

УДК 595.773.4

## ТИПИЗАЦИЯ ПОВЕРХНОСТИ ХОРИОНА ЯИЦ КРУГЛОШОВНЫХ ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA, CYCLORRHARNA)

© 2004 г. С.П.Гапонов

Воронежский государственный университет

Обобщены результаты изучения строения поверхности яиц круглошовных двукрылых. На основании полученных данных впервые выделены основные типы поверхности экзохориона и аэропилярной зоны яиц, унифицированы некоторые термины и критерии описания структур.

### ВВЕДЕНИЕ

Особый интерес эволюционистов, эмбриологов, экологов и зоологов к изучению преимагинальных стадий развития насекомых привел к появлению в последние годы публикаций, касающихся исследований строения зародыша и его оболочек. Морфологические описания и сравнительный анализ нуждаются в унификации терминов и названий ряда структур. На основании проведенных исследований и анализа литературных данных мне представляется целесообразным выделить основные типы поверхностей экзохориона и аэропилярной зоны яиц двукрылых. Предлагаемая типизация может быть использована при описании зародышевых оболочек насекомых, относящихся к любым отрядам.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методами световой и электронной микроскопии мною изучено строение хориона яиц круглошовных двукрылых, относящихся к 62 семействам. Изучение окраски, формы и размеров яиц проводилось под бинокуляром. Для исследований с помощью светового микроскопа были приготовлены препараты в кедровом канадском бальзаме. Исследования с использованием сканирующего электронного микроскопа выполнены по методике Лью и Гринберга (1). Для некоторых семейств использованы литературные данные (2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12); также проанализированы сведения, полученные ранее мною (13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основании исследования строения хориона двукрылых и обобщения литературных данных предлагается выделить 20 признаков, характеризующих экзохорион. К таким признакам мною отнесены особенности общей структуры и формы поверхности, детали строения респираторных сетей, а также наличие различного рода выростов (респираторные рожки, прикрепительные ножки) и оперкулюма.

Кроме этих признаков, дополнительная типизация проведена на основании расположения аэропилярных крипт. Исследования показали, что хорион яиц двукрылых насекомых может быть гладким и структурированным различным образом.

1. Гладкий плотный хорион. Среди круглошовных двукрылых гладкий плотный хорион получил распространение. Он свойствен яйцам Lonchopteridae, Pipunculidae, Conopidae (за исключением *Stylogaster*), некоторым Otitidae, связанным с термитами Phoridae, некоторым Micropezidae, Tephritidae, Platystomatidae, Tachinidae. Такого типа гладкий хорион значительно утолщен и уплотнен (Lonchopteridae, Otitidae, Tephritidae, Micropezidae) и, по-видимому, имеет исходно такое строение. В то же время он очень характерен для паразитических двукрылых, вводящих яйца в полость тела хозяина (или подсовывающих их под покровы). В этих случаях, вероятно, имеет место утрата почти всех специализированных структур хориона, как у Pipunculidae, Conopidae, а также Tachinidae с указанным способом реализации половой продукции (некоторые Exoristinae и Phasiinae). Кроме того, такого типа хорион отмечен у Phoridae, обитающих в термитниках (поверхность хориона яиц гладкая, как и у термитов, что, возможно, связано с мимикрией в отношении яиц термитов).

2. Гладкий плёнчатый хорион. Хорион гладкий, как и в группе 1, но отличается тонкостью, часто прозрачностью. Такой хорион характерен для яиц, испытывающих инкубацию в половых путях самки, а также для яйцевиворождающих, живородящих и куклородных круглошовных двукрылых (Milichiidae, Carnidae, Fergusoninidae, Sarcophagidae, яйцевиворождающим Tachinidae, Calliphoridae, Oestridae, а также развивающимся в утерусе яйцам Hippoboscoidea). Развитие такого типа хориона связано с вторичным истончением и редукцией многих структур поверхности. Вполне сформированная личинка выходит из яйца

ТИПИЗАЦИЯ ПОВЕРХНОСТИ ХОРИОНА ЯИЦ КРУГЛОШОВНЫХ ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA, CYCLORRHARNA)

сразу, часто в момент откладки или даже в половых путях самки. Это привело к исчезновению защитных и дыхательных систем хориона, так как они утратили свою функциональную нагрузку. В то же время яйца Pyrgotidae, несмотря на развитие яйцеживорождения, имеют хорион с респираторными структурами. Микротипические яйца тахин (триба Goniini) испытывают инкубацию в мешковидном утерусе, но сохраняют хорошо выраженные структуры хориона, особенно связанные с защитой и респирацией (откладываются на кормовое растение хозяина).

3. Хорион с полигональной сетью, дно ячеек кото-

рой гладкое. Полигональная сеть представляет собой следы клеток фолликулярного эпителия, а каналы в гребнях полигонов содержат воздух и участвуют в дыхании зародыша, придавая одновременно дополнительную прочность хориону. Дно полигональных ячеек гладкое, пластронная поверхность не формируется. Такого типа хорион отмечен для яиц Pyrgotidae, некоторых Tachinidae, Rhizophoridae, Calliphoridae, Periscelididae, Drosophilidae, многих Otitidae, Platystomatidae, Piophilidae (табл. 1; рис. 1, а).

4. Хорион с полигональной сетью, дно ячеек которой структурировано. Гораздо чаще развивается

Таблица 1

Основные признаки структур хориона круглошовных двукрылых

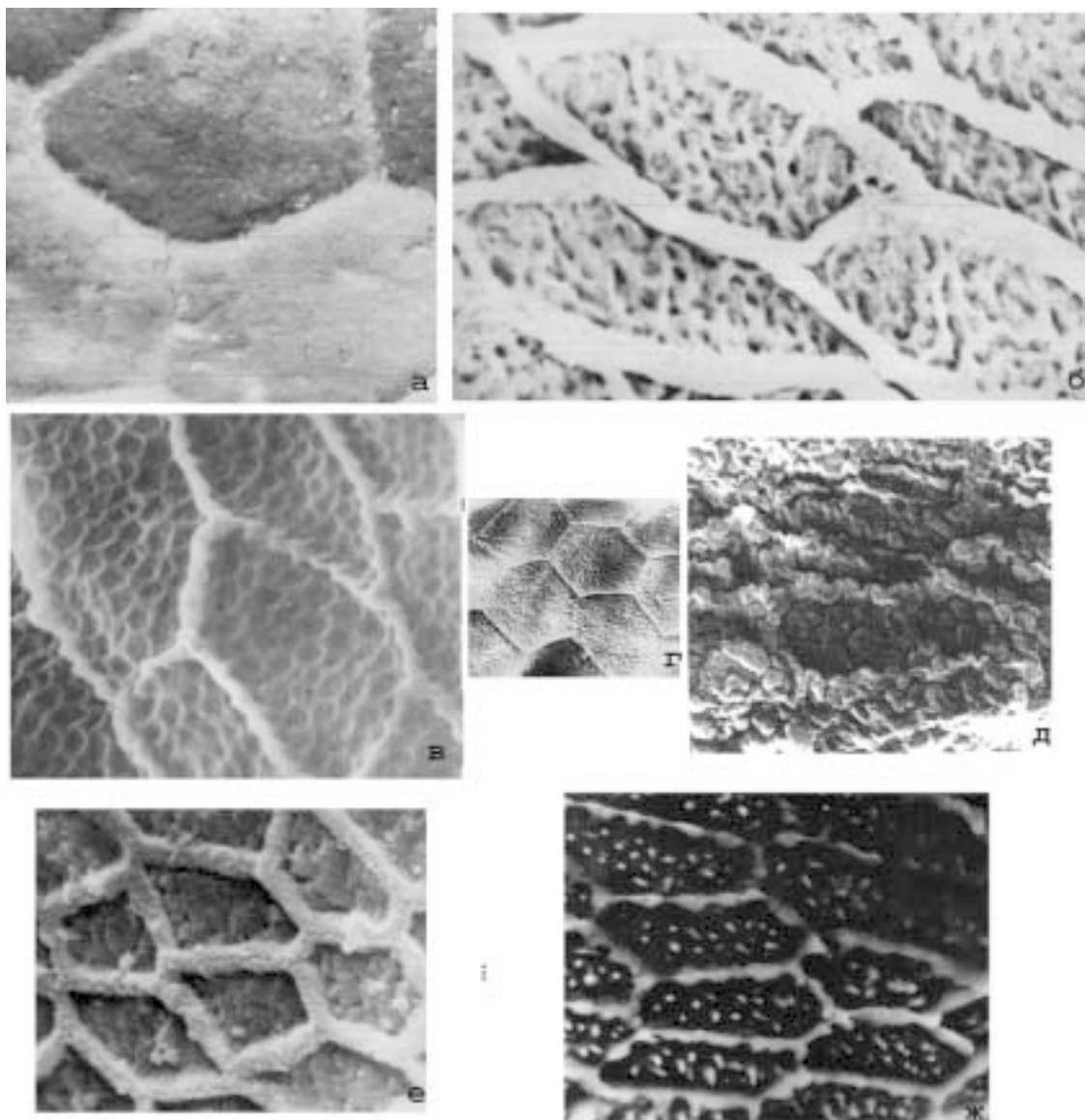
Семейство	Признаки хориона*																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Platypezidae					+															
Lonchopteridae	+																			
Sciadoceridae					+															
Phoridae	+			+								+		+	+					
Syrphidae					+									+						
Pipunculidae	+																			
Micropezidae	+							+												
Neriidae								+										+		
Psilidae						+														
Diopsidae						+														
Conopidae	+																			+
Lonchaeidae				+	+								+							
Otitidae	+		+						+											
Platistomatidae	+		+																	
Tephritidae	+								+											
Pyrgotidae			+																	
Pallopidae				+																
Piophilidae			+	+																
Lauxaniidae				+		+	+													
Celyphidae						+														
Chamaemyiidae				+		+														
Coelopidae						+												+		
Dryomyzidae				+									+					+		
Helosciomyzidae				+		+		+												
Sciomyzidae				+		+							+							
Sepsidae				+														+		
Clusiidae					+															
Agromyzidae					+										+					
Fergusoninidae		+																		
Opomyzidae						+														
Aulacigastridae				+									+							
Periscelididae			+																	
Asteiidae					+															
Braulidae						+											+			
Carnidae		+																		

Семейство	Признаки хориона*																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Tethinidae					+															+
Canacidae				+																
Milichiidae		+																		
Cryptochetidae					+															
Chloropidae					+	+														
Heleomyzidae				+		+		+												
Rhinotoridae					+															+
Mormotomyiidae						+										+				
Sphaeroceridae						+				+	+	+			+		+			
Curtonotidae						+														
Camillidae	+																			
Drosophilidae			+	+								+								
Ephydriidae				+		+		+				+			+		+			
Glossinidae																			+	
Hippoboscidae																			+	
Streblidae																			+	
Nycteribiidae																			+	
Scathophagidae				+								+			+		+			
Anthomyiidae				+		+							+		+					
Fanniidae				+							+		+		+	+				
Muscidae				+		+		+			+		+		+	+	+			
Calliphoridae			+									+								
Mystacinobiidae									+									+		
Sarcophagidae		+																		
Rhinophoridae			+		+		+					+								
Tachinidae	+	+	+	+						+									+	+
Oestridae		+		+						+									+	+

- *Признаки хориона*: 1 – гладкий плотный; 2 – гладкий пленчатый; 3 – полигональная сеть с гладким дном ячеек; 4 – полигональная сеть со структурированным дном ячеек; 5 – продольные гребни с гладкими желобками; 6 – продольные гребни со структурированными желобками; 7 – продольные гребни с продольными структурированными площадками; 8 – сочетание полигональной сети и продольных гребней; 9 – полигональная сеть на отдельных участках поверхности; 10 – дырчатая поверхность; 11 – сетчатая поверхность; 12 – медианная зона с пластроном; 13 – медианная зона с двуслойным пластроном; 14 – пластронная сеть сосочков, площадок и т.п. без медианной зоны, полигональной сети и гребней; 15 – сочетание медианной зоны и пластронной поверхности вне ее; 16 – лопастевидные выросты по бокам яйца; 17 – респираторные рожки; 18 – пластронная поверхность на заднем полюсе яйца; 19 – прикрепительные придатки; 20 – крышечка (оперкулом).

вторичная структура поверхности на дне полигональных ячеек. Наиболее типично появление равномерно расположенных ячеек с сосочками, ямками, перфорациями, валиковидными выростами, иногда вторичной полигональной сетью, формирующими респираторную поверхность. Обычно такое же строение в этом случае имеют и стенки гребней, формирующих полигоны. Полигональная сеть такого типа развита на поверхности яиц некоторых Phoridae (*Megaselia*), Conopidae (только *Stylogaster*), некоторых Lonchaeidae, Pallopteridae, Piophilidae, Lauxaniidae, Chamaemyiidae, Dryomyzidae,

Helosciomyzidae, некоторых Sciomyzidae (*Pteromicra*, *Sepedon*, *Sepedonea*, *Euthycera*, *Salticella*, *Sciomyza*), Sepsidae, Aulacigastridae, Canacidae, Chloropidae (только *Batrachomyia*), Heleomyzidae (*Heleomyza*), Drosophilidae, многих Sphaeroceridae, Ephydriidae (например, *Zeros*, *Nostima*, *Ochthera*), Scathophagidae, многих Anthomyiidae (например, *Delia*, *Opsolasia*, *Hylemyia*, *Pegohylemyia*, *Egle*, *Paregle*), Fanniidae (некоторые *Fannia*), Muscidae, некоторых Tachinidae (Exoristinae: *Lecanipa*, *Oswaldia*; Goniini с мазицероидным типом яиц), Oestridae (Gasterophilinae) (табл. 1; рис. 1, б-ж).

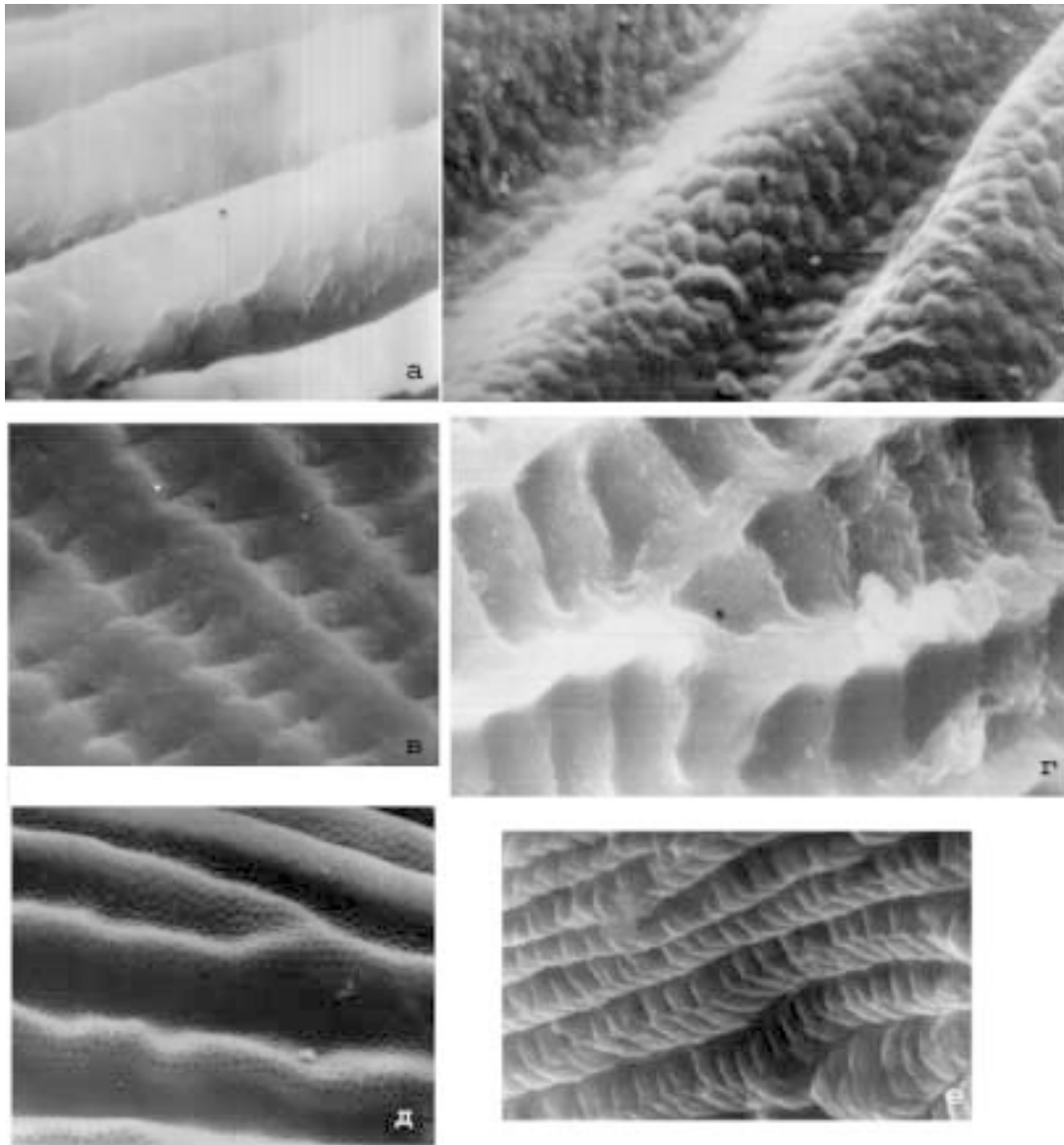


**Рис. 1.** Поверхность яиц двукрылых с простой (а) и сложной (б-ж) полигональной сетью: а) *Calliphora* (Calliphoridae), б) *Lasiomma* (Anthomyiidae), в) *Suilla notata* Mg. (Heleomyzidae), г) *Mydaea urbana* Mg. (Muscidae), д) *Sepedon spegea* F. (Sciomyzidae), е) *Cordilura umrosa* Lw. (Scathophagidae), ж) *Lecanipa bicincta* Mg. (Tachinidae).

5. Хорион с продольными гребнями, желобки между которыми гладкие. Яйца довольно значительного числа групп круглошовных двукрылых не имеют полигональной сети, но их поверхность несет продольные волнообразные гребни. Верхний край гребней и желобки между ними могут иметь различную структуру. Простые гребни характерны для Platyezidae, некоторых Syrphidae (Pipizinae), Asteiidae, некоторых Lonchaeidae, Clusiidae, некоторых Agromyzidae (*Phytagromyza*), Tethinidae, Cryptochetidae, Rinotoridae, некоторых Chloropidae, Rhinophoridae. Верхний край гребней может быть узким и заостренным, либо нести четковидные или зубчатые выступы, как у Sciadoceridae (рис. 2, а).

6. Хорион с продольными гребнями, желобки

между которыми структурированы. Часто встречаются продольные гребни, анастомозирующие на разных частях поверхности или соединенные короткими поперечными перегородками хориона: яйца Psilidae, Diopsidae, Lonchaeidae (*Earomyia*), Coelopidae, Celyphidae, Chloropidae, некоторых Lauxaniidae (*Lyciella*), Chamaemyiidae, Sciomyzidae (Tetanocerini: *Knutsonia*, *Pherbellia*, *Elgiva*, *Ilione*), Opomyzidae, Heleomyzidae (*Cinerella*), Braulidae, Mormotomyiidae, Curtonotidae, некоторые Sphaeroceridae, Ephydridae, Anthomyiidae (*Acyglossa*, некоторые *Anthomyia*), Muscidae. Желобки между гребнями (а часто и стенки гребней) покрыты сосочками, ямками или ячейками, вероятно, с респираторной функцией (рис. 2, б – е; 3, а-в).



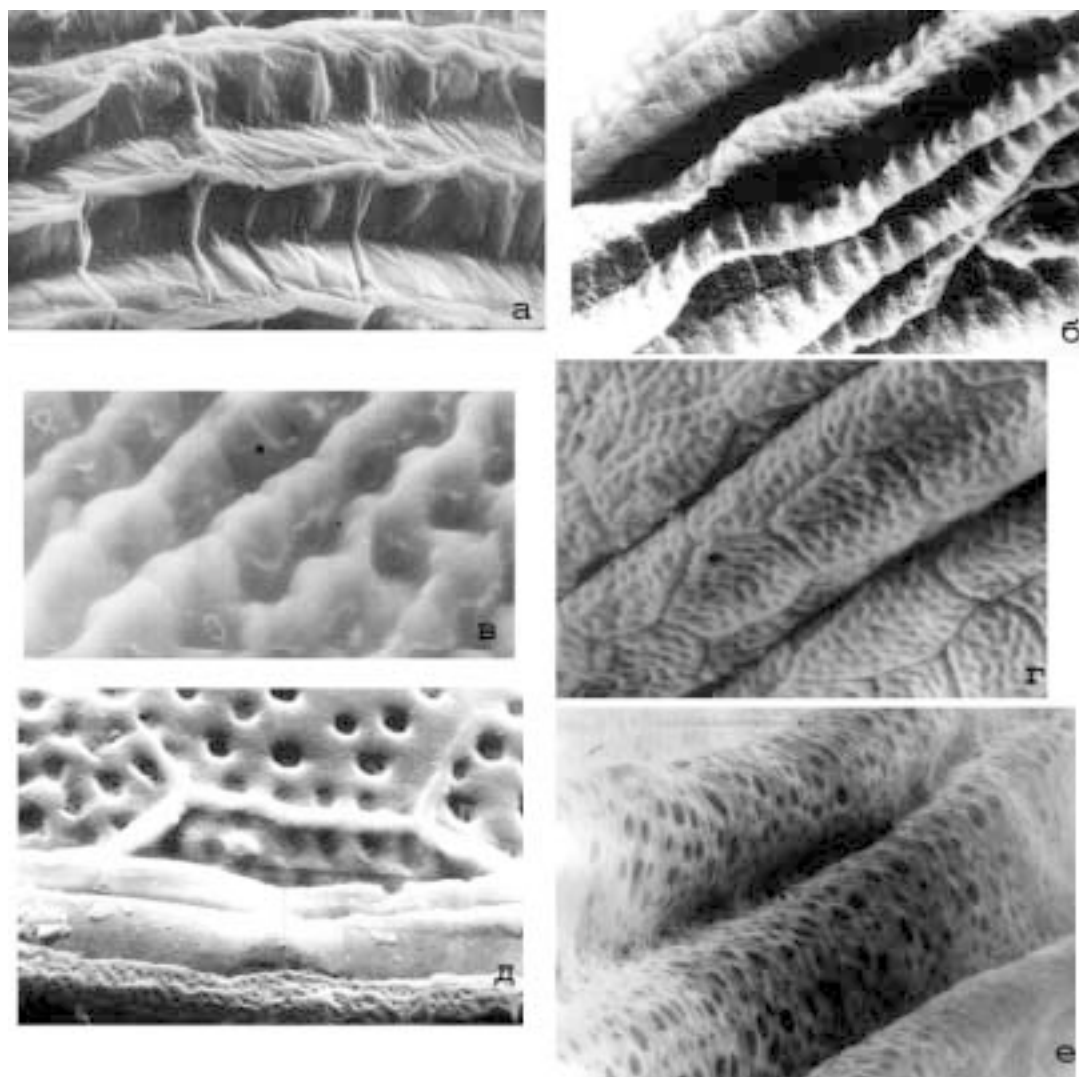
**Рис. 2.** Варианты продольно-гребенчатой поверхности хориона яиц двукрылых: простые продольные гребни (а), структурированные и анастомозирующие продольные гребни (б-е): а) *Asteia concinna* Mg. (Asteiidae), б) *Anthomyia pluvialis* L. (Anthomyiidae), в-г) *Psila rufa* Mg. (Psilidae), д) *Phaonia* (Muscidae), е) *Coremacera marginata* F. (Sciomyzidae).

7. Хорион с продольными гребнями и продольными структурированными площадками между ними. В ряде случаев между продольными гребнями имеются широкие желобки, формирующие продольные ретикулированные площадки с респираторной поверхностью: Lauxaniidae (*Homoneura*, *Minettia*, *Poecilominettia*), некоторые Rhinophoridae (*Phyto*).

8. Хорион, совмещающий на поверхности продольные гребни и полигональную сеть. Среди изученных двукрылых отмечены группы, яйца которых сочетают полигональную сеть с продольными гребнями: Micropezidae (Calobatinae), Neriidae, Heleomyzidae (*Suilla*, *Tephrochlamys*, *Ornithomyia*), некоторые Ephydriidae (*Discomyza*, *Ochthera*), некоторые Muscidae (*Coenosia*, *Ophyra*, некоторые *Phaonia*) (рис. 3, г).

9. Хорион с полигональной сетью на отдельных участках поверхности. Полигональная сеть выражена фрагментарно (как правило, в области переднего полюса), в то время как остальная часть яйца выглядит гладкой, как например, у ряда Tephritidae (*Ceratitis*, *Rhagoletis*, *Dacus*), Otitidae (Ulidiinae), Mystacinobiidae.

10. Хорион с дырчатой поверхностью. Хорион покрыт равномерно расположенными отверстиями разного вида. Этот признак встречается у некоторых микротипических яиц Tachinidae (например, *Prosopea*, *Gaedia*, *Spallanzania*, *Pseudogonia*), яиц некоторых Oestridae (Cuterebrinae), Sphaeroceridae (*Copromyza*, *Sphaerocera*), Muscidae (например, *Mesembrina*) (рис. 3, д). Такого рода дыхательные



**Рис. 3.** Структурированные продольные гребни поверхности яиц двукрылых: а) *Meromyza* (Chloropidae), б) *Ilione rossica* Mayer (Sciomyzidae), в) *Lyciella* (Lauhaniidae); комбинация продольных гребней и полигональной сети: г) *Calobata* (Micropezidae); дырчатая поверхность и боковой шов: д) *Prosopea* (Tachinidae), сетчатая поверхность: е) *Copromyza* (Sphaeroceridae).

поверхности, возможно, функционируют тоже по пластронному типу. В любом случае одной из их ключевых функций является респирация.

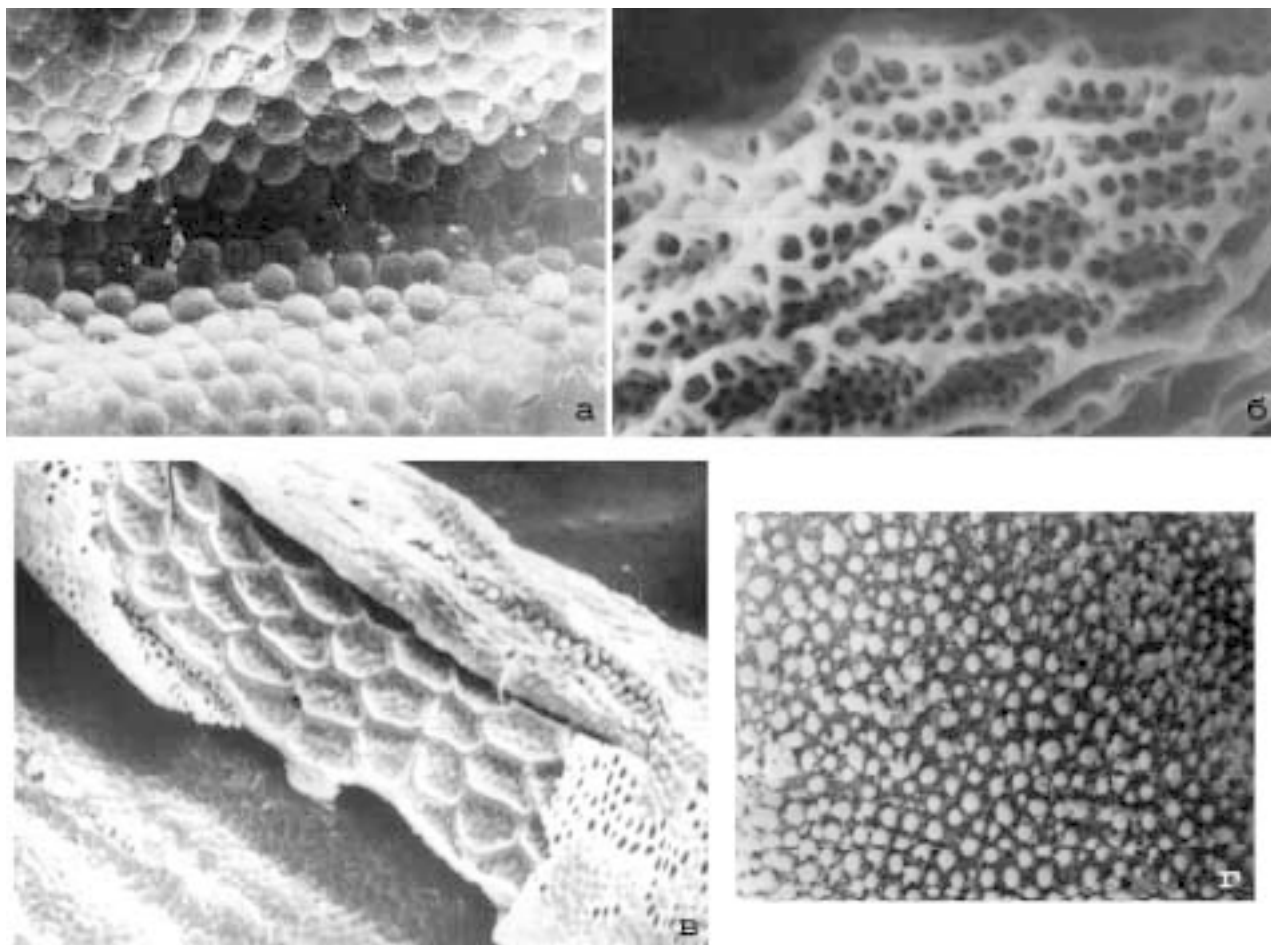
11. Хорион с сетчатой поверхностью. На поверхности хориона формируются сети (часто дополнительные), выполняющие пластронную функцию, как у Muscidae, Fanniidae и некоторых Sphaeroceridae (рис. 3, е; 4, б). В этом случае обычно имеется две сети – микропластрон и макропластрон (последний скорее играет роль сжимаемой жабры, удерживая пузырек воздуха с меняющимся объемом).

12. Хорион имеет медианную зону с пластронной поверхностью. Характерной особенностью яиц многих круглошовных двукрылых является развитие между продольными швами медианной зоны (*zona mediana*), которая представляет собой открытую гидрофобную сеть – пластрон. Сеть может

иметь различную морфологическую структуру (ячейки, грибовидные или сосочковидные выросты, полигоны). Простая медианная зона с сетью характерна для яиц Phoridae (*Megaselia* и некоторых других), Dryomyzidae, некоторых Sciomyzidae (например, *Sepedon*, *Sepedonea*), некоторых Drosophilidae (*Amiota*), Aulacigastridae, Sphaeroceridae, Ephydriidae, Scathophagidae, Calliphoridae, Rhinophoridae.

13. Хорион имеет медианную зону с двуслойным пластроном. Медианная зона содержит многоуровневые сети пластрона. Сети располагаются в два слоя и имеют очень сложное как внутреннее, так и внешнее строение. Такого рода пластрон в медианной зоне характерен для яиц Muscidae, Fanniidae, Anthomyiidae (рис. 4, в).

14. Хорион с пластронной сетью сосочков, грибовидных выростов, бляшек, площадок на стебельках



**Рис. 4.** Типы поверхности яиц двукрылых: а) бугорчатая с продольными гребнями: *Phaonia basalis* Ztt. (Muscidae); б) сетчатая: *Suilla notata* Mg. (Heleomyzidae); в) с двойной пластронной сетью: *Muscina stabulans* Fll. (Muscidae); г) сосочковидная: *Phytobia* (Agromyzidae).

и т.п., но без медианной зоны, гребней или полигонов. Такого типа поверхность развита на хорионе яиц Phoridae, Syrphidae (кроме Pipizinae), некоторых Agromyzidae (*Phytobia*, *Phytomyza*, *Agromyza*) (рис. 4, г). Такие поверхности (особенно, у Syrphidae, Phoridae) очень сходны с пластронными поверхностями яиц некоторых длинноусых двукрылых, в частности с Culicidae и Muscetophylidae, а также Mecoptera.

15. Хорион, сочетающий медианную зону с пластронными поверхностями вне ее. Пластрон редко бывает развит только в медианной зоне, как у Aulacigastridae, Dryomyzidae (хотя у них есть иные респираторные поверхности). Чаще медианная зона сочетается с развитием пластронных сетей на других участках яйца. Например, у Phoridae, Sphaeroceridae, Ephydriidae, некоторых Sciomyzidae, Muscidae, Scathophagidae, Fanniidae пластрон развит как в медианной зоне, так и на поверхности яйца, где он представлен сосочками, бляшками, трубочками, выростами, бугорками, ямками, перфорациями. На бортиках медианной зоны часто развиваются лепестковидные

или полуовальные выросты, окаймляющие швы раскрытия и несущие отверстия и сосочки пластронной поверхности, как у Phoridae, Muscidae, Fanniidae, Rhinophoridae, Scathophagidae, Anthomyiidae. Яйца некоторых двукрылых, имеющие медианную зону, могут дополняться пластронными поверхностями на респираторных рожках, как у Dryomyzidae, ряда Muscidae (многие Midaeinae, Limnophorini).

16. Хорион с лопастевидными выростами по бокам яйца. Дыхательные поверхности могут развиваться и в специализированных областях яйца. Например, яйца ряда круглошовных имеют боковые или передне-боковые лопастевидные выросты, покрытые сосочками, бугорками и ямками с перфорациями. Эти структуры встречаются у Fanniidae, некоторых Muscidae (*Musca*, *Morellia*; Phaoniinae; Atherigoniinae; Reinwardtiinae, некоторые Azeliinae, Coenosiinae, Midaeinae). Лопастевидные придатки, окружающие яйцо и не позволяющие ему утонуть, развиваются по бокам хориона яиц Braulidae, Mormotomyiidae, некоторых Fanniidae, Muscidae, откладывающих яйца в

очень вязкий субстрат (например, мёд, жидкий помёт, трупы на средних стадиях размножения).

17. Хорион с респираторными рожками. Хорион имеет различного рода длинные выросты (один или несколько) с пластронными поверхностями или аэропилярными криптами. Пластронные поверхности могут быть развиты только на респираторных рожках или и на респираторных рожках, и поверхности хориона, как, например у *Dryomyzidae*, *Sepsidae*, *Neriidae*, *Drosophilidae*, *Coelopidae*, *Sphaeroceridae*, многих *Scathophagidae*, *Ephydridae*, некоторых *Muscidae*, *Mystacinobiidae*.

18. Хорион с пластронной поверхностью на заднем полюсе яйца. Такого типа хорион характерен для утерусных яиц кукулообразных двукрылых – *Glossinidae*, *Hippoboscidae*, *Streblidae*, *Nycterybiidae*, макроларвипарных *Muscidae*.

19. Хорион с прикрепительными придатками. Для многих групп паразитических двукрылых характерно формирование яиц с прикрепительными выростами для фиксации на субстрате (*Conopidae*; *Tachinidae*: *Carcelia* R.-D.; *Oestridae*: *Gasterophilinae*, *Hypodermatinae*), или на хозяине, или в его теле. Формирование такого рода специализированных придатков хориона имеет вторичный характер.

20. Хорион с оперкулюмом (крышечкой). Яйца многих двукрылых имеют специализированные структуры, облегчающие выход личинки I возраста. В одних случаях формируются крышечки (оперкулюмы). Они хорошо заметны на хорионе у переднего полюса. Специализированные крышечки различной структуры отмечены для *Rhinotoridae*, *Oestridae* (*Cuterebrinae*, *Gasterophilinae*), некоторых *Tachinidae* (*Exoristinae*: *Bessa*, *Phorinia*, *Parasetigena*, *Phorocera*). Поверхность крышечки может не отличаться от остальной поверхности яйца, а может иметь иную структуру, чаще всего, связанную с респирацией. Крышечка, как правило, отделена швом от остальной части яйца. В других случаях имеются структуры, выполняющие другие функции, но в то же время обеспечивающие и выход личинки. Все яйца, имеющие медианную зону, раскрываются вдоль швов, формирующих эту зону (*Muscidae*, *Fanniidae*, *Anthomyiidae*, *Calliphoridae*, *Rhinophoridae*, некоторые *Phoridae*, некоторые *Sciomyzidae*). Медианная зона локализована между швами и несет пластронную поверхность. Кроме того, обычно пластрон того же или иного строения развивается на боковой поверхности швов раскрытия. Хорион может иметь поперечные линии, обеспечивающие лёгкое вскрытие хориона. Поперечные линии иногда формируются цепочками аэропилярных крипт (как, например, у *Tachinidae*: *Winthemia*). Поперечный шов раскрытия может и не нести аэропиле

(например, у *Tachinidae*: *Hyalurgus*). В ряде случаев антерио-апикальный аэропилярный центр, на мой взгляд, может формировать округлую структуру, легко выталкивающуюся и освобождающую выход личинки. Такого типа аэропилярные центры, совмещающие функции дыхания, фильтрации и вскрытия хориона, встречаются у *Diopsidae*, некоторых *Tachinidae* (ряд *Goniini*, макроовипарные *Phasiinae*), некоторых *Sciomyzidae*, *Anthomyiidae*, *Muscidae*, возможно, *Psilidae*, *Heleomyzidae*, некоторых *Chloropidae*. Эти структуры полифункциональны.

Яйцо ряда двукрылых имеет одинаково организованную поверхность со всех сторон, однако часто встречаются случаи, когда верхняя и нижняя поверхности экзохориона существенно отличаются как морфологически, так и функционально. Иногда даже развивается шов, разделяющий верхнюю и нижнюю части яйца. При этом дорсальная поверхность хориона выпуклая, несет респираторные и защитные структуры (например, аэропилярные крипты, пластронные сети, утолщенные валики, гребни и т.д.), в то время как вентральная поверхность хориона вогнутая (реже плоская); она более тонкая и не имеет развитых специализированных структур (за исключением полигональной сети, если таковая вообще имеется). Чаще всего нижняя поверхность хориона служит для прикрепления к субстрату. Шов может иметь губчатое строение и участвовать в фиксации яйца на субстрате (микроовипарные и многие макроовипарные *Tachinidae*, *Platystomatidae*, *Otitidae*, *Oromizidae*, многие *Phoridae*).

Кроме различного вида респираторных сетей (включая пластрон), яйца двукрылых могут иметь и аэропилярные крипты – отверстия, предназначенные для эффективного дыхания. Кроме дыхательной функции, аэропиле осуществляют фильтрацию воздуха, поступающего вглубь хориона, так как имеют развитую многоуровневую сетчатость внутри.

Как указывалось выше, иногда группы аэропиле участвуют в раскрытии яйца при выходе личинки. Яйца некоторых *Diptera* не имеют аэропилярных крипт (*Syrphidae*, *Phoridae*, *Pipunculidae*, *Conopidae*, *Sarcophagidae*, яйцеживородящие *Calliphoridae* и *Tachinidae* и некоторые другие) (рис. 5).

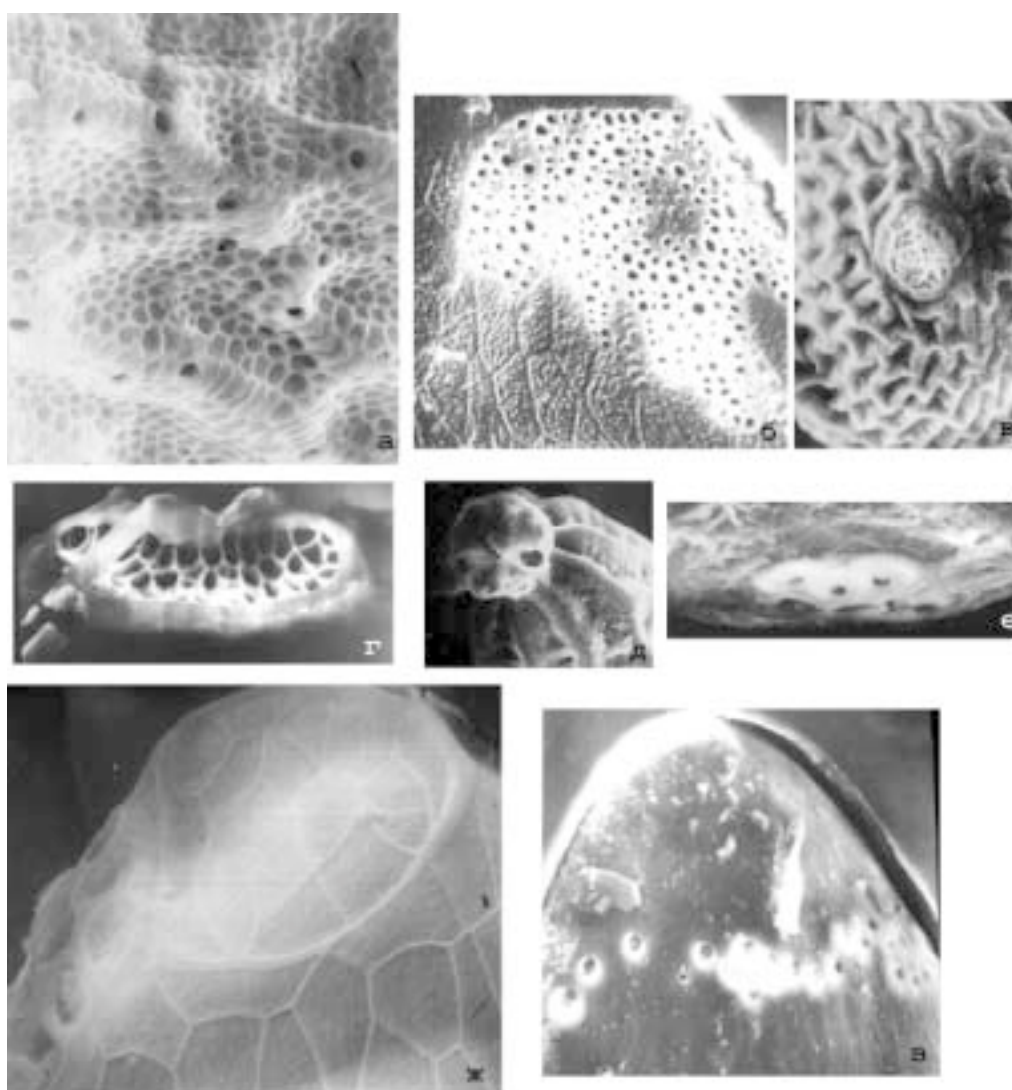
Яйца ряда круглошовных двукрылых имеют одиночные крипты на поверхности, например *Chamaemyiidae* (*Leucopis*), некоторые *Heleomyzidae* (*Ornitholeria*). Чаще крипты формируют продольные ряды: *Chamaemyiidae* (*Acrometopia*, *Parochthiphila*, *Chamaemyia*), некоторые *Chloropidae* (*Gaurax*), некоторые *Heleomyzidae*, *Rhinophoridae*, некоторые *Anthomyiidae* (*Leptohylemyia*, *Acyglossa*), *Muscidae*. Во многих группах аэропиле представлено центром из крипт на переднем полюсе. Такое расположение



аэропиле встречается у Micropezidae, Lauxaniidae, Oromyziidae, некоторых Chloropidae (*Meromyza*, *Cetema*, *Thaumatomyia*, *Chlorops*), многих Tachinidae, некоторых Anthomyiidae (*Delia*, *Acyglossa*, *Hylemyia*, *Pegohylemyia*). Яйца некоторых двукрылых этой группы имеют аэропиллярный центр, который возвышается над поверхностью или располагается на выросте: Psilidae, Tephritidae, некоторые Tachinidae (ряд Goniini; *Elomyia*). Аэропиллярный центр реже формируется на заднем полюсе яйца, как у некоторых Sciomyzidae (*Euthycera*, *Pherbellia*, *Tetanura*, *Salticella*, *Thecomyia*), Anthomyiidae (*Leptohylemyia*, *Erioschia*). Два аэропиллярных центра по полюсам яйца отмечены у некоторых Sciomyzidae (*Knutsonia*, *Tetanocera*, *Sepedon*, *Ilione*, *Sepedonea*), некоторых

Ephydridae, Tachinidae (Exoristinae: *Exorista*, *Bessa*, *Phorocera*, *Phorinia*, *Oswaldia*), Muscidae. Не редко аэропиллярный центр на переднем полюсе сочетается с отдельными аэропиле на остальной поверхности хориона, например у некоторых Chamaemyiidae, Sciomyzidae (*Sepedon*), Tachinidae (*Winthemia*, *Meigenia*), Muscidae. Аэропиле могут располагаться на рожках, как у Sepsidae, Drosophilidae, Neriidae, либо они сочетаются с криптами на заднем полюсе яйца (Druomyzidae) (рис. 6). Аэропиле могут размещаться и по краям медианной зоны (Calliphoridae, Rhizophoridae, Muscidae, Anthomyiidae).

Аэропиллярные крипты, как и аэропиллярные центры, обычно имеют возвышающиеся над поверхностью края, либо размещаются на возвышающихся



**Рис. 5.** Расположение аэропиле: а) ряды крипт на поверхности (Heleomyzidae: *Thephrochlamis rufiventris* Mg.), б) аэропиллярная площадка переднего полюса яйца (Tachinidae: *Oswaldia spectabilis* Mg.), в-г) аэропиллярный центр переднего полюса яйца (Tachinidae: в: *Masicera sphingivora* Mg., г: *Ectophasia crassipennis* F.), д) апикальная микропиллярно-аэропиллярная зона (Psilidae: *Psila rufa* Mg.), е) аэропиллярные крипты заднего полюса яйца (Tachinidae: *Parasetigena sylvestris* Fl.), ж) аэропиллярная зона и оперкулум на переднем полюсе яйца (Tachinidae: *Bessa parallela*), з) поперечный ряд аэропиллярных крипт (Tachinidae: *Winthemia*).

площадках хориона. По-видимому, это увеличивает поверхность газообмена, а также позволяет криптам быть приподнятыми и контактировать с воздухом, когда яйца погружено в жидкостный субстрат. В других случаях аэропиле не возвышаются над остальной поверхностью (табл. 2, рис. 5, 6).

На переднем полюсе субапикально располагается микропиле. Положение микропиле стабильно. Форма отверстия, а иногда и всего микропилярного центра может различаться у разных двукрылых. Чаще всего встречается ямковидное и воронковидное микропиле. Оно характерно для многих прямошовных двукрылых, а также для Syrphidae, Pipunculidae, Phoridae, Conopidae, Camillidae, Milichiidae, Camillidae, Carnidae, Clusiidae, Sarcophagidae, Tachinidae, Calliphoridae, некоторых Oestridae, Sphaeroceridae, Rhinophoridae. Розетковидная (или веерообразная) микропилярная площадка отмечена у яиц некоторых Heleomyzidae, Lauhaniidae, Syrphidae, некоторых Fanniidae, Muscidae.

Сосочковидное микропиле выявлено у Drosophilidae, Micropezidae, Agromyzidae, Pyrgotidae, Otitidae, Diopsidae, Piophilidae, Fergusoninidae, Platiomatidae, некоторых Chloropidae, Ephydriidae. Сосочковидное микропиле может находиться в углублении, что характерно для яиц Coelopidae, Sciomyzidae, Sepsidae, Dryomyzidae, многих Muscidae, Fanniidae, Anthomyiidae, Helosciomyzidae, некоторых Oestridae (Cuterebrinae). В ряде случаев микропилярный аппарат находится на специализированном выросте в виде площадки (Chamaemyiidae, Celyphidae, Opomyzidae) или шишковидного либо грибовидного сосочка (Tephritidae, Psilidae, некоторые Lauzaniidae, Ephydriidae) (табл. 2). Микропилярный вход может погружаться в хорион в виде воронки, но чаще он пред-

Таблица 2

Основные признаки аэропилярных структур хориона круглошовных двукрылых

Группа двукрылых	Признаки аэропиле *						
	1	2	3	4	5	6	7
Micropezidae			+				
Neriidae							+
Psilidae			+				
Diopsidae			+		+	+	
Tephritidae			+				
Pallopidae	+						
Lauhaniidae		+	+				
Chamaemyiidae	+	+	+			+	
Dryomyzidae							+
Sciomyzidae				+	+		
Sepsidae							+
Agromyzidae			+				
Canacidae			+				
Chloropidae		+	+				
Heleomyzidae	+	+					
Opomyzidae			+				
Drosophilidae							+
Sphaeroceridae							+
Ephydriidae			+		+		
Scathophagidae			+				
Anthomyiidae	+	+	+	+	+		
Muscidae	+	+	+		+	+	+
Calliphoridae	+						
Rhinophoridae	+	+					
Tachinidae	+		+	+	+	+	

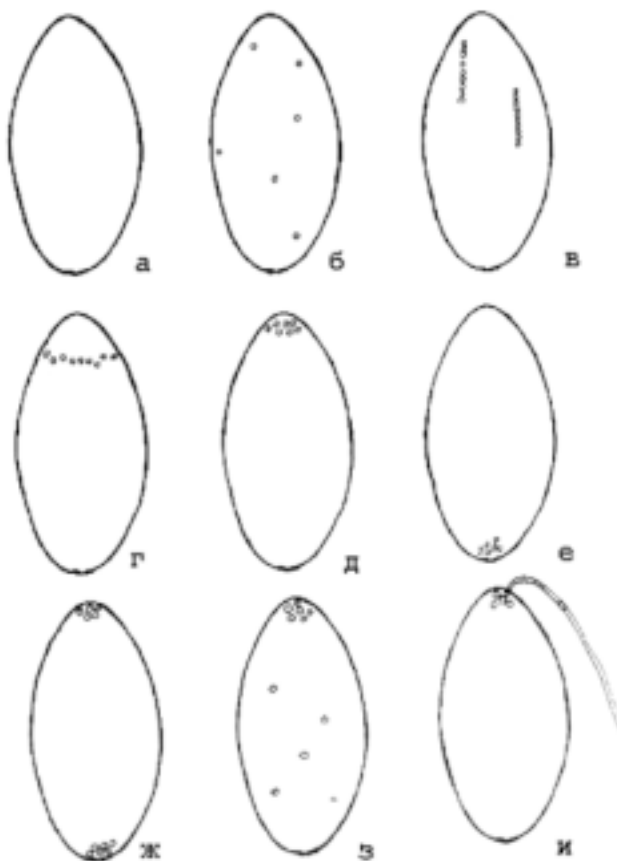


Рис. 6. Варианты расположения аэропилярных крипт у Cyclotharpha: а) крипт нет; б) имеются одиночные крипты; в) продольные ряды крипт; г) поперечные ряды крипт; д) аэропилярный центр на переднем полюсе яйца; е) аэропилярный центр на заднем полюсе; ж) аэропилярные центры на обоих полюсах; з) аэропилярный центр и одиночные крипты; и) аэропилярный центр и крипты на рожках (26).

\*Признаки: 1 – одиночные крипты, 2 – ряды крипт, 3 – аэропилярный центр на переднем полюсе, 4 – аэропилярные центры на заднем полюсе, 5 – аэропилярный центр на обоих полюсах, 6 – аэропилярный центр и крипты на поверхности, 7 – аэропилярный центр и крипты на рожках.

ставляет собой отверстие на вершине сосочка, бугорка, выроста, иногда достигающего значительных размеров (Psilidae, Tephritidae, некоторые Drosophilidae). Розетковидные или веерообразные структуры, окружающие микропиллярный вход, возможно, имеют особое функциональное значение при прохождении сперматозоида через канал.

Признаки структуры экзохориона, аэропиллярных крипт, в меньшей степени микропиле могут быть использованы в определении яиц (по крайней мере до семейства или рода), должны они учитываться и при создании системы круглошовных двукрылых.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Liu D., Greenberg B. // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1989. V. 82. N. 1. P. 80-93.
2. Hinton H.E. Biology of insect eggs. – Pergamon Press, Oxford, N.Y., Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 1981. V. 1-2. 2124 p.
3. Ferrar P. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cy-clorrhapha. 1987. Entomonograph. V. 8. 478 pp.
4. Кузнецов С.Ю. // Энтотомол. обозрение. 1988. Вып. 67. № 4. С. 741-753.
5. Танасийчук В.Н. // Энтотомол. обозрение. 1974. Т. 53. С. 304-308.
6. Vala J.-C., Knutson L.V., Gasc C. // J.Zool. 1999. V. 247. P. 531-536.
7. Greenberg B., Szyska M.L. // Ann. Ent. Soc. Am. 1984. V. 77. P. 488-517.
8. Greenberg B., Wells J.D. // J. Med. Entomol. 1998. V. 35. N. 3. P. 205-209.
9. Hinton H.E. // Nature, London. 1959. V. 184. P. 280-281.
10. Hinton H.E. // Quarterly Journal of Microscopical Science. 1961. V. 101. N. 3. P. 313-332.
12. Hinton H.E. Polyphyletic evolution of respiratory system of egg shells, with a discussion of structure and density-independent and density dependent selective pressures / In.: Scanning electron microscopy, Systematic and evolutionary application, Academic Press, London, 1971. P. 17-36.
13. Гапонов С.П. // Зоол. журнал. 1992. Т. 71. Вып. 7. С. 23-28.
14. Гапонов С.П. // Зоол. журнал. 1996, а. Т. 75. Вып. 3. С. 468-474.
15. Гапонов С.П. // Зоол. журнал. 1996, б. Т. 75. Вып. 4. С. 552-558.
16. Гапонов С.П. // Зоол. журнал. 1996, в. Т. 75. Вып. 5. С. 713-726.
17. Гапонов С.П. // Зоол. журнал. 1998. Т. 77. Вып. 2. С. 202-208.
18. Гапонов С.П. // Зоол. журнал. 1999, а. Т. 78. Вып. 4. С. 466-473.
19. Гапонов С.П. // Зоол. журнал. 1999, б. Т. 78. № 6. С. 755-758.
20. Гапонов С.П. // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи. 1999, в. Вып. 13. С. 100-106.
21. Гапонов С.П. // Состояние и проблемы экосистем Среднерусской лесостепи. 2000, а. Вып. 13. С. 47-51.
22. Гапонов С.П. // Зоологический журнал. 2000, б. Т. 79. 6. С. 704-711.
23. Гапонов С.П. // Зоологический журнал. 2003, а. Т. 82. № 11. С. 1347-1356.
24. Гапонов С.П. // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия, Биология, Фармация. 2003, б. Вып. 2. С. 116-123.
25. Гапонов С.П. Морфология яиц тахин (Diptera, Tachinidae). Воронеж, ВГУ, 2003 в. 88 с.
26. Гапонов С.П. Морфология и эволюционные преобразования яиц двукрылых (Diptera). Воронеж, ВГУ, 2003 г. 316 с.
27. Gaponov S.P. // Abstr. Vol. of IIIrd Intern. Congr. of Dipterology. – Canada, Guelph, 1994. 1994, а. P.69-70.
28. Gaponov S.P. // Abstr. Vol. of Vth Europ. Congr. of Entomology. – England, York, 1994. 1994, b. P.68.
29. Gaponov S.P. // Proceed. XX International. Congr. Entomol., Firenze, Italy. 1996. P.123.
30. Gaponov S.P. // Тез. докл. XX сезда Русск. Энтотомол. об-ва. Санкт-Петербург, 2002. С. 168.
31. Gaponov S.P., Khitzova L.N. // Abstr. Vol. of IInd International Congress of Dipterology. Bratislava, 1990. P.99.