

К БИОЛОГИИ *GYMNOSOMA NUDIFRONS* HERTING, 1966
(DIPTERA, TACHINIDAE, PHASIINAE), ПАРАЗИТА
НЕКОТОРЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (НЕТЕРОПТЕРА) В
УСЛОВИЯХ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Л. Н. Хицова, В. Б. Голуб

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»

Поступила в редакцию 12.07.2016 г.

Аннотация. По результатам многолетних сборов приведены сведения о распространении *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966 в условиях среднерусской лесостепи и некоторых заповедных территорий иных регионов. Обсуждаются связи фазиины с хозяевами с привлечением экспериментальных данных по их заражению. Описаны особенности аэропиллярной зоны яйца и строение ротоглоточного аппарата личинок первого возраста.

Ключевые слова: двукрылые, паразит, клопы-хозяева, репродуктивное поведение, перезаражение, лесостепь, заповедные территории.

Abstract. By results of long-term charges data on distribution of *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966 in the conditions of the Central Russian forest-steppe and some reserved territories of other regions are provided. Communications of a Phasiinae with owners with attraction of experimental data on their infection are discussed. Features of an aeropilyar - zone of egg and a structure of mouthparts sclerites of larvae of the first stage are described.

Keywords: flies, a parasite, bugs - owners, reproductive behavior, the forest-steppe, the reserved territories.

Л.С. Зимин [1] дал подробное описание самцов и самок ряда видов фазиин, в том числе и тахины *Gymnosoma nudifrons* Herting 1966 [2]. Первое сообщение о биологии этого вида в условиях среднерусской лесостепи (Усманский бор, Воронежская область) опубликовано Л.Н. Хицовой и В.Б. Голубом в 1974 г. [3]. В настоящей статье изложены обобщенные результаты многолетнего изучения биологии вида *G. nudifrons*, паразитирующего на растениеядных клопах. Сведения получены путем обработки коллекционного материала кафедры зоологии и паразитологии Воронежского государственного университета и при проведении наблюдений по биологии вида в природе и лабораторных условиях, с учетом опубликованных нами ранее данных [3].

Приводим сведения о встречаемости *G. nudifrons* в областях Центрального Черноземья, а

также иных территорий, где проводились сборы, главным образом, авторами статьи и студентами.

Воронежская область:

Ботанический сад ВГУ, 25.07.1966 (1 самка; Хицова);

Усманский бор, кордон Веневитиново, 6.07.1957 (1 самка; Скуфьин); там же, 7.09.1958 (1 самка; Скуфьин); там же, 7.08.1963 (2 самки; Скуфьин); 18.08.1966 (7 самцов, 1 самка; Негротов); 1.06.1967 (1 самец; Скуфьин); там же, 13.07.1968 (1 самец; Хицова); 29.05.1970 (2 самки; Хицова); 21.07.1970 (1 самец; Хицова); 24.07.1970 (1 самец; Скуфьин); 19, 21 — 23, 26 — 29, 31.05.1970 (51 самец, 21 самка; Голуб); 1—10.07.1970 (97 самцов, 5 самок; Голуб); 11—17, 19.07.1970 (29 самцов, 13 самок; Голуб); 21, 25, 28, 29—30.07.1970 (9 самцов, 5 самок); 1, 3.08.1970 (10 самцов; Голуб); 9—21.07.1970 (5 самцов, 6 самок; Колбик); 21.07.1970 (15 самцов, 14 самок; Титова); 19 — 25.07.1970 (12 самцов, 14 самок; Афанасьева); с

растений на болоте 14—28.07.1982 (11 самцов, 13 самок; Торопцева); с *Achillea*, 8—26.07.1982 (7 самцов, 3 самки; Торопцева); с *Berteroa*, 11—20.07.82 (15 самцов, 13 самок; студ. сборы); Шуберское, 14.07.1973 (2 самца; Хицова); Сомово, болото, 27.07.1973 (1 самец, 2 самки; Хицова); Черепашье озеро, берег, 15.07.1975 (1 самка; студ. сборы); окрестности г. Воронежа, лесное урочище «Долгое», 20.05.1962 (1 самец; Скуфьин); Каменная степь, 25.07.1970 (1 самец; Скуфьин); село Репное, 6.09.1971 (1 самец; Хицова); Хреновская степь, 14.07.1970 (1 самец; Скуфьин); Таловский район, агроценоз, участок 39, 21.09.1971 (1 самка; Затямина); Шипов лес, поляна, 3.06.1977 (1 самец; Хицова);

Липецкая область: заповедник Галичья гора, сборы В.Т. Кузнецовой, пойма Дона, с *Brassica nigra*, 5.09.1965; там же, с борщевика, 1—10.07, 11.07.1983 (9 самцов, 4 самки);

Тамбовская обл., поселок Знаменка, 13.08.1970 (1 самец; Голуб);

Курская область, Центрально-Черноземный государственный биосферный заповедник, сборы О. Сидоровой, 28.05.1968 (1 самец, 1 самка); 2, 6, 19.06.1968 (1 самец, 2 самки); 14, 16, 25, 28.07.1970 (1 самец, 4 самки);

Рязанская область, Окский государственный заповедник, сборы М.И. Торопцевой: Брыкин бор: 13, 16, 17.07.1980; сосняк, 12—18.06.1981; 5.07.1981; 14.07.1981; с *Oenanthe*, 12, 13, 14.07.1983 (7 самцов, 3 самки);

Татарстан, Волжско-Камский государственный заповедник, сборы В.М. Басова:

Сарала, 21, 27.05.2005 (2 самца); Раифа, 29, 30.07.2006; 22, 26.08.2006 (4 самца); 3.08.2007 (1 самец);

Кавказский государственный заповедник, поселок Гузерибль, 26, 29.07.1969 (1 самец; Голуб); окрестности поселка Теберда, 06.07.1968 (1 самец; Голуб); долина реки Муху, 03.08.1970 (1 самец; Голуб); долина реки Джемагат, 04.08.1970 (3 самца, 9 самок; Хицова; Голуб);

Бурятия, Баргузинский заповедник, 4.07.1956 (1 самец, 4 самки; Негроров).

Подводя итог приведенным материалам по встречаемости вида в наших сборах, можно отметить, что *G. nudifrons* — один из обычных видов фазиин в фауне тахин (в частности, фазиин) Центрально-Черноземной зоны и Нечерноземья (Рязанская область). Собран нами в предгорьях и горных районах Северного Кавказа на высотах от 900 (Гузерибль) до 1500 м. н. у. м. (окрестности

Теберды), но в значительно меньшем количестве.

По О'Хара и др., [4], ареал вида простирается по всей Палеарктике (Европа, Европейская часть России, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Казахстан). За пределами Палеарктики — Китай.

Биология. *Gymnosoma nudifrons* - мезо-ксерофил, сезонная активность: май-сентябрь, но чаще встречается в июле; возможны две генерации. Вид является активным сустигентом многих цветковых растений (*Oenanthe*, *Brassica*, *Berteroa*, *Achillea*, *Eryngium*, *Seseli*, *Pastinaca*, *Daucus*, *Mentha*, *Euphorbia*). Нами отмечен высокий уровень наличия на теле этого вида пыльцы цветков (особенно, *Oenanthe*), что позволяет предполагать его значимость как опылителя.

Репродуктивное поведение. Как и все фазиины, вид является паразитом клопов разных семейств (главным образом, щитников). В Воронежской области исследователями [3] выявлено, что самка *G. nudifrons* откладывала яйца на клопов *Carpocoris purpureipennis* (De Geer, 1773), *C. fuscispinus* (Boheman, 1850) и *Holcostethus strictus* (Fabricius, 1803), размещая их на вентральной поверхности груди. Е.В. Аксененко [5] обнаружил паразитирование этого вида на более широком круге хозяев (*Dolycoris baccarum* (Linnaeus, 1758), *Graphosoma lineatum* (Linnaeus, 1758), *Eurydema oleracea* (Linnaeus, 1758), *Eu. ornata* (Linnaeus, 1758), *Palomena prasina* (Linnaeus, 1761), *Eurygaster integriceps* Puton, 1881), в том числе на личинках клопов *Palomena prasina* с указанием проявления эффекта перезаражения. Заметим, что указанный эффект в семействе тахинид отмечается у видов многих групп, являясь расточительной, но, по видимому, все-таки репродуктивной стратегией (обеспечение выживания хотя бы отдельных особей). К тому же, личинки клопов — более податливый субстрат для прикрепления самками яиц.

С целью определения оптимального соотношения фазиин и клопов (хозяев) самок *G. nudifrons* подсаживали в садки (объем 500 куб. см) [6]. Пассажи осуществлялись следующим образом. В первом варианте использовалась одна самка на 5 клопов *Carpocoris purpureipennis* и *Holcostethus strictus*. Контакты фазиины с клопами были нечастыми (а также и заражения их). Сроки откладки яиц самкой затягивались, яйца откладывались большей частью на стенки, дно садка и на растения.

В варианте с подсадкой двух самок в садок с клопами отмечалось повышение их активности, учащались встречи хозяев с паразитами. Наибо-

лее обычной была откладка яиц на вентральной стороне грудного отдела хозяина (рис.1). В последующих вариантах увеличивали количество мух в садках до 3-5 особей. Это приводило к еще большему усилению активности, учащению контакта с клопами, но при этом отмечали уменьшение количества зараженных клопов [6]. Опыты подтверждены статистически (табл. 1).

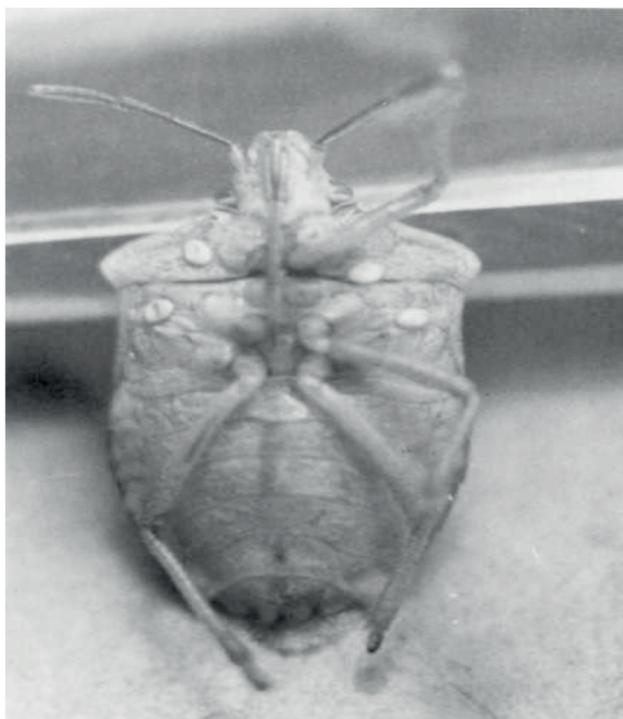


Рис. 1. Локализация яиц *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966 на вентральной стороне хозяина (фото В.Б. Голуба).

Данные показывают, что максимальное заражение фазиинами клопов происходит при наличии двух самок, приходящихся на одного хозяина. Находясь в состоянии сильного возбуждения, тахины расходуют много энергии, которую медленно пополняют. Возбуждение мух происходит и в том случае, когда рядом вплотную стоят два садка (с прозрачными стенками), что свидетельствует о возбуждающей роли зрительной информации.

При столкновениях (в случае нахождения в одном садке нескольких самок) мухи повреж-

дают крылья и другие участки тела, что укорачивает длительность жизни фазиин в условиях садкового содержания и определяет невысокую продолжительность жизни (как правило, экспериментальные особи гибнут на второй день, но некоторые выдерживают садковый режим, даже при соблюдении аналогичных условий жизнеобеспечения, в течение семи дней).

Морфология яйца и ротоглоточного аппарата личинки 1 первого возраста *Gymnosoma nudifrons*.

Фазиины рода *Gymnosoma* (в том числе и *G. nudifrons*) относятся к той группе тахин, которые откладывают на хозяев крупные, достаточно хорошо заметные на них так называемые макротипические яйца.

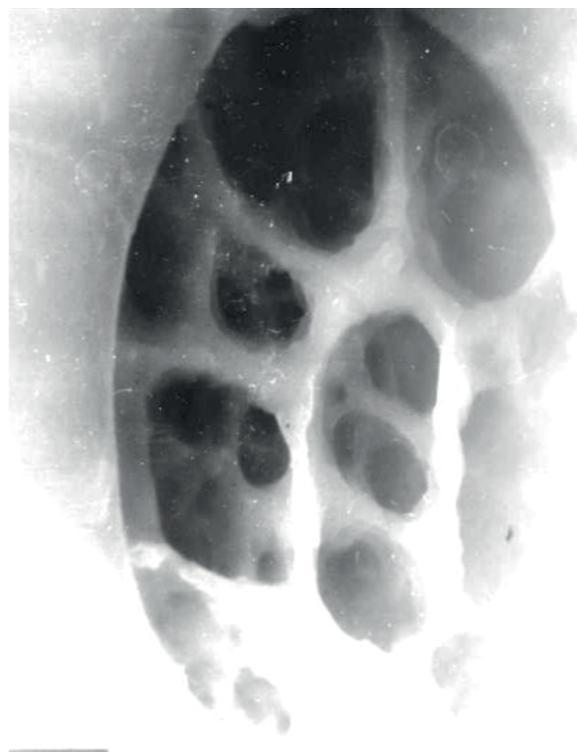


Рис. 2. Аэропилярная зона яйца *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966 (фотоколлекция Хицовой, скан, ув. 7800).

Особенностью их является наличие апикально расположенного аэропилярного отдела эллипсоидной формы (рис.2), с многослойной ячеистой структурой. Такой тип организации аэропиляр-

Таблица 1.

Количество яиц, отложенных тахиной *Gymnosoma nudifrons* в эксперименте по определению оптимального соотношения их с хозяевами

Кол-во опытов	Кол-во мух в одном садке	Кол-во самок в опытах	Среднее кол-во отложенных яиц	Ожидаемое кол-во яиц	Достоверность различий
				x	B
22	2	22	13	2.2	< 0.01
36	2	64	37		

ной структуры яйца характерен для всех фазиин рода *Gymnosoma* [7].

Вскрытие яиц экспериментального вида через определенные интервалы позволило установить, что макротипическое яйцо, извлеченное из самки после копуляции, имеет гомогенное содержимое; в яйце, отложенном самкой, заметны контуры эмбриона, а через несколько часов - формирующийся зародыш с элементом ротового аппарата (рис. 3, А, Б, В, Д).

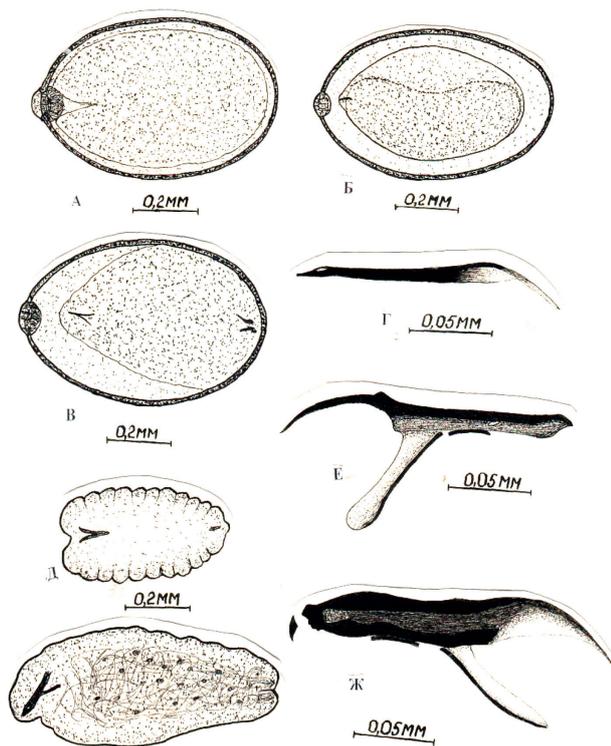


Рис. 3. Этапы эмбрионального развития *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966: А. – Макротипическое яйцо, извлеченное из самки после копуляции; Б. – Яйцо, отложенное самкой (заметны контуры эмбриона); В. – Формирующийся в яйце зародыш с элементом ротового аппарата; Г. – Зачаток ротового аппарата в эмбрионе; Д. – Зародыш с формирующимся комплексным склеритом (объяснения в тексте); Е. – Комплексный склерит с апикальным клювовидным образованием; Ж. – Комплексный склерит, вооруженный зубчиками и дополнительными склеритами З. – Личинка в яйце к окончанию эмбриогенеза.

Для *Gymnosoma nudifrons*, как и других фазиин, свойственно раннее формирование у личинки первого возраста характерного ротового аппарата (рис.3, Г, Е, Ж, отражено развитие в течение 10-11 часов *in vitro*). Его особенностью является слияние в непарный (лабиальный) скле-

рит двух сдвоенных пластинок, соединенных с вентральной стороны перепонкой с образованием комплексного склерита. Перед ротоглоточным аппаратом имеется пара узких изогнутых образований, исчезающих после выхода личинки из яйца. Дорсальная поверхность комплексного склерита относительно ровная. Склеротизация нерасчлененного комплекса выражена значительно, несколько ослаблена лишь в средней его части. Что касается боковых пластинок, то каждая из них кзади расходуется на два отростка – дорсальный и вентральный. Дорсальный отросток по ширине равен нерасчлененной части, но в 2.5-3 раза шире вентрального. Изгиб дорсального отростка варьирует у экспериментальных личиночных особей. Его задняя половина слабо склеротизирована (рис.3,Е), особенно склеротизация вентрального отростка (лишь вдоль задней границы). В апикальной зоне сформированный комплексный склерит с передне-вентральной стороны несет зубчики, самый верхний из них имеет вид клювообразного выступа, направлен вперед и формирует подобие «острия».

Полагаем, что единый склерит комплексного ротового аппарата может рассматриваться как морфологическая адаптация, обеспечивающая выход из макротипического яйца и последующего проникновения внутрь хозяина (рис.3, Ж).

Отметим, что строение ротоглоточной структуры личинки первого возраста, прослеженное от его закладки до сформированной структуры, видоспецифично. Это может быть использовано для установления видовой принадлежности рассматриваемого вида по личиночной стадии.

Характерными признаками, отличающими имаго изученного вида от других видов рода и, в частности, от *Gymnosoma rotundata* L., являются: блестяще-черная среднеспинка, серый или желтовато-серый налет на вершине щитка.

Брюшко самцов темно-красное с желтизной. Как и все представители рода, самцы *Gymnosoma nudifrons*, по нашим наблюдениям, проявляют изменчивость рисунка на дорсальной стороне abdomena (черные срединные пятна могут быть треугольными, или овальными, иногда прямоугольными, часто соединены узкими перемычками, рис. 4).

Вершинный отдел церок гипопигия самца этого вида длинный, полосовидный или узкотреугольный, кокситы в виде округлых бородавок.

Орбиты самок по всей длине блестяще-черные, снабжены короткими щетинистыми волос-

ками вблизи глаз и одиночными длинными вблизи лобных щетинок. Крылья самцов коллекционных особей *Gymnosoma nudifrons* – дымчатые, стебелек ячейки R_5 немного короче m ; изгиб медиальной жилки тупоугольный. Анализ жилкования крыла тахины *Gymnosoma nudifrons* на предмет выявления его изменчивости позволил установить следующее.

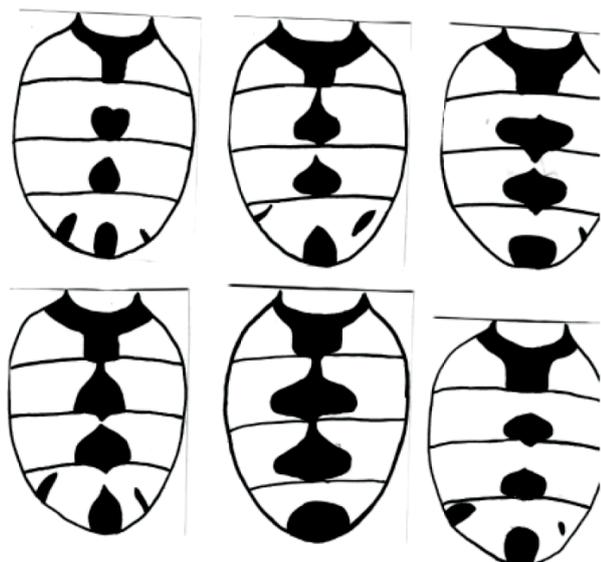


Рис. 4. Варианты формы и размеров пятен брюшка самцов *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966 (оригинал).

Вершинный отдел церок гипопигия самца этого вида длинный, полосовидный или узкотреугольный, кокситы в виде округлых бородавок.

Орбиты самок по всей длине блестяще-черные, снабжены короткими щетинистыми волосками вблизи глаз и одиночными длинными вблизи лобных щетинок. Крылья самцов коллекционных особей *Gymnosoma nudifrons* – дымчатые, стебелек ячейки R_5 немного короче m ; изгиб медиальной жилки тупоугольный. Анализ жилкования крыла тахины *Gymnosoma nudifrons* на предмет выявления его изменчивости позволил установить следующее.

При сопоставлении относительных значений длины жилок левого и правого крыла самок, выяснилось, что гомологичные элементы почти одинаковы, асимметрия выражена слабо, та же тенденция оказалась свойственной и самцам. Это позволяет сделать вывод, что асимметричность жилкования правого и левого крыла у рассматриваемого вида слабо выражена, т. е. гомологичные элементы почти одинаковы. Аналогичные сведения, полученные В.М. Захаровым [8] при

изучении жилкования крыльев *Sympetrum flavolum*, свидетельствуют о том, что, возможно, различия случайны и сглаживаются при достаточной численности выборки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Gymnosoma nudifrons Herting, 1966 – широко распространенный в среднерусской лесостепи вид, заражающий клопов, также достаточно часто встречающихся. Экспериментальные исследования показывают, что максимальное заражение фазиинами клопов происходит при наличии двух самок *Gymnosoma nudifrons*, приходящихся на одного хозяина.

В природных условиях характерным для вида свойством является эффект «перезаражения», что мы склонны рассматривать как проявление возможной репродуктивной стратегии вида, обеспечивающей выживание хотя бы минимального количества потомков.

Личинки 1 возраста *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966, обладают своеобразным ротовым ротоглоточным аппаратом, снабженным апикальной системой зубчиков, обеспечивающих выход из яйца личинки и последующее проникновение ее внутрь хозяина. Вероятно, подобная морфологическая адаптация может быть отнесена к провизорным эмбриональным признакам эмбриогенеза фазиин.

Асимметричность жилкования правого и левого крыла у рассматриваемого вида слабо выражена, т. е. гомологичные элементы почти одинаковы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зимин Л.С. Обзор двукрылых трибы *Gymnosomatini* (Diptera, Tachinidae) фауны СССР, паразитирующих в растенииядных клопах / Л.С. Зимин // Энтомологическое обозрение. Вып. XLV. — 1966. — № 2. — С. 424-456.
2. Herting В. Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae) / В Herting // IX. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, 1966. — 146. — P. 1-12.
3. Хицова Л.Н. Морфологические отличия яиц и молодых личинок трех видов рода *Gymnosoma* (Diptera, Tachinidae) / Л.Н. Хицова, В.Б. Голуб // Зоол. журн. — 1972. — Т. 51. — Вып. 3. — С. 458-461.
4. O' Hara James E. Annotated catalogue of the Tachinidae (Insecta, Diptera) of China / James E. O' Hara, Hiroshi Shima, Chustinian Zhang // Zootaxa Magnolia press, 2009. — P. 1-236.

Хицова Л. Н., Голуб В. Б.

5. Аксёненко Е.В. Двукрылые подсемейства Phasiinae (Diptera, Tachinidae) юго-востока Центрального Черноземья: автореф. дис.....канд .биол. наук / Е.В. Аксёненко. — Санкт-Петербург, 2003. — 23 с.

6. Хицова Л.Н. О поведенческих реакциях мухи-фазии *Gymnosoma nudifrons* Hert.(Diptera Tachinidae) / Л.Н. Хицова, В.Б. Голуб // Материалы в помощь сельскохозяйственному производству. — Воронеж, 1975. — Вып.4,ч.5 — С.33-34.

Воронежский государственный университет
Хицова Л. Н., д. б. н., профессор кафедры зоологии и паразитологии,
Тел.: (4732)52-27-40
E-mail: tardigrada@rambler.ru

Голуб В. Б., д. б. н., профессор кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных
Тел.: (4732)49-49-93
E-mail: v.golub@inbox.ru

7. Гапонов С.П. Морфология и эволюционные преобразования яиц двукрылых (Diptera)/ С.П. Гапонов. — Воронеж: Воронеж. ун-т. 2003. — 216 с.

8.Захаров В.М. Исследование внутривидовой изменчивости насекомых как метод выявления популяционных структур на примере стрекозы (*Sympetrum flaveolum*) / В.М. Захаров // Зоол. журн. — 1976. — Т. 55. — № 12. — С. 1816-1823.

Voronezh State University
Khitzova L. N., Ph.D., D.Sci., Full. Professor,
dept. of Zoology and Parasitology
Ph.: (4732)52-27-40
E-mail: tardigrada@rambler.ru

Golub V. B., Ph.D., D.Sci., Full. Professor, dept. of Ecology and Systematics of Invertebrates
Ph.: (4732)49-49-93
E-mail: v.golub@inbox.ru