

УДК 595.773.4

## МОРФОЛОГИЯ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОВЫ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ДВУКРЫЛЫХ ИЗ СЕМЕЙСТВА CONOPIDAE (DIPTERA)

© 2005 г. С.П. Гапонов, А.С. Сергеев

Воронежский государственный университет

Обобщены результаты изучения строения сенсорной системы головной тагмы самок мух-конопид 7 видов из 7 родов (*Myopa testacea* L., *Zodion andersoni* Kr., *Thecophora sundewalli* Ztt., *Conops ceriaeformis* Mg., *Melanosoma bicolor* Mg., *Sicus nigratarsis* L., *Physocephala truncata* Lw.). На основании полученных данных впервые выделены основные группы сенсорных структур головного отдела Conopidae.

### ВВЕДЕНИЕ

На личиночных стадиях конопиды преимущественно паразитируют в жалящих перепончатокрылых (Aculeata). Пути становления паразитического образа жизни многообразны. Появление и развитие биоценологических связей между паразитами и их хозяевами требуют возникновения адаптаций, позволяющих паразиту разыскивать подходящего хозяина в среде его обитания. Распознавание подходящих условий, поиск хозяина в них, заражение хозяина не возможно без появления и совершенствования соответствующих сенсорных структур. У самцов появляются сенсорные органы, помогающие отыскивать самку, у самок развиваются сенсорные адаптации, направленные на поиск подходящего хозяина или (и) среды его обитания. У обоих полов имеются сенсиллы и сложные органы чувств общего назначения (получение информации о действии абиотических факторов среды, поиск пищевого субстрата и т.п.).

На головной тагме сосредоточены все основные группы рецепторов, позволяющие насекомому ориентироваться в пространстве: фоторецепторы, гравирецепторы, дистантные и контактные хеморецепторы. Поэтому головную тагму называют сенсорной. Основу органов чувств составляют их нервночувствительные единицы – сенсиллы, которые в типичных случаях состоят из воспринимающей структуры в коже и прилегающих к ней нервных чувствительных клеток. Одни сенсиллы выступают над поверхностью кожи в виде волоска, щетинки, конуса или другого образования, другие же располагаются в коже. Сенсиллы представляют собой морфологически независимые элементарные сенсорные образования, включающие одну или несколько рецепторных клеток, несколько обкладочных клеток и кутикулярный отдел.

Сенсорные образования располагаются преимущественно на антеннах (1, 2, 3). Высокая избиратель-

ность насекомых к определенным запахам связана с присутствием в хеморецепторных антеннальных сенсиллах специфических чувствующих клеток (3, 4). Все сенсиллы делятся на три типа: NP – не имеют пор в кутикулярном отделе и содержат механо-, гигро- или терморецепторные клетки; TP – имеют одну пору на вершине волоска и включают вкусовые и механорецепторные клетки; WP – имеют многочисленные поры в стенке волоска и подразделяются на SW – имеют гладкую одинарную кутикулярную стенку, пронизанную порами с поровыми трубками и DW – имеют двойную кутикулярную стенку, пронизанную порами и радиальными каналами.

У короткоусых круглошовных двукрылых имеется множество базиконических сенсилл (Muscidae), разделенных на три подтипа. Трихонидные сенсиллы не имеют строения обонятельной сенсиллы (Hippoboscidae). Кутикула третьего членика образует многочисленные неправильной формы складки, среди которых различимы обонятельные ямки. Базиконические сенсиллы разделены на гладкие и ребристые. Булавовидные сенсиллы находятся в двух глубоких, дугообразно изогнутых полостях третьего членика антенны (2, 3).

В состав контактных хеморецепторов входят как вкусовые хеморецепторные, так и механорецепторные клетки. На вершине кутикулярного отдела вкусовых сенсилл имеется 1 или несколько пор. Пора, через которую вещества проникают к периферическим отросткам рецепторных клеток, может занимать как апикальное, так и субапикальное положение (4). Чувствующими элементами контактных хеморецепторов сенсилл являются биполярные рецепторные клетки, весьма специфичные в восприятии раздражителей.

Рецепторная клетка имеет один периферический отросток с ресничкой. Периферические отростки рецепторных клеток многих сенсилл окружаются

кутикулярной сколопоидной оболочкой, предохраняющей периферические отростки от механических воздействий и действия экзувиальной жидкости во время линочных процессов, а также способствующей возникновению электрических потенциалов в рецепторных клетках. В состав сенсилл насекомых входит несколько обкладочных клеток (3).

Сенсиллы рассеяны по телу поодиночке или образуют поля, либо объединены в сложные органы чувств. Функционально сенсиллы подразделяются на группы. Механорецепторы воспринимают механические стимулы. В большинстве случаев трихотидная механорецепторная сенсилла обслуживается одной биполярной нервной клеткой. Одиночные трихотидные сенсиллы, рассеянные по всему телу насекомого, могут служить тактильными рецепторами. Трихотидная механорецепторная сенсилла возбуждается вследствие отклонения волоска от его исходного положения при контакте с различными телами или под давлением потоков воздуха и воды. Терморецепторы – реагируют на изменение температуры. Основными терморецепторами насекомых являются трихотидные, базиконические и целоконические сенсиллы, расположенные на различных участках тела, но, главным образом, на антеннах. Гигрорецепторы – реагируют на изменение влажности и представлены базиконическими или целоконическими сенсиллами на антеннах. Одна и та же антеннальная сенсилла может функционировать в качестве терморецепторного и гигрорецепторного органа. Хеморецепторы воспринимают химические стимулы при их контактном и дистантном действии. Контактные хеморецепторные органы представлены в основном трихотидными, базиконическими, стилоническими сенсиллами, а также чувствительными папиллами. Восприятие запахов осуществляется дистантными хеморецепторами, которые у насекомых представлены разного рода обонятельными сенсиллами на антеннах. У двукрылых к числу антеннальных обонятельных сенсилл относятся трихотидные, целоконические и базиконические сенсиллы. Трихотидные обонятельные сенсиллы имеют длинный волосок, стенки которого пронизаны многочисленными порами. Целоконические обонятельные сенсиллы представлены узкими желобчатыми конусами, погруженными в кутикулу. Стенки конуса пронизаны порами, а на его вершине расположено небольшое отверстие. Антеннальные рецепторы этого типа способны реагировать не только на запахи, но и на температурные воздействия или изменения влажности. Базиконические обонятельные сенсиллы на своей кутикулярной поверхности имеют шиловидный выступ с порами и многочисленными

разветвлениями в полости (4). Фоторецепторы воспринимают световые раздражения и представлены фасеточными глазами, латеральными и дорсальными глазками. Фасеточный глаз состоит из большого числа фоторецепторов – омматидиев, а каждый латеральный и дорсальный глазок соответствует отдельному фоторецептору.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

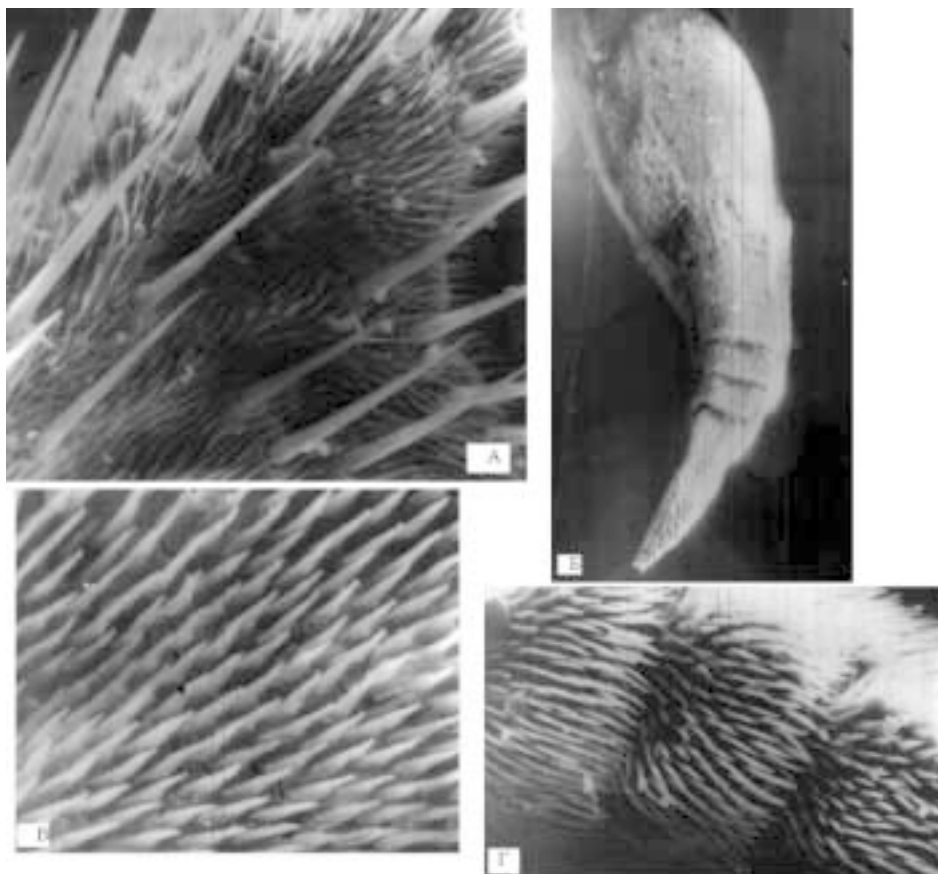
Методами световой и электронной микроскопии нами изучено строение сенсорного аппарата головной тагмы 7 видов мух-конопид из 7 родов (семейство *Conopidae*: подсемейство *Conopinae* (роды *Conops*, *Physocephala*), подсемейство *Myopinae* (роды *Myopa*, *Thecophora*, *Sicus*, *Zodion*, *Melanosoma*)). Исследования с использованием сканирующего электронного микроскопа выполнены по методике Лью и Гринберга (5). Использован сканирующий электронный микроскоп «Тесла» лаборатории электронной микроскопии Воронежского технического университета.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ НШ-1667 2003.4 (Санкт-Петербургская диптерологическая школа).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Голова *Conopidae*, как и других двукрылых, представлена округлой капсулой, боковые части которой заняты фасеточными глазами. Над глазами находится лоб, верхняя часть которого переходит в темя (6) (рис. 2, Д; 3, Г; 5, А). У самцов конопид глаза голоптические, а у самок – дихоптические. Изучение фасеточных глаз конопид позволило обнаружить механорецепторные волоски (иннервируются одной рецепторной клеткой). Фасеточные сенсиллы (рис. 6, В) обладают эластичной сочленовной мембраной и, возможно, реагируют на изменение потоков воздуха, являясь своеобразными ветрочувствительными рецепторами.

Теменная и затылочная части головной тагмы конопид. На глазном бугорке темени расположены три простых глазка. По бокам глазного бугорка имеются наружные и внутренние теменные щетинки, а позади глазков – затеменные щетинки. Между задними и передним глазками находятся оцеллярные щетинки. Сзади голова *Conopidae* выпуклая (посткраниум) с затылочным отверстием. Над затылочным отверстием находится затылок, а под затылочным отверстием – защечная часть. У всех изученных видов хорошо развит теменной треугольник, выражены затеменные, внутренние и наружные теменные щетинки. У некоторых конопид (*Myopa*, *Zodion*, *Physocephala*, *Conops*) в затылочной части обнаружено 5-7 длинных заостренных хет, которые



**Рис. 1.** Голова *Conops ceriaeformis* Mg.: А – педицель, х 600, Б – флагеллум антенн, х 250, В – поверхность третьего флагелломера аристы, х 1180, Г – поверхность аристы, х 2700.

являются механорецепторами. У других представителей (*Sicus*, *Melanosoma*) имеется 7 длинных трихоидных сенсилл и 13-15 палочковидных коротких сенсилл. Вокруг затылочного отверстия обнаружены цервикальные сенсиллы, заостренные на вершине и дугообразно изогнутые. Кутикула по бокам затылочного отверстия образует складки овальной формы (у *Thecophora*, *Physocephala*, *Conops*). По бокам затылочного отверстия имеются парные гравирецепторы.

Между лицом и лбом располагаются антенны – пара подвижных сенсорных придатков, возвышающихся из мембранозных антеннальных мешков. Между глазами и антеннами у Conopidae хорошо выражены скулы, а снизу от лица отделен клипеус. Антенна Conopidae состоит из основного членика – скапуса, второго членика – педицеля и жгутика – флагеллума. Скапус маленький, значительно редуцирован, а педицель у Conopidae, наоборот, удлинённый (как и у Sciomyzidae) и отделен сверху продольным швом. Жгутник исходно имеет 4 членика и покрыт сенсорными волосками, щетинками или их комбинациями. Первый членик жгутика (первый флагелломер, или третий членик антенны, или по-

стпедицель) увеличен, а остальные членики редуцируются и образуют стилус (палочковидный придаток) или аристу (нитевидный придаток). Стилус может содержать 1 или 2 членика и располагается на вершине антенны, а ариста состоит из 3-х члеников и располагается на вершине (реже – дорсо-апикально) антенны. Педицель у конопид длиннее первого флагелломера, а антенны могут быть как стилатными, так и аристатными. Сенсиллы сосредоточены на антеннах.

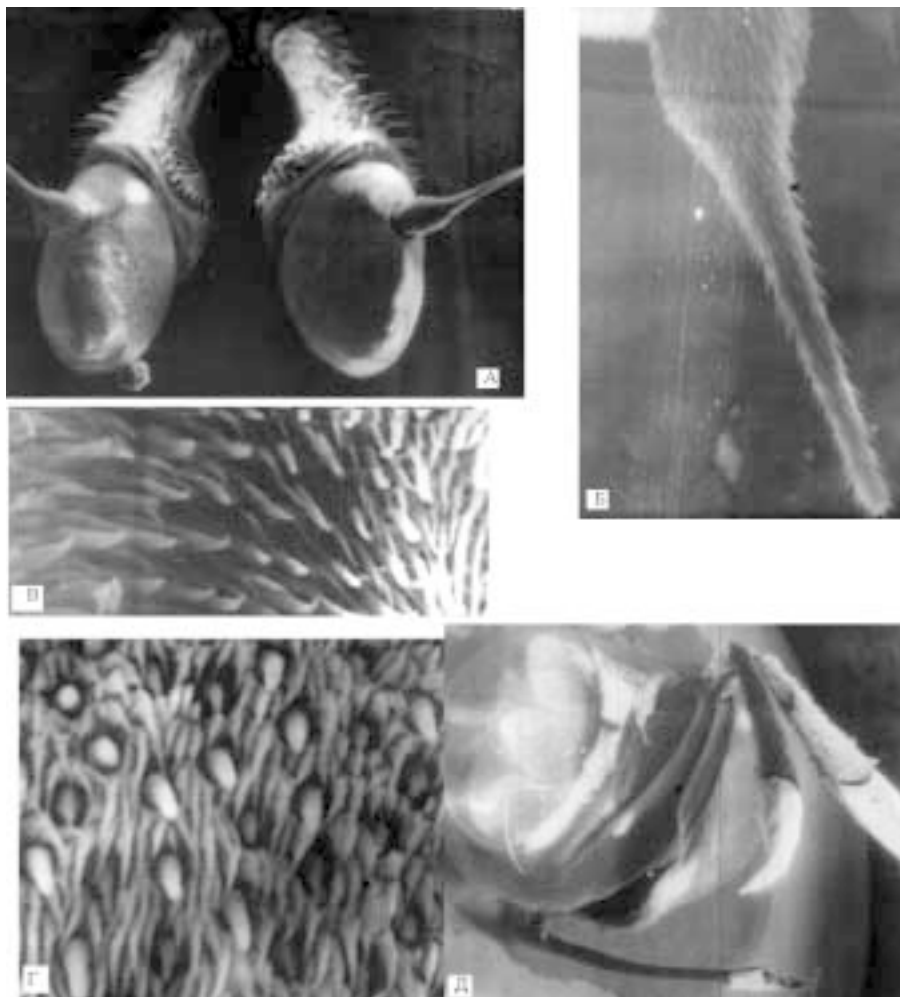
*Conops ceriaeformis*. Скапус укороченный, у основания покрыт хетами, дистальная часть несет поперечный ряд длинных трихоидных сенсилл. Педицель удлинённый и густо покрыт остроконечными базиконическими сенсиллами, между которыми расположены крупные одиночные трихоидных сенсиллы с острыми кончиками (в основном на дорсальной и латеральной поверхности педицеля) (рис. 1, А). Флагеллум продолговатый, расширенный у основания и имеет апикальный вырост – аристу из трех члеников (рис. 1, Б). Флагеллум и ариста сплошь покрыты одинаковыми по размеру и форме обонятельными сенсиллами базиконического типа (рис. 1, В, Г). На флагеллуме имеются поровые поля, возможно, относя-

щиеся к целоконическим сенсиллам. Поровые поля располагаются дорсо-латерально (рис. 1, Б).

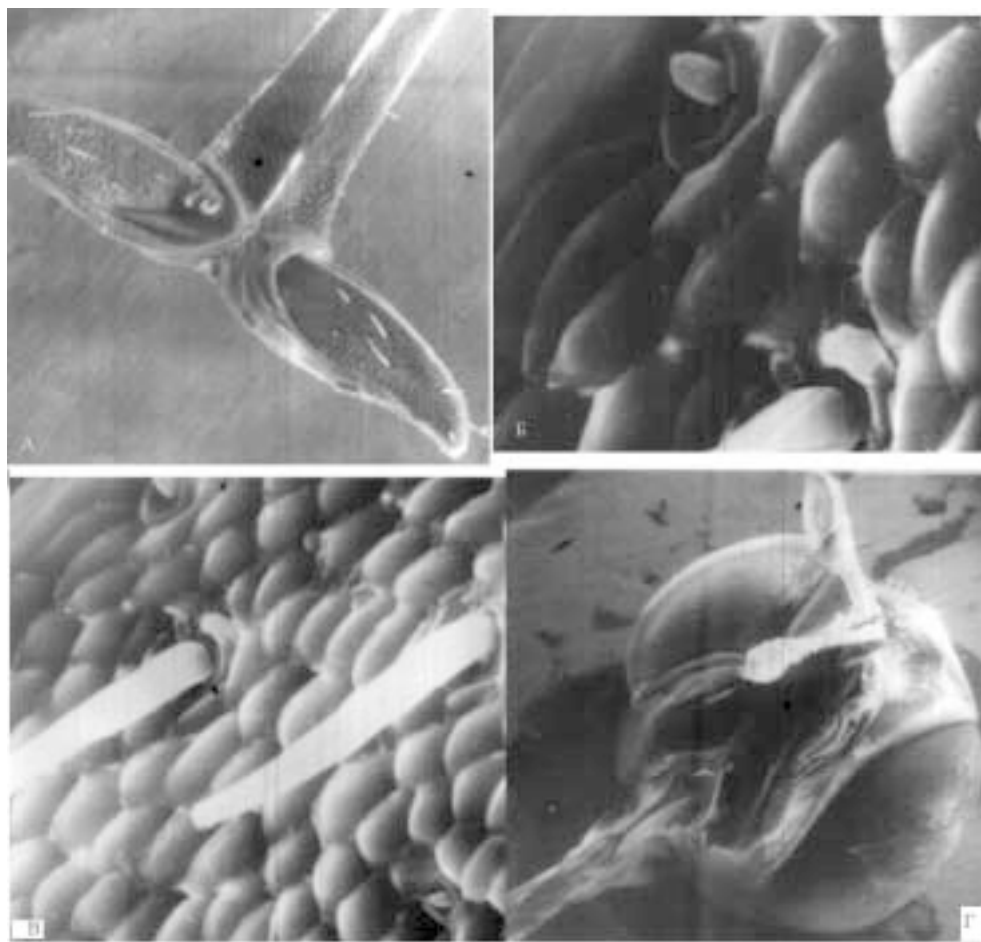
*Zodion andersoni*. Антенны относительно короткие. Скапус сильно укорочен и по дистальному краю несет один ряд трихонидных сенсилл, которые слегка изогнуты. Имеются также мелкие базиконические сенсиллы. Педицель длинный, расширенный в месте сочленения с флагеллумом (рис. 2, А), дорсально и латерально покрыт трихонидными и базиконическими сенсиллами. Флагеллум покрыт трихонидными и базиконическими сенсиллами (рис. 2, В, Г). Базиконические сенсиллы имеют разное строение. Основную массу их составляют относительно короткие сенсиллы. Среди них заметны базиконические сенсиллы, лежащие в округлых углублениях (рис. 2, Г). Ариста обратно-булавовидная (рис. 2, Б), покрыта остроконечными базиконическими сенсиллами, выполняющими обонятельную функцию. Нижняя часть головы занята ротовой впадиной с хоботком, который у конопид коленчатый и в два и более раз превосходит длину головы. Хоботок длин-

ный, обычно коленчатый. На поверхности хоботка (рис. 3, А-В) имеются короткие базиконические сенсиллы, лежащие в ямке, окруженной возвышающимся валиком кутикулы. Выявлены также трихонидные сенсиллы, служащие, по-видимому, для хеморецепции и механорецепции. На лабеллуме по краям расположены отдельные тонкостенные трихонидные сенсиллы, направленные верхушками к срединной линии хоботка и обеспечивающие, вероятно, восприятие вкуса. На лабеллуме имеются также короткие базиконические сенсиллы.

*Physocephala truncata*. Антенны длинные, коленчатые, заканчиваются стилусом из двух члеников (рис. 4, Б). Скапус короткий, его кутикула образует складки с длинными остроконечными сенсиллами трихонидного типа. На педицеле обнаружены обонятельные сенсиллы трех типов: мелкие остроконечные базиконические (наиболее многочисленные); длинные и остроконечные, расположенные упорядоченно трихонидные; стилоконические, представляющие собой маленький конус на вершине кутику-



**Рис. 2.** Голова *Zodion andersoni*: А – антенны, х 277, Б – ариста, х 1080, В – поверхность флагеллума, х 3000, Г – фрагмент поверхности флагеллума, х 5000, Д – общий вид головной капсулы, х 60.



**Рис. 3.** Голова *Zodion andersoni*: А – дистальная часть хоботка, х 370, Б – сенсиллы хоботка, х 4500, В – сенсиллы на хоботке, х 3600, Г – общий вид головы *Physocephala truncata*, х 65.

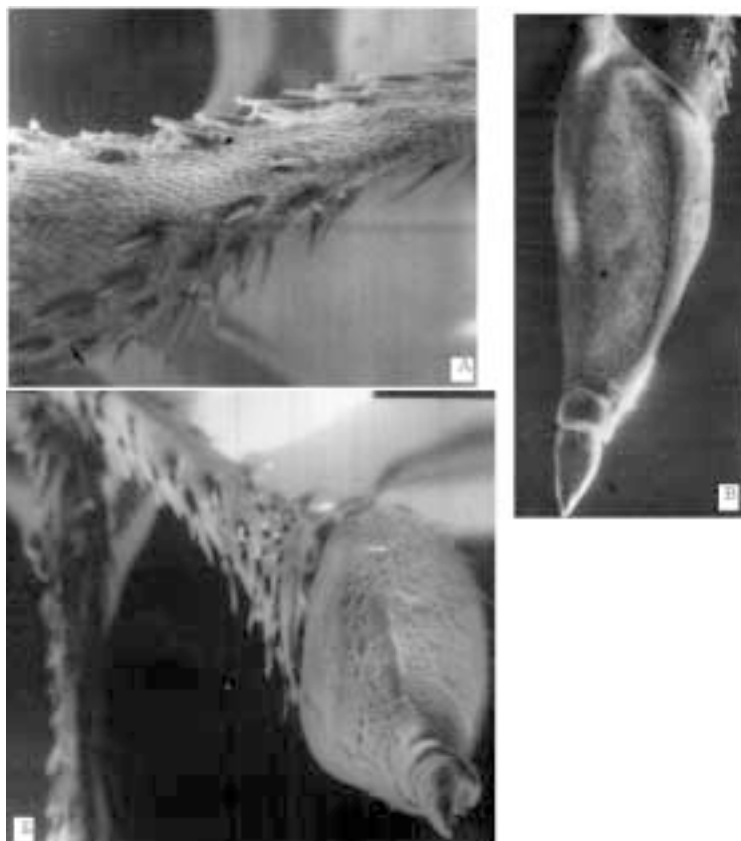
лярного выроста (рис. 4, А, Б). Флагеллум крупный, овально-шаровидный, с поровыми полями и ямками на латеральной поверхности. Ямки погружены основания мелких остроконечных базиконических сенсилл. На вершине располагается двухчлениковый стилус, густо покрытый базиконическими сенсиллами (рис. 4, В).

*Sicus nigriventris*. Антенны относительно короткие. Скапус сильно редуцирован, на его поверхности сенсиллы не обнаружены. Педицель длинный, почти треугольный, расширенный в месте сочленения с флагеллумом (рис. 5, А, Б, Г), покрыт мелкими базиконическими и более крупными трихонидными сенсиллами. Флагеллум округло-шаровидный, густо покрыт короткими базиконическими сенсиллами и несет палочковидную аристу, расположенную дорсально (рис. 5, Б, В). Поверхность аристы несет обонятельные базиконические сенсиллы.

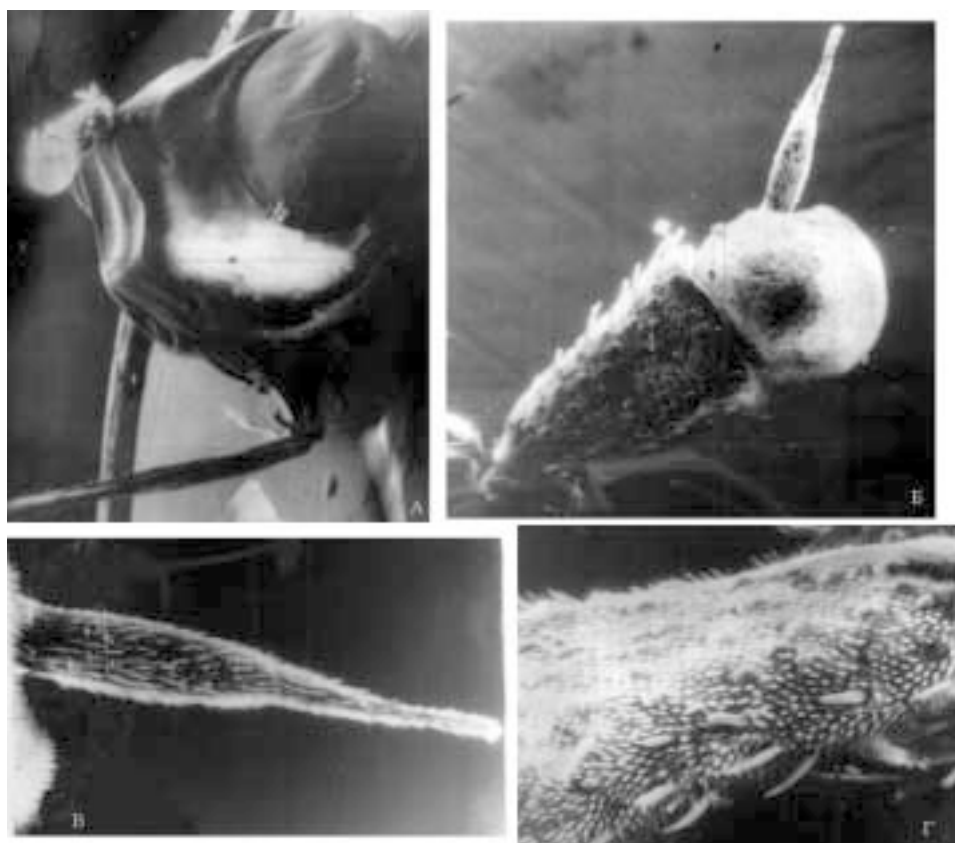
*Thecophora sundewalli*. Антенны укороченные, покрыты мелкими остроконечными базиконическими сенсиллами, встречаются также стилоконические сенсиллы в виде маленького конуса на вершине

кутикулярного выроста, и трихонидные сенсиллы. Скапус короткий, несет несколько длинных трихонидных сенсилл (рис. 6, А). Кутикула педицеля образует складки с равномерно расположенными тонкими короткими остроконечными базиконическими сенсиллами с гладкой поверхностью. Между ними располагаются крупные утолщенные ребристые базиконические сенсиллы с острыми кончиками (рис. 7, А). Поверхность флагеллума (рис 6, Б; 7, Б) несет густо расположенные базиконические сенсиллы (они утолщены у основания и имеют длинные загнутые остроконечные кончики), а также утолщенные трихонидные тупоконечные сенсиллы. Ариста палочковидная, приостренная на вершине, сплошь покрыта короткими остроконечными базиконическими обонятельными сенсиллами.

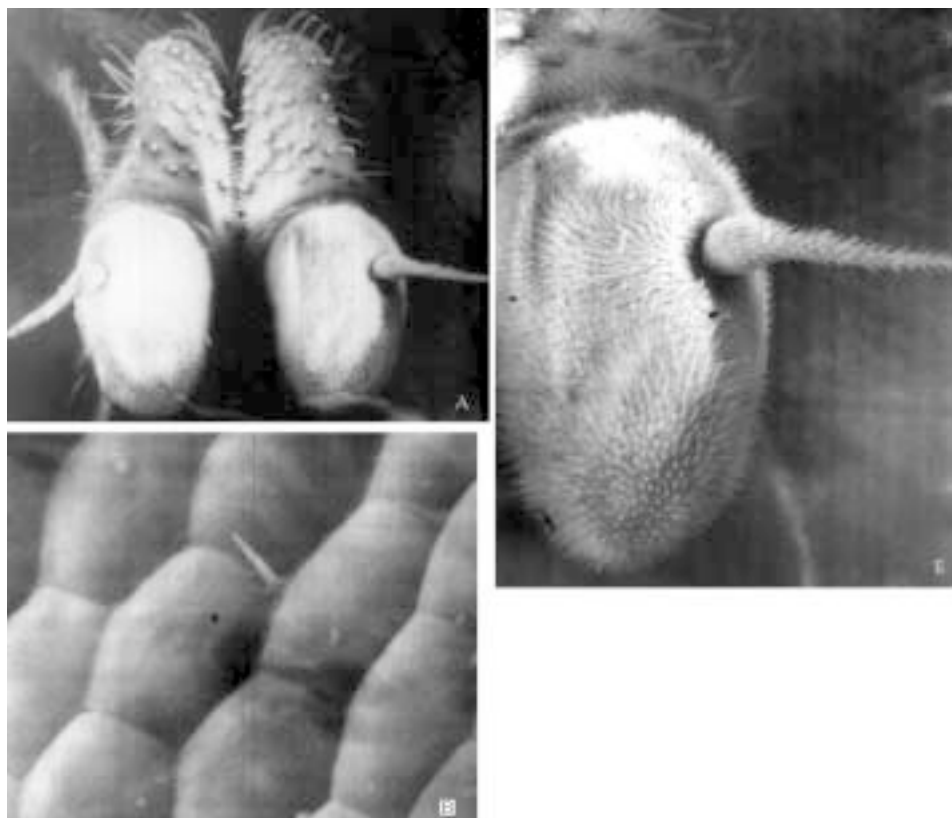
*Melanosoma bicolor*. Скапус короткий, почти голый, с несколькими трихонидными сенсиллами. Педицель покрыт обонятельными сенсиллами двух типов – базиконическими и разбросанными между ними трихонидными (рис. 8, А-Б). Флагеллум овальный, густо покрыт короткими базиконическими обонятельными сен-



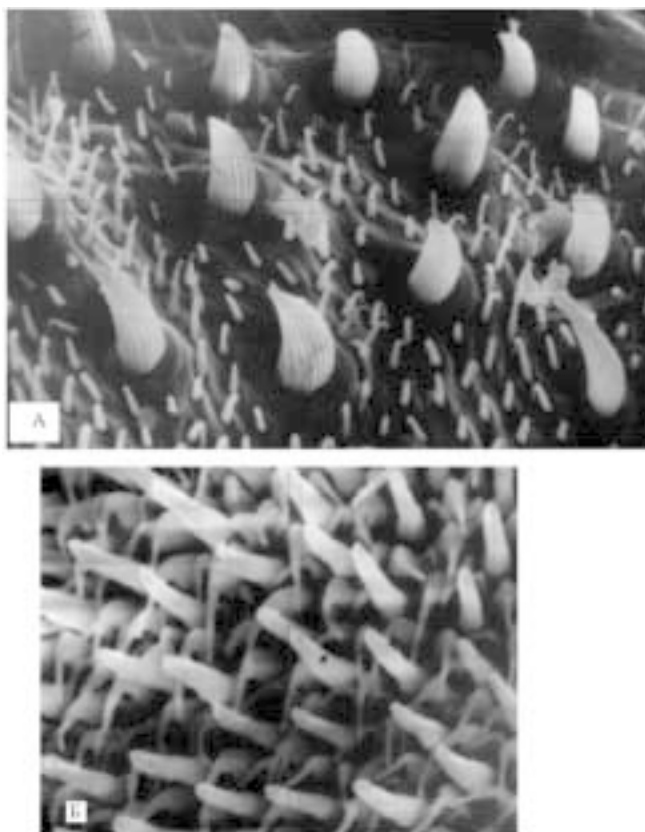
**Рис. 4.** Голова *Physocephala truncata*: А – педицель, х 637, Б – антенна со стилусом, х 400, В – флагеллум и стилус, х 360.



**Рис. 5.** Голова *Sicus nigriventris*: А – голова сбоку, х 70, Б – антенна, х 250, В – ариста, х 550, Г – поверхность педице-  
ля, х 540.



**Рис. 6.** Голова *Thecophora sundewali*: А – антенны спереди, х 300, Б – флагеллум с аристой, х 1000, В – фасетки с сенсилью, х 2250.



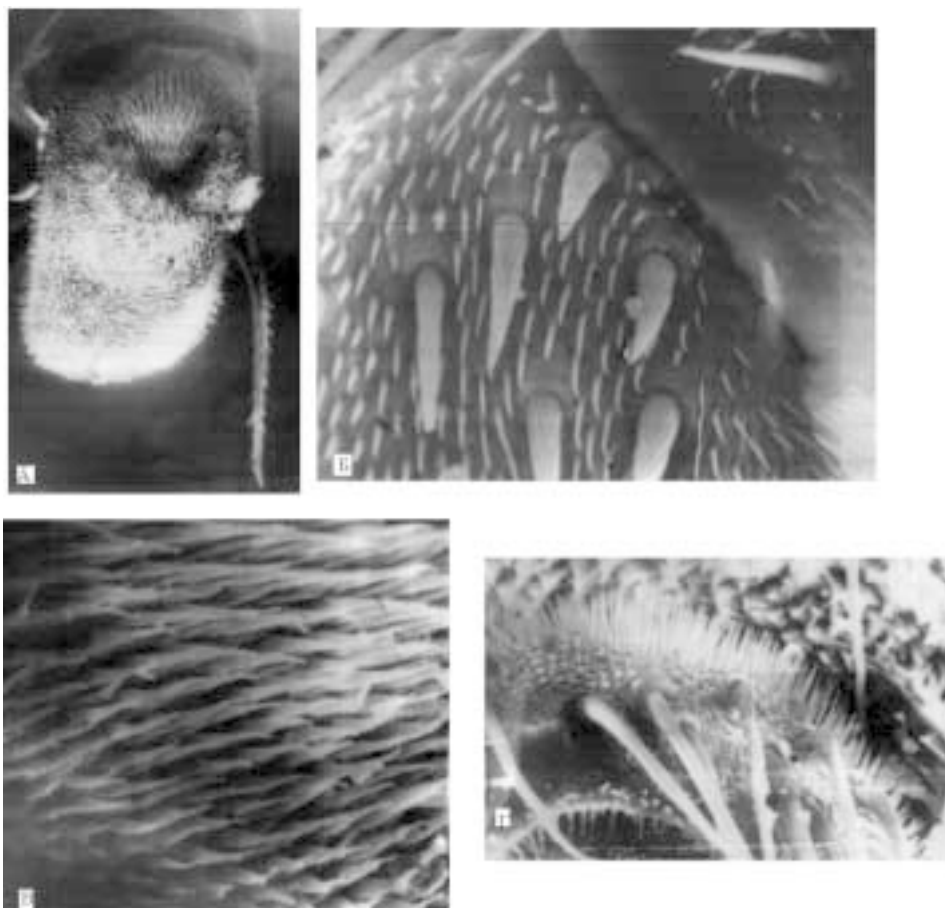
**Рис. 7.** Голова *Thecophora sundewali*: А – поверхность педицеля, х 2500, Б – поверхность флагеллума, х 5400.

силлами (рис. 8, В). Ариста нитевидная, отходит от дорсо-латеральной поверхности флагеллума (рис. 8, А).

*Myopa testacea*. Скапус короткий, несет поперечный ряд крупных трихоидных сенсилл и ряд густо расположенных тонких трихоидных сенсилл (рис. 8, Г). Поверхность педицеля дорсально несет длинные остроконечные трихоидные сенсиллы, одинаково утолщенные по всей длине, за исключением самого кончика. Имеются также мелкие заостренные базиконические сенсиллы, основания которых находятся в обонятельных ямках. Ямки равномерно размещены по всей поверхности кутикулы усика.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование ультраструктуры сенсорной системы головного отдела самок мух-большеголовок позволило выявить основные типы сенсилл. Как и у других высших двукрылых, наибольшее количество сенсорных образований находится на антеннах. Скапус всех изученных видов короткий и несет ряд длинных трихоидных сенсилл и базиконические сенсиллы. Больше всего трихоидных сенсилл выявлено на дорсальной и частично латеральной поверхности педицеля, который у конопид сильно удлинен. На педицеле располагаются также и базиконические сенсиллы, которые могут быть как гладкими, так и ребристыми (как у *Thecophora*). Эти сен-



**Рис. 8.** Голова *Melanosoma bicolor*: А – флагеллум с аристой, х 4000, Б – поверхность педицеля на границе с первым члеником, х 3200; В – поверхность флагеллума, х 2800; *Myopa testacea*: Г – основание антенны, х 630.

силлы обеспечивают термо- и хеморецепцию. На флагеллуме обнаружены конусообразные и ямкообразные инвагинации кутикулы – целоконические сенсиллы и поровые поля (у *Conops*, *Physocephala*). Дистантные хеморецепторы конопид представлены несколькими типами обонятельных сенсилл. Обонятельные рецепторы у конопид сконцентрированы на флагеллуме и флагелломерах.

В качестве хеморецепторов наиболее широкое распространение получили базиконические сенсиллы, которые функционируют либо как обонятельные, либо как контактные хеморецепторы. Базиконические сенсиллы конопид различаются по форме и толщине. Среди них отмечены конические волоски с ребристой или гладкой поверхностью. Размеры сенсилл могут быть различными, также, как и плотность их расположения на антеннах. Кроме базиконических и целоконических сенсилл, на антеннах присутствуют трихонидные сенсиллы (большой частью – на педицеле).

Обнаружены отдельные механорецепторные сенсиллы в межфасеточном пространстве, которые могут выполнять гравирецепторную функцию. На затылке также обнаружены сенсиллы и отдельные чувствительные волоски. Эффективность поиска хозяев и их мест обитания, а также цветущих растений во многом оп-

ределяется степенью развития сенсорного аппарата головного отдела, обеспечивающего механорецепцию, фоторецепцию, гравирецепцию и хеморецепцию.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Елизаров Ю.А. Хеморецепция насекомых / Ю.А.Елизаров. – М.: МГУ, 1978. – 232 с.
2. Хицова Л.Н. Сравнительно-морфологический анализ сенсилл имаго тахин и родственных двукрылых / Л.Н.Хицова // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. – Воронеж, ВГУ, 1997. – Вып. 10. – С. 88-99.
3. Чайка С.Ю. Морфофункциональная специализация насекомых-гематофагов / С.Ю.Чайка. – М.: КМК Scientific Press, 1997. – 425 с.
4. Drongelen W. Van. Pores in the insect contact-chemosensory hair: a theoretical study / W.van Drongelen // Chem. Senses and Flavour. – 1979. – Vol. 4. – № 2. – P. 117-125.
5. Liu D., Greenberg B. // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1989. V. 82. N. 1. P. 80-93.
6. Нарчук Э.П. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран / Э.П.Нарчук: Труды Зоологического института РАН. – СПб., ЗИН РАН, 2003. – 250 с.