйцеклада позволяет откладывать яйца в ткани растений или на растения.

У самок *Scathophaga*, откладывающих яйца в полужидкую среду, яйцеклад укороченный с дорсально смещенным проктигером (скаатофагоидный тип). Тергит и стернит 7-го сегмента не слиты, плевральная мускулатура 7-го сегмента хорошо развита, места прикрепления мышц 8-го тергита смещены в связи со смещением проктигера, 8-й стернит сильно смещен.

У *Pogonota* строение скелета и мускулатуры яйцеклада представляет собой среднее состояние между строением скелета и мускулатуры яйцеклада *Cordilura* и *Scathophaga*. У *Pogonota* происходит смещение проктигера на дорсальную сторону и

связанное с этим смещение мест прикрепления мышц *LDM 7*, как у *Scathophaga*, в некоторой степени смещен на дорсальную сторону и 8-й стернит, при том, что тергит и стернит 8-го сегмента расположены почти вплотную друг к другу, базальная часть 8-го стернита вытянута и образует аподему. Аподема и киль 7-го стернита у *Pogonota* как у *Scathophaga* отсутствуют. При этом 7-й тергит и 7-й стернит у *Pogonota* расположены вплотную друг к другу, почти как у *Cordilura*, и образуют конус, мембрана между ними практически отсутствует, отсутствует и плевральная мускулатура 7-го сегмента.

Описанные в работе Овчинникова [2009] 2 состояния яйцеклада рассматриваются как производные от делиноидного типа яйцеклада. Результаты сравнительно-морфологического анализа с учетом строения мускулатуры яйцекладов укладываются в предложенную в этой работе схему возможного пути морфогенеза яйцеклада в семействе с предположением о первичности яйцеклада делиноидного типа строения, т.е. первичности фитофагии личинок в семействе Scathophagidae.

Переход от строения яйцеклада скаатофагид с одним типом питания личинок к строению яйцеклада у скаатофагид с другим типом питания характеризуется не столь выраженными изменениями, как в других семействах двукрылых, например Tephritidae [Овчинникова, 2008, 2010, 2011], так как затронул морфологические перестройки в большей степени скелета, чем мускулатуры яйцеклада.

Благодарности

Эта работа начиналась по инициативе и при поддержке Вадима Филипповича Зайцева, и публикуемые здесь ее результаты посвящаются его памяти.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (контракт № 16.518.11.7070) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-00185).

Литература

- Овчинников А.Н. 2009. Морфология яйцекладов двукрылых сем. Scathophagidae (Diptera) в связи с их биологией // Энтомологическое обозрение. 88(2): 314–328.
- Овчинникова О.Г. 2008. Мускулатура яйцеклада *Lenitovena trigona* (Matsumura) (Diptera, Tephritidae) в связи с сапрофагией личинок // Энтомологическое обозрение. 87(4): 729–735.
- Овчинникова О.Г. 2010. Особенности мускулатуры и скелета яйцеклада *Campiglossa plantaginis* (Haliday, 1833) (Diptera, Tephritidae) и их связь с образом жизни личинок // Энтомологическое обозрение. 89(3): 588–595.
- Овчинникова О.Г. 2011. Мускулатура яйцеклада мух-пестрокрылок *Bactrocera depressa* Shiraki (Diptera, Tephritidae) // Энтомологическое обозрение. 90(4): 854–860.
- Berube D.E., Zacharuk R.Y. 1983. The abdominal musculature associated with oviposition in two gall-forming tephritid fruit flies in the genus *Urophora* // Canadian Journal of Zoology. 61(8): 1805–1814.
- Ferrar P. 1987. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorhapha // Entomonograph. Vol. 8, pt. 1. Leiden; Copenhagen: E.J. Brill / Scandinavian Science Press. 478 p. – Vol. 8, pt. 2. P. 479–907.
- Hanna A.D. 1938. Studies on the Mediterranean fruit-fly: *Ceratitidis capitata* Wied. 1. The structure and operation of the reproductive organs // Bulletin de la Société Fouad 1-er d'entomologie. 22: 39–59.

References

- Berube D.E., Zacharuk R.Y. 1983. The abdominal musculature associated with oviposition in two gall-forming tephritid fruit flies in the genus *Urophora*. *Canadian Journal of Zoology*. 61(8): 1805–1814.
- Ferrar P. 1987. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorhapha. Entomonograph. Vol. 8, pt. 1 (text). Leiden – Copenhagen: E.J. Brill, Scandinavian Science Press. 478 p. – Vol. 8, pt. 2 (figures): 479–907.
- Hanna A.D. 1938. Studies on the Mediterranean fruit-fly: *Ceratitis capitata* Wied. 1. The structure and operation of the reproductive organs. *Bulletin de la Societe Fouad 1-er d'entomologie*. 22: 39–59.
- Ovchinnikov A.N. 2009. The Ovipositor Morphology in the Members of the Family Scathophagidae (Diptera) with Reference to Their Biology. *Entomologicheskoe obozrenie*. 88(2): 314–328 (in Russian).
- Ovtshinnikova O.G. 2008. Musculature of the Ovipositor of *Lenitovena trigona* (Matsumura) (Diptera, Tephritidae) with Reference to the Larval Saprophy. *Entomologicheskoe obozrenie*. 87(4): 729–735 (in Russian).
- Ovtshinnikova O.G. 2010. Peculiarities of Muscles and Skeleton Structure in *Campiglossa plantaginis* (Haliday, 1833) Ovipositor (Diptera, Terthritidae) in Association with Larval Mode of Life. *Entomologicheskoe obozrenie*. 89(3): 588–595 (in Russian).
- Ovtshinnikova O.G. The Ovipositor Musculature of *Bactrocera depressa* Shiraki (Diptera, Tephritidae). *Entomologicheskoe obozrenie*. 90(4): 854–860 (in Russian).