

На правах рукописи



АКСЁНЕНКО

Евгений Васильевич

**ДВУКРЫЛЫЕ ПОДСЕМЕЙСТВА PHASIINAE (DIPTERA, TACHINIDAE)
ЮГО-ВОСТОКА ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ**

Шифр и наименование специальности:

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2013

Работа выполнена на кафедре зоологии и паразитологии
ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Гапонов Сергей Петрович

Официальные оппоненты: *Рихтер Вера Андреевна*,
доктор биологических наук, профессор;
Зоологический институт РАН,
ведущий научный сотрудник

Федотова Зоя Александровна,
доктор биологических наук, профессор;
Всероссийский научно-исследовательский
институт защиты растений
Россельхозакадемии,
ведущий научный сотрудник

Ведущая организация: Московский государственный
университет им. М.В. Ломоносова

Защита диссертации состоится «23» мая 2013 г. в 10 час. на заседании диссертационного совета Д 006.015.01 на базе Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений Россельхозакадемии по адресу: 196608, Санкт-Петербург, Пушкин-6, шоссе Подбельского, д. 3, факс (812) 470–51–10, e-mail: vizrspp@mail333.com

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений Россельхозакадемии.

Автореферат разослан «19» апреля 2013 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Г.А. Наседкина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Семейство Tachinidae одно из крупнейших в отряде Diptera. В мировой фауне оно насчитывает около 10 тыс. видов, распределённых между 4 подсемействами: Exoristinae, Dexiinae, Phasiinae и Tachininae (O'Hara et al., 2011; Pape et al., 2011). Это мелкие и крупного размера (2–20 мм) мухи, тело которых преимущественно покрыто множеством торчащих щетинок. Семейство характеризуется всесветным распространением, представители которого на личиночной стадии паразитируют в членистоногих.

Двукрылые подсемейства Phasiinae отличаются от других подсемейств тахин особенностями строения и характером паразитирования преимущественно в представителях отряда Heteroptera (Dupuis, 1963; Draber-Mońko, 1964). Исключение составляют мухи из трибы Strongygastrini, которые развиваются в муравьях (Hymenoptera, Formicidae) (Tschorsnig, Richter, 1998). Некоторые авторы в своё время даже переводили фазиин в ранг самостоятельного семейства (Рубцов, 1951; Draber-Mońko, 1964).

Мухи-фазиины заселяют разнообразные биотопы, в которых они, с одной стороны, входят в антофильный комплекс опылителей (на стадии имаго), с другой стороны, играют важную роль в снижении численности различных видов полужесткокрылых (Heteroptera) в качестве паразитоидов (на стадии личинки). Благодаря этой особенности, уже в 1895 г. С.А. Мокрежским высказывались предложения об использовании фазиин в приёмах биологической защиты растений (Федотов, 1947). По мнению некоторых исследователей, двукрылые подсемейства Phasiinae занимают второе место после наездников-яйцеедов среди энтомофагов клопа *Eurygaster integriceps* Put. – опасного вредителя зерновых культур (Викторов, 1967; Дубина, 1975).

Актуальность работы определяется хозяйственной значимостью подсемейства Phasiinae и отсутствием комплексных исследований по вопросам видового разнообразия, зоогеографии, биологии и экологии фазиин на юго-востоке Центрального Черноземья. Имеющиеся в регионе публикации по данной группе в основном затрагивают изучение преимагинальных стадий развития (Хицова, Голуб, 1970, 1972; Хицова, Винокуров, 1977; Хицова, 1987; Гапонов, 1992, 1996; 2003б, 2003в). Данные о фауне и экологии носят скорее фрагментарный характер и содержатся в региональных публикациях. В связи с этим представляется важным не только изучение видового разнообразия фазиин, но и понимание многих аспектов, связанных с экологическими особенностями и морфологическими адаптациями различного уровня. Например, таких, как ультраструктурная организация хеморецепторных органов головной тагмы, обеспечивающих мухам эффективность поиска кормовых растений, половых партнёров и хозяев. Подобные исследования стали возможными лишь с применением сканирующей электронной микроскопии.

Цель и задачи исследования. Цель работы состояла в комплексном эколого-фаунистическом анализе мух-фазиин юго-востока Центрального Черноземья.

В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

1. Изучить видовой состав фазиин юго-востока Центрального Черноземья.

2. На основе ареалогического анализа выявить группировки, составляющие основу зоогеографической структуры фазиин, изучить их распространение в регионе.

3. Исследовать экологию и специфику паразито-хозяйинных связей фазиин.

4. Выявить особенности ультратонкой морфологии хеморецепторных органов головной тагмы фазиин.

Научная новизна. Впервые проведены комплексные исследования двукрылых подсемейства Phasiinae юго-востока Центрального Черноземья. Отмечено 46 видов из 20 родов. Список фазиин региона дополнен 3 видами, которые не были учтены в предыдущей ревизии. Проанализированы биотопическое распределение, фенология и трофические связи с растениями. Впервые проведён зоогеографический анализ и изучены особенности восстановления численности фазиин в биотопах, разрушенных под воздействием пирогенной сукцессии. Исследованы паразито-хозяйинные связи фазиин с клопами, причем для двух видов впервые выявлены ранее неизвестные хозяева из группы хищных полужесткокрылых. Для *Ectophasia crassipennis* F. в качестве хозяина выявлен клоп *Rhynocoris annulatus* L. из сем. Reduviidae, для *Phasia pusilla* Mg. – *Prostemma aeneicolle* (St.) из сем. Nabidae. Изучены особенности паразитирования фазиин в личинках клопов разных возрастных групп. Методами сканирующей электронной микроскопии изучена ультраструктурная организация хеморецепторных органов головной тагмы фазиин.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследований вносят вклад в изучение биоразнообразия и экологии двукрылых насекомых Центрального Черноземья. Сведения о видовом составе могут использоваться при составлении региональных кадастров. Исследования фазиин в условиях пирогенной сукцессии важны для понимания механизмов существования и возможных адаптаций насекомых при изменяющихся условиях среды.

Изучение паразито-хозяйинных связей фазиин и выявление ранее неизвестных хозяев расширяют круг знаний о паразитарных системах, их компонентах и функционировании. Выявление видов фазиин, перспективных в качестве энтомофагов некоторых вредителей из отряда полужесткокрылых (например, *Eurygaster integriceps*), позволит более эффективно разрабатывать приёмы биологической защиты растений. Предложенная нами углеводная кормовая смесь может использоваться для временного содержания фазиин в лабораторных условиях при проведении различных экспериментов.

Данные, полученные в ходе работы, используются в учебном процессе на биолого-почвенном факультете Воронежского государственного университета в преподавании ряда дисциплин: «Паразитология», «Биология» и «Эволюционная паразитология», а также в ходе занятий по Большому практикуму.

Положения, выносимые на защиту.

1. На юго-востоке Центрального Черноземья подсемейство Phasiinae включает 46 видов, являясь вторым по величине в семействе Tachinidae. Ядро фаунистического комплекса составляют эвритопные виды. В случае частичного или полного нарушения целостности экосистемы восстановление численности фазиин происходит за счет миграции мух или заражённых клопов из сохранившихся смежных с ней экотонных резерватов.

2. Основу комплекса фазиин юго-востока Центрального Черноземья формируют виды с широкими секторными типами ареалов (голарктические, транспалеарктические и суператлантические), распространенные от бореального до субтропического пояса. В зоогеографической структуре комплекса фазиин изучаемой территории присутствуют виды из 5 родов, являющихся эндемичными для фауны Палеарктики.

3. В условиях юго-востока Центрального Черноземья основными хозяевами Phasiinae являются клопы 18 видов из 7 семейств, среди которых преобладают фитофаги. Вероятно, исторически переход к паразитированию в клопах-зоофагах происходил неоднократно и независимо.

4. К основным типам хеморецепторов, обеспечивающим фазиинам поиск кормовых растений, половых партнёров и хозяев, относятся трихонидные, базиконические, хетонидные и целоконические сенсиллы, которые локализованы на различных сегментах антенн.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на ежегодных научных сессиях Воронежского государственного университета (Воронеж, 2010–2012 гг.); IV Всероссийском с международным участием конгрессе студентов и аспирантов-биологов «Симбиоз Россия 2011» (Воронеж, 2011 г.); международных конференциях «XXV и XXVI Любимцевские чтения» (Ульяновск, 2011–2012 гг.); III и IV Международных научных конференциях «Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии» (Воронеж, 2011–2012 гг.); I Международной научно-практической конференции «Экологические проблемы природных и антропогенных территорий» (Чебоксары, 2011 г.); V научно-практической паразитологической конференции памяти проф. В.А. Ромашова (Воронеж, 2011 г.); XIV Съезде РЭО в рамках IX Всероссийского диптерологического симпозиума (Санкт-Петербург, 2012 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ, из которых 5 – в изданиях из перечня ВАК РФ.

Структура и объём диссертации. Работа состоит из введения, обзора литературы (глава 1), описания материала и методов исследования (глава 2), характеристики региона исследования (глава 3), изложения полученных результатов и их обсуждения (главы 4–6), выводов, практических рекомендаций, списка использованной литературы и приложения. Диссертация изложена на 165 страницах машинописного текста, иллюстрирована 112 рисунками и фотоснимками, снабжена 6 таблицами. Список литературы включает 292 источника, в том числе 84 на иностранных языках.

Благодарности. Автор искренне признателен своему научному руководителю д.б.н., проф. С.П. Гапонову за научно-методическое руководство и помощь в ходе проводимых исследований. Особую благодарность я выражаю д.б.н., проф. В.Б. Голубу (ВГУ, Воронеж), который привил мне увлечённость наукой и оказывал всяческую поддержку. Также выражаю признательность д.б.н., проф. Л.Н. Хицовой (ВГУ, г. Воронеж), мл. науч. сотр. А.М. Кондратьевой (ФГУП НИИЛГиС, Воронеж) и к.б.н, ведущ. науч. сотр. А.Г. Ковалю (ВНИИ защиты растений, Санкт-Петербург), а также всем коллегам, оказавшим помощь на разных этапах выполнения работы.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. История изучения фазиин России и юго-востока Центрального Черноземья

Исследования фазиин России характеризуются достаточно длительным историческим периодом и связаны с работами таких крупных диптерологов, как А.А. Штакельберг (1933), Б.Б. Родендорф (1947), И.А. Рубцов (1947), Л.С. Зимин (1966), Н.Г. Коломиец (1976), В.А. Рихтер (1971, 1986, 1993, 2001) и др.

Начало изучению фазиин Центрального Черноземья было положено Л.Н. Хицовой (1967, 1968, 1969, 1970), которой наряду с фаунистическими работами были предприняты исследования паразито-хозяйинных связей фазиин с клопами (Хицова, Голуб, 1970). Часть работ была связана с изучением преимагинальных стадий развития *Phasiinae* (Хицова, 1972; Хицова, Голуб, 1972; Хицова, 1987; Гапонов, 1991; Гапонов, 1992, 1996, 2003).

1.2. Общие сведения о фауне, биологии и экологии фазиин

В главе на основании анализа литературных источников приводятся общие сведения о фауне, биологии и экологии фазиин. В мировой фауне подсемейство *Phasiinae* по числу входящих в него видов является наименее разнообразным в семействе *Tachinidae*. В Палеарктике подсемейство насчитывает около 160 видов (Herting, Dely-Draskovits, 1993). Личинки фазиин развиваются преимущественно в полужесткокрылых. Пропорции тела и окраска имаго весьма варьируют в зависимости от рода и вида. Некоторые виды отличаются высокой степенью внутривидовой изменчивости (Викторов, 1967; Зимин, 1966; Зимин и др., 1970). Внутри подсемейства имеются виды, которые откладывают макротипические яйца на покровы хозяина и те, которые вводят перепончатые яйца непосредственно внутрь организма с помощью яйцеклада особого строения (Pantel, 1910; Hori, 1961; Dupuis, 1963; Ferrar, 1987; Гапонов, 2003). Плодовитость самок колеблется в пределах 100–400 яиц (O'Hara, 1985). У фазиин, как и у других представителей короткоусых круглошовных двукрылых (*Brachycera-Cyclorrhapha*), выделяют три личиночные стадии.

Характерной чертой фазиин является то, что они, в отличие от представителей других подсемейств семейства *Tachinidae*, не уничтожают полностью содержимое тела хозяина. Гибель заражённого клопа наступает в результате истощения, поскольку весь период личиночной фазы фазиины питаются его гемолимфой и жировым телом, а также из-за проникновения патогенных микроорганизмов через отверстие, остающееся после отрождения личинки *Phasiinae* (Викторов, 1967). В результате питания личинка истощает организм хозяина и приводит к его бесплодию (Pantel, 1910; Викторов, 1967; Беляева, Степанян, 1975; Беляева, 1975).

1.3. Особенности сенсорной системы короткоусых круглошовных двукрылых (*Brachycera-Cyclorrhapha*)

В главе приводятся сведения об особенностях строения сенсорной системы

короткоусых двукрылых, у которых различают следующие основные системы органов чувств и обеспечивающие их рецепторы: механорецепция, хеморецепция, гигрорецепция, терморецепция, фоторецепция (Бей-Биенко, 1980; Мазохин-Поршняков и др., 1983; Чайка, 1997). Специфическими сенсорными органами являются сенсиллы – первичночувствующие сенсорные единицы, представляющие собой чувствующий нейрон или группу нейронов, объединённых с дополнительными обслуживающими клетками. Большинство сенсорных образований у короткоусых круглошовных двукрылых находится на головной тагме. Часто на придатках тела (антеннах, ногах и т.д.), кроме хеморецепторных сенсилл, также могут располагаться трихоидные механорецепторные сенсиллы и хеты.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для работы послужили собственные сборы, которые проводились в течение полевых сезонов 2009–2011 гг. на территории юго-восточной части Центрального Черноземья (Воронежская, Липецкая и Белгородская области). Также были использованы собственные материалы из отдельных сборов фазиин в 2007–2008 и 2012 гг., обработан материал из коллекционного фонда Воронежского государственного университета. Часть материала была получена путём выведения из заражённых клопов. В общей сложности было собрано и обработано около 2500 экз. двукрылых из подсемейства Phasiinae и исследовано на предмет заражённости более 5000 экз. полужесткокрылых.

Полевые исследования проводились с мая до сентября–октября. Сбор материала осуществлялся по общепринятым методикам (Щербаков, 1924; Рубцов, 1950; Кириченко, 1957; Палий, 1970; Фасулати, 1971; Martin, 1977; Приставко, 1979; Голуб и др., 1980; Цуриков, Цуриков, 2001; Schauff, 2001; Голуб и др., 2012). Препарирование заражённых клопов осуществлялось по методике, предложенной Е.Н. Павловским (1957). Извлечённые из клопов личинки фазиин фиксировались в 70 % спирте в пробирках Эппендорфа. При выведении фазиин из заражённых клопов и постановке лабораторных экспериментов использовались методики И.А. Рубцова (1950) и других авторов (Заяц, 1971; Кравченко, 1971; Лепкова, Паенко, 1971; Макаренко, 1971; Попов и др., 1971) с некоторыми модификациями (Noda, 1991; Musolin et al., 2001; Аксёненко, Гапонов, 2011a).

Для обеспечения углеводным питанием имаго фазиин, используемых в лабораторных опытах по заражению клопов, нами была разработана искусственная кормовая смесь, состоящая из 10 мл глюкозы (40 % раствор), 2 мл аскорбиновой кислоты и 50 мл воды. Этого питания хватает для того, чтобы в течение нескольких дней мухи могли спариться и отложить яйца. Проверка возможности более длительного содержания фазиин на этой кормовой смеси тоже даёт положительный результат (до двух недель) (Аксёненко, Гапонов, 2011a, 2011e).

Кормовые растения, на которых производился отлов фазиин, закладывались в гербарий для последующей видовой диагностики в соответствии со стандартными методиками (Шишкин, 1941; Скворцов, 1977).

Видовая принадлежность фазиин выявлялась по ряду определителей (Зимин и др., 1970; Tschorsnig, Herting, 1994; Tschorsnig, Richter, 1998; Рихтер, 2004). Для диагностики отдельных родов использовались определительные таблицы, содержащиеся в публикациях и монографиях некоторых авторов (Draber-Moňko, 1964; Sun, Marshall, 2003). Определение полужесткокрылых и растений производилось по соответствующим определителям (Кириченко, 1951; Кержнер, 1964; Маевский, 2006). Правильность определения растений подтверждена специалистами-ботаниками.

Видовые названия фазиин приводятся в соответствии с Каталогом тахин Палеарктики (Herting, 1984), работами К. Сана и С. Маршала (Sun, Marshall, 2003), В.А. Рихтер (2004). Названия клопов даются в соответствии с Каталогом полужесткокрылых Палеарктики (Catalogue of Palaearctic Heteroptera, 1995–2006). Названия растений приведено по П.Ф. Маевскому (2006).

Для определения насекомых использовались микроскопы ОГМЭ–П2 и МБС–10; фотосъёмка препаратов осуществлялась фотокамерами Panasonic Lumix DMC–LZ10 и Olympus E–330. Для изучения особенностей сенсорной системы фазиин использовался сканирующий электронный микроскоп JSM–6380LV. Подготовка СЭМ-препаратов осуществлялась по стандартной методике (Синицына, Чайка, 2006). Всего нами было получено около 200 электронограмм.

Статистическую обработку данных проводили по методикам, предложенным Ю.А. Песенко (1982), с использованием пакета программ Microsoft Excel и Statistica 6.0. Фаунистическое сходство биотопов оценивалось по коэффициенту Жаккара (K_J).

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ЛАНДШАФТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приводятся сведения о географических и ландшафтных особенностях юго-востока Центрального Черноземья, характере рельефа, гидрографии, растительности и климата (Троянский, 1949; Мильков, 1950, 1953; Барабаш-Никифоров, 1957; Арнольди, 1965; Курдов, 1973; Мильков, 1973; Спиридонов, 1978; Мильков, 1982; Курдов, 1984; Дроздов, 1991; Ахтырцев, Ахтырцев, 1993; Григорьевская и др., 2004; Савко и др., 2006; Трегуб, Соколов, 2006; Крылов, 2006 и др.).

ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ФАЗИИН ЮГО-ВОСТОКА ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

4.1. Видовое разнообразие фазиин юго-востока Центрального Черноземья

В результате проведённых исследований на территории юго-востока Центрального Черноземья нами отмечено 46 видов фазиин из 20 родов. Список фазиин дополнен тремя видами, из которых два (*Gymnosoma nitens* Mg. и *Phasia obesa* F.) не были учтены в последней ревизии, а один (*Phasia subcoleoptrata* L.) указывался в качестве синонима (Хицова, 2005). По количеству видов на юго-востоке Центрального Черноземья преобладают роды *Cylindromyia* Mg. (9 видов), *Phasia* Latr. (8 видов) и *Gymnosoma* Mg. (6 видов). Остальные семнадцать родов

представлены 1–3 видами.

Данная группа двукрылых не обладает в регионе высокой численностью, но около трети видов встречается повсеместно. К наиболее обычным видам можно отнести *Ectophasia crassipennis*, *Gymnosoma nudifrons* Hert., *G. dolycoridis* Dup., *Clytiomyia continua* Panz. и *Cylindromyia brassicaria* F. Вид *C. bicolor* Oliv. встречается только на крайнем юге. Другой вид *Opesia cana* Mg. (как *Xysta cana*), указывавшийся ранее по единственному экземпляру с территории заповедника «Галичья гора» (Хицова, 1970), нами не был обнаружен. В работах других авторов за последние сорок лет также нет упоминаний с подтверждением о находках этого вида. По этой причине мы не стали его включать в список фазиин региона при проводимой ревизии.

Отдельно было проанализировано видовое разнообразие фазиин г. Воронежа и окрестностей, которые вместе с городом представляют собой особую взаимодействующую антропогенную парагенетическую систему, где уровень антропогенизации со стороны города носит селективный характер. Для данной территории отмечено 36 видов фазиин из 15 родов (78.3 % от всего количества видов, выявленных для юго-востока Центрального Черноземья).

4.2. Особенности биотопического распределения фазиин

Нами было выбрано 5 биотопов, в которых проводились систематические сборы материала: опушки соснового леса, луга в долине рек, прибрежные участки лесных озёр, территории с рудеральной растительностью и обочины дорог, окультуренные ландшафты. Коэффициент фаунистического сходства (K_J) по выборкам из данных биотопов не превысил 0.73. Отчасти это объясняется различиями биотопов, прежде всего связанными с разнообразием типов растительных сообществ и гидрологическим режимом. Но при этом надо учитывать, что в связи со сменой цветения кормовых растений в вегетационный период происходит миграция фазиин между станциями внутри биотопа или даже между смежными биотопами.

Наиболее близкими в видовом соотношении оказались группировки из прибрежных участков лесных озёр и опушек соснового леса ($K_J = 0.73$). Наименьшим видовым сходством отличаются участки с рудеральной растительностью и опушки соснового леса ($K_J = 0.21$), а также прибрежные участки лесных озёр и участки с рудеральной растительностью ($K_J = 0.25$).

На основании результатов изучения экологии выявленных видов мы выделили три экологические группы фазиин: лесную, луговую и эвритопную. К лесной группе было отнесено 11 видов (23.9 %), луговой – 22 вида (47.8 %), эвритопной – 13 видов (28.3 %). Наибольшее значение при биотопическом распределении фазиин в регионе играют два фактора: микроклиматические особенности и специфический состав растительных ассоциаций.

4.3. Фенологические группы, суточная и сезонная динамика фазиин

Лёт фазиин в регионе длится 6–7 месяцев. Первые особи появляются в мае (*Eliozeia helluo* F., *Clytiomyia continua*, *Ectophasia crassipennis*, *E. oblonga* R.-D., *Subclytia rotundiventris* Fall., *Gymnosoma clavatum* Rohdendorf, *G. dolycoridis*, *G. nitens*, *G. nudifrons*, *G. rotundatum* L., *Cistogaster globosa* F., *Phasia obesa*, *Ph.*

pusilla Mg., *Catharosia pygmaea* Fall.). В июне начинается увеличение численности особей и количества видов. Ряд видов отмечен в сентябре (*Ectophasia crassipennis*, *E. oblonga*, *Gymnosoma clavatum*, *G. desertorum* Rohdendorf, *G. dolycoridis*, *G. nudifrons*, *G. rotundatum*, *Phasia subcoleoptrata*, *Cylindromyia bicolor*, *C. brassicaria*, *C. auriceps* Mg.), а некоторые попадались и в октябре (*Ectophasia crassipennis*, *E. oblonga*, *Gymnosoma rotundatum*). На основании проведённых исследований было выделено четыре фенологические группы:

1. Весенне-летняя группа (май–август) – 8 видов (17.4 %).
2. Весенне-осенняя группа (май–сентябрь/октябрь) – 6 видов (13.1 %).
3. Летняя группа (июнь–август) – 27 видов (58.7 %).
4. Летне-осенняя группа (июнь–сентябрь/октябрь) – 5 видов (10.8 %).

Наибольшая активность фазиин проявляется с 10–11 до 16 ч. Мухи держатся на инсолированных участках. Осенью имаго фазиин погибают, а пупарии вступают в период диапаузы. Таким образом, данную группу двукрылых можно охарактеризовать как гетеродинамную, то есть имеющую выраженный период покоя. По количеству генераций фазиины в регионе представлены поливольтинными видами.

4.4. Фазиины в экосистемах, находящихся под воздействием пирогенной сукцессии

В результате проведённых исследований было установлено, что в случае нарушения целостности паразитарной системы (как составной части экосистемы), её восстановление происходит за счёт миграции основных компонентов из расположенных вблизи экотонных участков, играющих роль резерватов. Однако это зависит от целостности этих экотонов. Быстрое восстановление численности насекомых-энтомофагов может сократить вспышки фитофагов, которые обычно происходят в экосистемах с ослабленной саморегуляцией. Наиболее существенным фактором восстановления и сохранения численности фазиин в нарушенных ценозах является миграция в них как самих мух, так и заражённых клопов.

4.5. Фазиины в антофильном комплексе

Фазиины на стадии имаго тесно связаны с покрытосеменными растениями. Будучи нектарофагами, они входят в антофильный комплекс двукрылых-опылителей. Для фазиин из 7 родов (*Eliozeta* Rd., *Clytiomyia* Rd., *Ectophasia* Town., *Gymnosoma*, *Cistogaster* Latr., *Phasia*, *Cylindromyia*) выявлены трофические связи с растениями. По пищевой привлекательности в условиях юго-востока Центрального Черноземья мы выделили 4 основные растительные группы: сем. Apiaceae (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Heracleum sibiricum* (L.) Simonk.), сем. Asteraceae (*Achillea millefolium* L., *Centaurea scabiosa* L., *Helianthus tuberosus* L.), сем. Brassicaceae (*Berteroa incana* (L.) DC.), сем. Polygonaceae (*Polygonum aviculare* L.) (рис. 1).

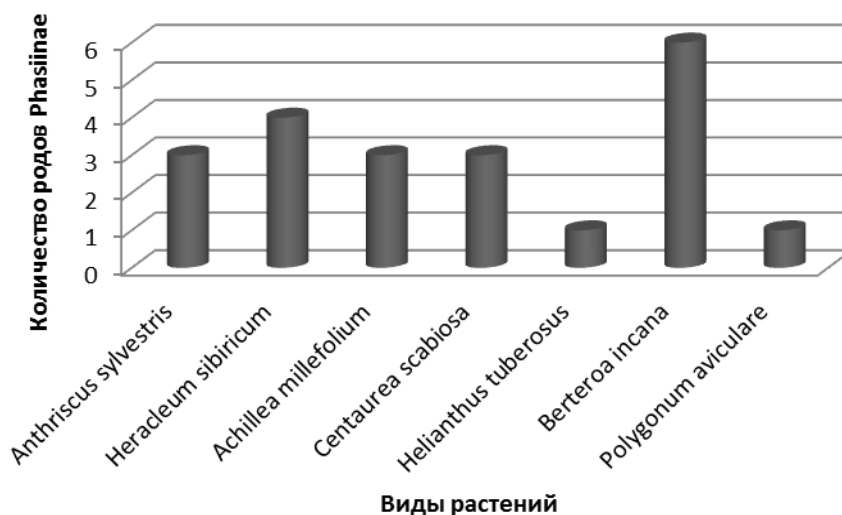


Рис. 1. Распределение кормовых растений по привлекательности для представителей родов Phasiinae в условиях юго-востока Центрального Черноземья.

Для изучения числа посещений фазиинами кормовых растений нами были выбраны в качестве модельных наиболее распространённые и легко узнаваемые виды: *Ectophasia crassipennis*, *Gymnosoma nudifrons* и *Cylindromyia brassicaria*. На рис. 1 видно, что особи *E. crassipennis* чаще всего отмечаются на растениях из семейств Apiaceae (3.3 посещения в сутки – далее пос/сут) и гораздо реже на растениях из семейства Asteraceae (1.3 пос/сут). Вид *G. nudifrons* предпочитает, в первую очередь, растения из семейств Asteraceae (3.5 пос/сут) и Apiaceae (3.2 пос/сут), но также изредка встречается на Brassicaceae (1 пос/сут). Для *Cylindromyia brassicaria* на первом месте по посещению находятся растения из семейства Polygonaceae (2.8 пос/сут), на втором – семейства Brassicaceae (1.6 пос/сут) и Apiaceae (1.6 пос/сут), на третьем – семейство Asteraceae (1.2 пос/сут).

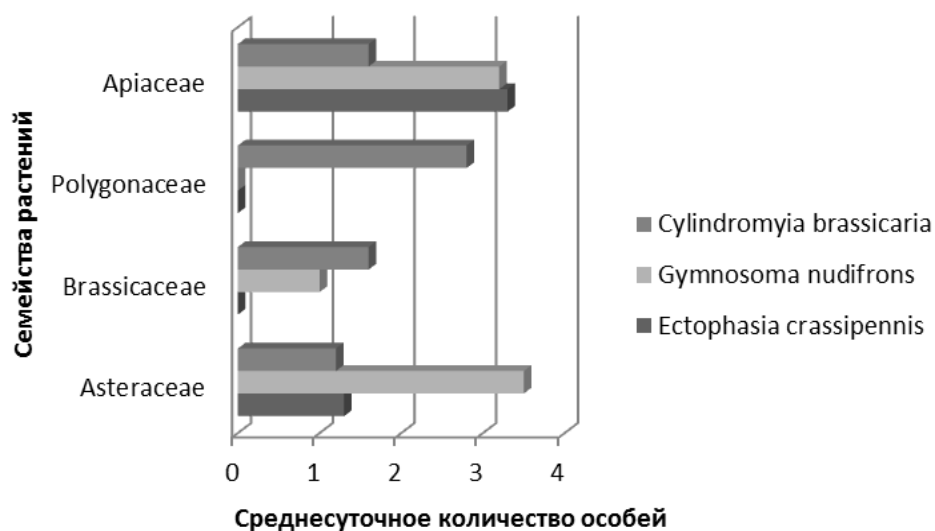


Рис. 2. Среднесуточное количество фазиин при посещении кормовых растений, пос/сут.

На дендрограмме (рис. 2) отражено среднесуточное количество фазиин, посещающих кормовые растения основных групп. На первом месте по пищевой

привлекательности для фазиин находятся растения из сем. Brassicaceae и Apiaceae. Трофические связи с сем. Polygonaceae отмечены лишь для фазиин из рода *Cylindromyia*.

4.6. Зоогеографическая характеристика фазиин юго-востока Центрального Черноземья

В основу классификации ареалов была положена схема, предложенная А.Ф. Емельяновым (1974). Для выделения типов ареалов двукрылых подсемейства Phasiinae мы пользовались сведениями о распространении видов, содержащимися в работах Б. Хертинга (Herting, 1984), Д.М. Вуда (Wood, 1987), А. Драбер-Монько (Draber-Mońko, 1993), В.А. Рихтер (Richter, 1995; Рихтер, 1996; Richter, 2008; Рихтер, 2010), К. Сана и С. Маршалла (Sun, Marshall, 2003), З. Хубенова (Hubenov, 2008), Дж. О'Хары и соавторов (O'Hara et al., 2009), П. Черретти и Х.-П. Чорснига (Cerretti, Tschorsnig, 2010). В результате ареалогического анализа для 46 видов фазиин региона исследований было выделено 5 поясных и 10 секторных зоогеографических комплексов.

1. Транспалеарктическо-ориентально-австралийский тип – ареалы этого комплекса объединяют Палеарктику, Ориентальную и Австралийскую области.
2. Голарктический тип – ареалы охватывают Палеарктику и Неарктику.
3. Транспалеарктический тип – ареалы охватывают всю Палеарктику.
4. Суператлантический тип – ареалы охватывают большую часть Палеарктики от атлантического сектора до восточно-резкоконтинентального или восточнопереходного секторов.
5. Неаркто-суператлантический тип – ареалы заходят в Неарктику.
6. Западнопанконтинентальный тип – ареалы охватывают часть Палеарктики от восточно-атлантического до западного эвконтинентального сектора включительно.
7. Панатлантический тип – ареалы охватывают часть Палеарктики от атлантического или субатлантического секторов до западнотрансконтинентального подсектора включительно.
8. Панконтинентальный тип – ареалы, расположенные от субатлантического до восточнорезкоконтинентального сектора включительно.
9. Неаркто-панконтинентальный тип – ареалы заходят в Неарктику.
10. Амфипалеарктический тип – ареалы прерываются в Западной или Восточной Сибири.

К основным причинам, обуславливающим специфичность ареалов фазиин, относятся экологическая валентность видов, их способность к расселению и геологический возраст. В совокупности эти признаки определяют величину ареалов видов.

Среди поясных групп по числу видов преобладает бореально-субтропическая группа (23 вида; 50.0 %), за ней следует суббореально-субтропическая группа (13; 28.3 %). Небольшими по видовому составу являются бореально-суббореальная (5; 10.8 %), суббореальная (4; 8.7 %) и бореальная (2; 2.2 %) группы (рис. 3).

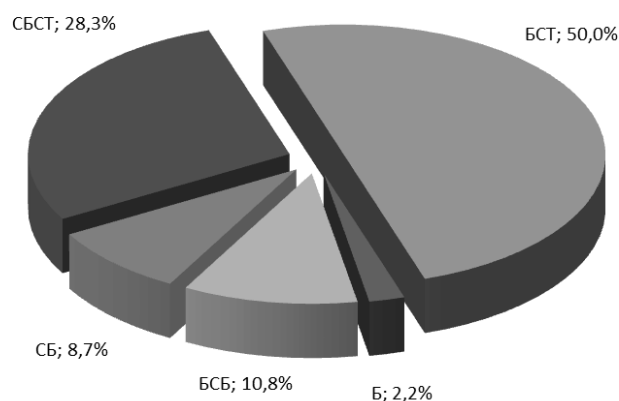


Рис. 3. Распределение числа видов по поясным типам ареалов, в %:
 Б – бореальный; БСБ – бореально-суббореальный; СБ – суббореальный;
 СБСТ – суббореально-субтропический; БСТ – бореально-субтропический.

Самую большую группу среди секторных типов ареалов составляют транспалеарктические виды (14; 30.4 % от всего числа видов). Следующая по количеству видов группа относится к голарктическому типу (9; 19.5 %). Средние по числу видов группы представлены суператлантическим (7; 15.2 %) и панатлантическим (5; 10.8 %) типами. Меньшими по видовому составу являются амфипалеарктический (3; 6.5 %), западнопанконтинентальный (3; 6.5 %) и панконтинентальный (2; 4.3 %) типы. По одному виду (2.2 %) включают транспалеарктическо-ориентально-австралийский, неаркто-суператлантический и неаркто-панконтинентальный типы (рис. 4).

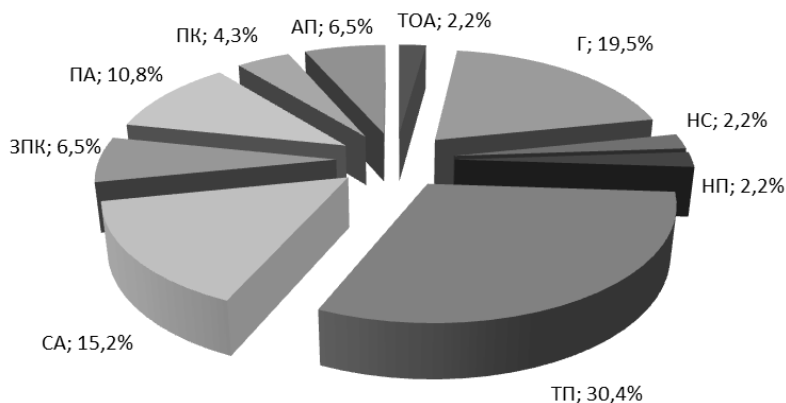


Рис. 4. Распределение числа видов по секторным типам ареалов, в %:
 ТОА – транспалеарктическо-ориентально-австралийский; Г – голарктический;
 НС – неаркто-суператлантический; НП – неаркто-панконтинентальный;
 ТП – транспалеарктический; СА – суператлантический;
 ЗПК – западнопанконтинентальный; ПА – панатлантический;
 ПК – панконтинентальный; АП – амфипалеарктический.

Мы допускаем, что 3 вида (*Eliozeta pellucens* Fall., *Phasia aurigera* Egg., *Cylindromyia brevicornis* Loew), отнесённые нами к амфипалеарктическому типу с прерывающимися в Сибири ареалами, в действительности просто ещё не были обнаружены в данном регионе.

В зоогеографической структуре комплекса фазиин изучаемой территории

присутствуют виды из 5 родов, являющихся эндемичными для палеарктической фауны (*Eliozeta*, *Clytiomyia*, *Subclytia* Pand., *Elomyia* R.-D., *Phania* Mg.). Из семи эндемичных для Палеарктики видов четыре встречаются на всей территории Палеарктики (*Eliozeta helluo*, *Clytiomyia continua*, *Subclytia rotundiventris*, *Elomyia lateralis* Mg.), ареал одного вида (*Eliozeta pellucens*) прерывается в Сибири, а два вида (*Phania curvicauda* Fall., *Ph. funesta* Mg.) имеют панатлантический тип ареала. В меридиональном направлении три вида (*E. helluo*, *E. pellucens*, *C. continua*) распространены от бореального пояса до субтропического, 1 вид (*E. lateralis*) – от суббореального до субтропического и три вида (*S. rotundiventris*, *Ph. curvicauda*, *Ph. funesta*) – от бореального до суббореального.

Зоогеографическая структура комплекса фазиин юго-востока Центрального Черноземья характеризуется преобладанием видов с широкими секторными типами ареалов (голарктические, транспалеарктические и суператлантические), распространенных от бореального до субтропического пояса.

Перемещения фазиин в пространстве и их миграции, с одной стороны, обеспечиваются за счёт способности к полёту у имаго, с другой, находятся в зависимости от расселительных способностей полужесткокрылых, в которых они паразитируют на стадии личинки.

ГЛАВА 5. ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ СВЯЗИ ФАЗИИН НА ЮГО-ВОСТОКЕ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

5.1. Репродуктивная стратегия фазиин

Под репродуктивной стратегией понимается комплекс адаптаций, направленных на реализацию полового поведения и в ряде случаев на заботу о потомстве. У фазиин в основе репродуктивного поведения можно выделить конкуренцию между самцами и выбор самкой полового партнёра, а также поиск и выбор хозяина (Salt, 1935; Доутт, 1968; Викторов, 1976). Самцы могут проявлять в поведении определённую степень территориальности, избирая инсолированные участки на растениях или камнях с подветренной стороны. Эти места привлекают готовых к спариванию самок. При этом самцы положительно реагируют на прилетающих самок, но отрицательно на других самцов, которых стараются прогнать (Alcock, Kemp, 2006). Из абиотических факторов наиболее существенное значение в качестве стимулов к спариванию имеют температура и солнечная инсоляция.

Нами исследовалось половое поведение фазиин на примере мух из рода *Gymnosoma*. Перед началом копуляции, самец делает более 3–4 подлётов к самке, в ходе которых садится на неё, но не предпринимает попыток к спариванию. Это напоминает своеобразную «игру». После нескольких таких «посадок» наконец происходит копуляция, которая может длиться несколько минут. Данная «игра» может быть нарушена другим самцом, и в результате самка в итоге может спариться с ним. В процессе копуляции у фазиин выделяют до 12 различных поведенческих актов, начиная с первого контакта самца и самки, когда он её хватается и удерживает, до собственно спаривания. Этот процесс носит характер цепной реакции и включает закономерные и закреплённые действия партнёров, в котором каждая предыдущая реакция является триггером для последующей.

Дальнейшая составляющая репродуктивной стратегии полностью связана с поведением самки по поиску подходящего хозяина для откладки яиц и включает: поиск местообитания хозяина, поиск хозяина в пределах местообитания, выбор хозяина. В поиске местообитания хозяина важная роль принадлежит химическим стимулам, связанным с кормовыми растениями хозяев (Викторов, 1976; Stireman, 2002; Stireman et al., 2006). При этом эффективность поисков может зависеть от видового состава растительных ассоциаций, в которых обитает хозяин. Ключевая роль при этом отводится функционированию сенсорной системы фазиин, и в частности, хеморецепторов. Последующий поиск хозяина в пределах его местообитания связан с химическими и зрительными стимулами.

Вероятно, становлению паразито-хозяинных отношений с клопами-фитофагами способствовало их обитание в тех же местах, где мухи питались на растениях-нектароносах. Примером тому служат полужесткокрылые из семейства Pentatomidae, с которыми мухи постоянно встречаются в растительных ассоциациях, обеспечивающих источниками пищи как клопов, так и имаго фазиин. Отдельный интерес представляет вопрос – каким образом мухи находят местообитания хищных клопов, а как следствие и их самих? Полужесткокрылые-зоофаги заражаются редко, что, по-видимому, может быть связано со случайностью этого процесса. В отношении хищных клопов химические стимулы растений не играют существенной роли, так как эти клопы в значительной мере индифферентны к видовой принадлежности растений, на которых они охотятся. Но при этом наши исследования и данные других авторов показывают, что паразитирование фазиин в хищных клопах не является исключительным явлением (Dupuis, 1963; Пучков, 1987; Lattin, 1989; Gil-Santana, Forero, 2010; Gil-Santana, Alves, 2011). Мы полагаем, что процесс заражения хищных клопов носит случайный характер, и происходит во время их охоты в тех же местах, где фазиины питаются на нектароносах или разыскивают хозяев-фитофагов. Формирование паразито-хозяинных связей у фазиин с хищными клопами, вероятно, происходило постепенно уже на почве адаптации к клопам-фитофагам. А обеспечили это виды Phasiinae с широким спектром хозяев. Это подтверждается тем фактом, что среди современных видов фазиин в хищных клопах паразитируют именно виды-олигофаги и полифаги на личиночной стадии.

Для фазиин характерно явление перезаражения, под которым понимается повторная откладка яиц на покровы хозяина (или внутрь его тела) (рис. 5, А). В естественных условиях это происходит при относительно низкой численности популяций видов-хозяев, а также по причине неспособности самок фазиин отличать незаражённого хозяина от уже зараженного. В лабораторных условиях мы также наблюдали явление перезаражения, когда самки откладывали на одну особь более 10 яиц. Однако надо учитывать, что такое количество яиц на одну особь клопа может быть отложено лишь в лабораторных условиях, когда количество хозяев намерено ограничивается. Сам процесс заражения клопов занимает от нескольких десятков секунд до 1–2 минут. Местами локализации яиц при перезаражении являются: переднеспинка, основание клавуса, экзокориум, вершина щитка, перепонка, передне- и среднегрудь вокруг передних тазиков, основание бедра передней ноги, нижняя сторона головы, переднегрудь перед тазиками, основание бедра передней ноги, нижняя сторона IV сегмента брюшка,

вершина голени (рис. 5, Б). В лабораторных опытах по подсаживанию к оплодотворённым самкам фазиин клопов других семейств, в которых они не паразитируют, мухи игнорируют их, предпочитая откладывать яйца на стенки инсектария (рис. 5, В). Это говорит о высокой степени трофической специализации.



Рис. 5. Локализация яиц *Gymnosoma nudifrons*: А и Б – на покровах *Palomena prasina* L., В – откладка яйца на стенку инсектария.

Явление перезаражения представляет собой адаптацию, которая направлена на преодоление защитных реакций хозяина (механических и физиологических). Из механических защитных реакций можно отметить всяческие попытки клопов избежать заражения: стремление отпугнуть самку фазиины работой крыльев, быстро скрыться среди растительности. Кроме того, клоп может счесать с себя яйцо фазиины, если оно оказывается в зоне досягаемости его конечностей. Физиологические защитные реакции обеспечиваются иммунной системой хозяина и связаны с тем, что вокруг яйца или личинки фазиины формируется капсула из клеток гемолимфы, главным образом, из плазмоцитов. Клетки постепенно выделяют вещества волокнистой структуры, содержащие мукополисахариды, которые склеивают гематоциты друг с другом. В результате чего паразит погибает от асфиксии.

Наши исследования показывают, что процент «истинного» заражения, под которым мы понимаем выход личинки в полость тела клопа и достижение ею последнего возраста, сокращается в результате защитных физиологических реакций со стороны иммунной системы организма хозяина. Лишь 6–10 % клопов оказываются заражёнными, но из этого числа количество личинок фазиин успешно завершивших своё развитие не превышает 9–10 %.

Для привлечения фазиин в агроценозы, помимо высаживания растений-нектароносов (Дубина, 1974), в настоящее время представляется перспективным использование феромонов. Этот метод считается более эффективным (Aldrich, 1995; Jang, Park, 2010; Higaki, Adachi, 2011; Jang et al., 2011). Мы полагаем, что наибольшего успеха в биологических методах защиты растений от клопов-фитофагов можно добиться, если сочетать использование фазиин вместе с другими энтомофагами.

5.2. Паразитирование фазиин в личинках полужесткокрылых

В результате исследования паразитирования фазиин в личинках Heteroptera отмечено, что мухи успешно заражают неполовозрелых клопов. Предпочтительными местами для откладки яиц являются II–V сегменты брюшка с дорсальной и вентральной сторон (рис. 6: А, Б). При этом, если заражение происходит за сутки до линьки клопа, то личинка мухи может не успеть проникнуть в хозяина.

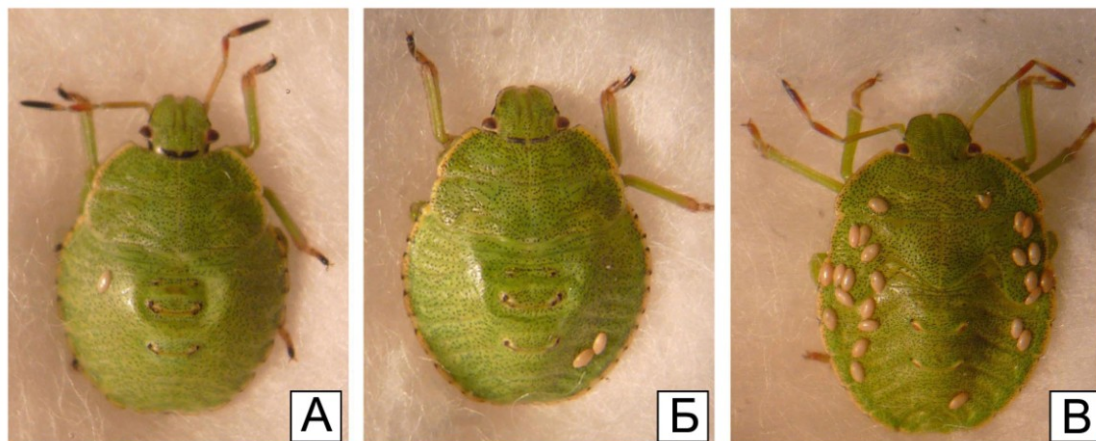


Рис. 6. Локализации яиц *Gympnosoma nudifrons* на теле личинки *Palomena prasina*:
А и Б – заражение в норме, В – перезаражение

При паразитировании фазиин в личинках клопов срок развития первых увеличивается. Вероятно, растяжение срока развития связано с физиологическим воздействием развивающегося организма хозяина. Для полноценного развития личинкам Phasiinae требуется, чтобы личинки клопов достигли стадии имаго. У личинок клопов, которые подверглись перезаражению (рис. 6, В), постепенно размягчались покровы тела, и по истечении 3–4 дней они погибали. При возможности выбора фазиины заражают только имаго клопов.

5.3. Паразито-хозяинные связи фазиин на юго-востоке Центрального Черноземья

На юго-востоке Центрального Черноземья нами выявлены паразито-хозяинные связи фазиин с полужесткокрылыми из 7 семейств (Coreidae, Lygaeidae, Miridae, Nabidae, Pentatomidae, Reduviidae, Scutelleridae) (табл. 1).

Таблица 1

Паразито-хозяинные связи фазиин
в юго-восточной части Центрального Черноземья

№	Фазиины	Хозяева
1	<i>Eliozeta helluo</i>	<i>Dolycoris baccarum</i> (L.), <i>Graphosoma lineatum</i> (L.), <i>Eurydema oleracea</i> (L.), <i>Eu. ornata</i> (L.), <i>Palomena prasina</i> (L.), <i>Eurygaster integriceps</i>
2	<i>Eliozeta pellucens</i>	<i>Eurydema ornata</i>
3	<i>Clytiomyia continua</i>	<i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Eurydema oleracea</i> , <i>Eu. ornata</i> , <i>Graphosoma lineatum</i> , <i>Palomena prasina</i> , <i>Eurygaster integriceps</i>

Таблица 1. Продолжение

4	<i>Ectophasia crassipennis</i>	<i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Eurydema oleracea</i> , <i>Eu. ornata</i> , <i>Palomena prasina</i> , <i>Eurygaster integriceps</i> , <i>Rhynocoris annulatus</i> (L.)
5	<i>Subclytia rotundiventris</i>	<i>Aelia acuminata</i> (L.)
6	<i>Gymnosoma clavatum</i>	<i>Eurydema oleracea</i>
7	<i>Gymnosoma desertorum</i>	<i>Aelia acuminata</i> , <i>Dolycoris baccarum</i>
8	<i>Gymnosoma dolycoridis</i>	<i>Carpocoris fuscispinus</i> (Boh.), <i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Palomena prasina</i>
9	<i>Gymnosoma nitens</i>	<i>Dolycoris baccarum</i>
10	<i>Gymnosoma nudifrons</i>	<i>Carpocoris purpureipennis</i> (Deg.), <i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Graphosoma lineatum</i> , <i>Holcostethus strictus</i> (Wolff), <i>Eurydema oleracea</i> , <i>Eu. ornata</i> , <i>Palomena prasina</i> , <i>Eurygaster integriceps</i>
11	<i>Gymnosoma rotundatum</i>	<i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Graphosoma lineatum</i> , <i>Eurydema ornata</i> , <i>Palomena prasina</i>
12	<i>Cistogaster globosa</i>	<i>Eurydema oleracea</i>
13	<i>Elomyia lateralis</i>	<i>Eurygaster integriceps</i>
14	<i>Phasia obesa</i>	<i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Graphosoma lineatum</i> , <i>Eurydema oleracea</i> , <i>Eu. ornata</i> , <i>Palomena prasina</i> , <i>Zicrona caerulea</i> (L.), <i>Eurygaster integriceps</i> , <i>Eu. maura</i> (L.), <i>Coreus marginatus</i> (L.), <i>Beosus martimus</i> (Scop.), <i>Leptopterna dolabrata</i> (L.), <i>Lygus pratensis</i> (L.)
15	<i>Phasia hemiptera</i> F.	<i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Eurygaster integriceps</i>
16	<i>Phasia pusilla</i>	<i>Prostemma aeneicolle</i> Stein
17	<i>Phasia subcoleoptrata</i>	<i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Graphosoma lineatum</i> , <i>Eurydema oleracea</i> , <i>Eu. ornata</i> , <i>Palomena prasina</i>
18	<i>Cylindromyia bicolor</i>	<i>Aelia acuminata</i>
19	<i>Cylindromyia brassicaria</i>	<i>Carpocoris purpureipennis</i> , <i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Eurygaster integriceps</i>
20	<i>Cylindromyia brevicornis</i>	<i>Dolycoris baccarum</i> , <i>Eurydema ornata</i> , <i>Eu. oleracea</i> , <i>Palomena prasina</i> , <i>Eurygaster integriceps</i>
21	<i>Cylindromyia auriceps</i>	<i>Aelia acuminata</i> , <i>Dolycoris baccarum</i>

В регионе в качестве хозяев фазиин отмечено 18 видов из отряда Heteroptera. Чаще всего это клопы из семейств Pentatomidae и Scutelleridae. Третья часть указанных в таблице видов полужесткокрылых впервые приводится в качестве хозяев фазиин в регионе. Для двух видов впервые для науки указываются ранее неизвестные хозяева из группы хищных клопов. Для *Ectophasia crassipennis* впервые выявлено паразитирование в клопе *Rhynocoris annulatus* (сем. Reduviidae), а для *Phasia pusilla* – в *Prostemma aeneicolle* (сем. Nabidae).

ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАТОНКОЙ МОРФОЛОГИИ ХЕМОРЕЦЕПТОРНЫХ ОРГАНОВ ГОЛОВНОЙ ТАГМЫ ФАЗИИН

С помощью методов сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) было изучено строение сенсорного аппарата головной тагмы представителей 7 родов подсемейства Phasiinae (*Clytiomyia*, *Ectophasia*, *Gymnosoma*, *Cistogaster*, *Phasia*, *Cylindromyia*, *Hemyda* R.-D.). Головная тагма фазиин имеет типичное для короткоусых круглошовных двукрылых строение. На голове располагаются

парные сенсорные придатки – антенны. Они являются у насекомых местом наибольшей концентрации рецепторов и состоят из основного членика (скапуса), второго членика (педицелла) и жгутика (флагеллума). У фазиин первый сегмент жгутика (третий сегмент антенн) обозначается как первый флагелломер, а остальные редуцированы и видоизменены в нитевидный придаток – аристу (рис. 7). Антенны фазиин покрыты слоем микротрихий, среди которых располагаются различные типы сенсилл. На скапусе и педицелле у всех изученных видов выявлены трихоидные сенсиллы различной длины. Основным местом локализации базиконических сенсилл является поверхность 1-го флагелломера (рис. 8–10). У некоторых видов (*E. crassipennis*, *G. nudifrons*, *Cylindromyia interrupta* Mg., *Hemyda vittata* Mg.) на 1-м флагелломере отмечены также целоконические сенсиллы (рис. 11).

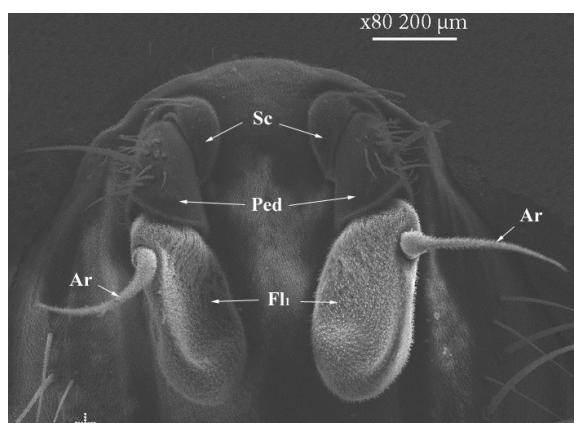


Рис. 7. Общий вид антенн *Ectophasia crassipennis*: Sc – скапус, Ped – педицел, Fl₁ – первый флагелломер, Ar – ариста.

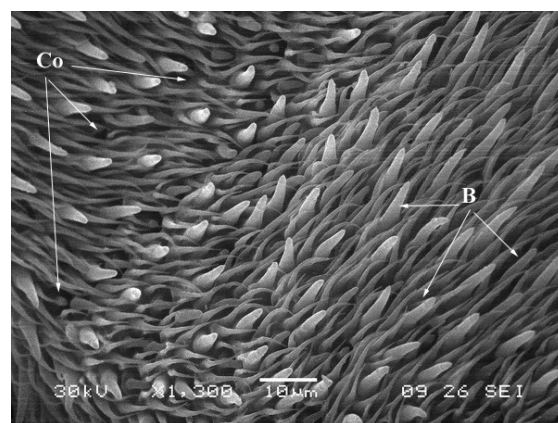


Рис. 8. Поверхность 1-го флагелломера *E. crassipennis* с базиконическими и целоконическими сенсиллами.

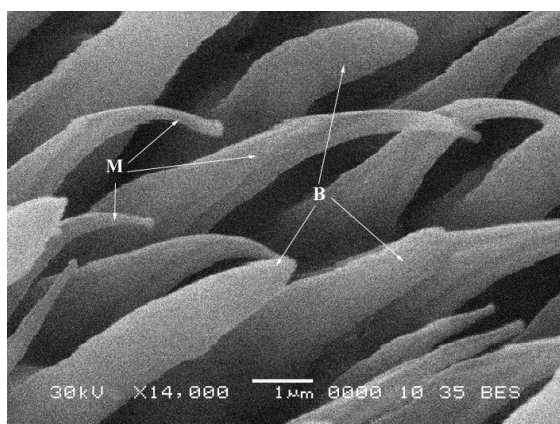


Рис. 9. Фрагмент поверхности 1-го флагелломера *Clytiomyia continua* с базиконическими сенсиллами (B) среди микротрихий (M).

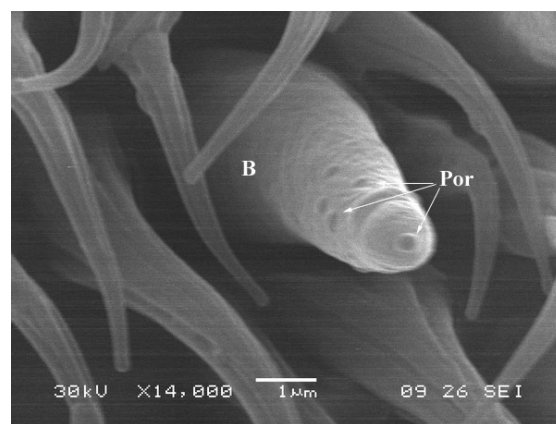


Рис. 10. Базиконическая сенсилла (B) на 1-м флагелломере *E. crassipennis* с порами (Por).

Целоконические сенсиллы *C. interrupta* представлены двумя типами: короткими с округлённой тупой вершиной и более длинными с заострённой вершинной (рис. 12 и 13). Кроме того, у *C. interrupta* 1-й флагелломер несёт

трихонидные сенсиллы. У *Ectophasia crassipennis* на аристе обнаружены стилкокнические сенсиллы (рис. 14).

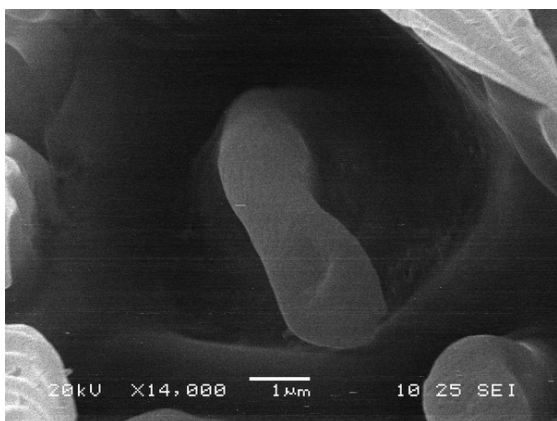


Рис. 11. Целоконическая сенсилла на 1-м флагелломере *Gymnosoma nudifrons*.

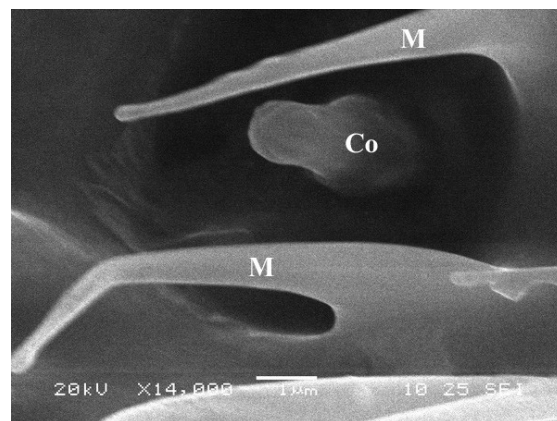


Рис. 12. Целоконическая сенсилла (Co) и микротрихии (M) на 1-м флагелломере *Cylindromyia interrupta*.

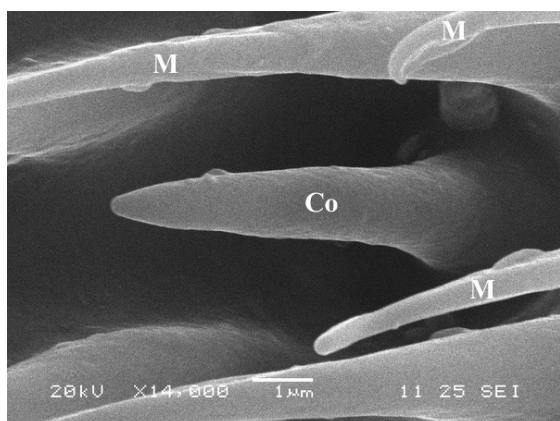


Рис. 13. Целоконическая сенсилла (Co) и микротрихии (M) на 1-м флагелломере *C. interrupta*.

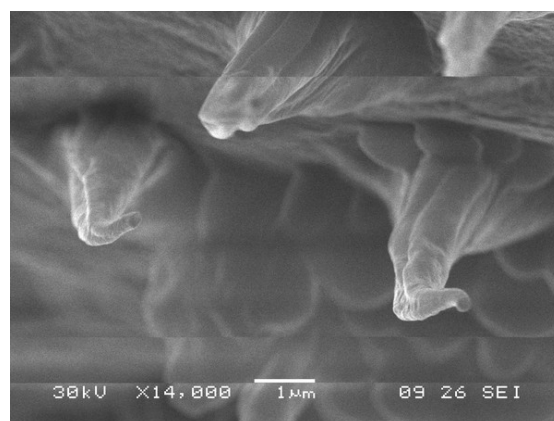


Рис. 14. Фрагмент аристы *Ectophasia crassipennis* с стилкокническими сенсиллами.

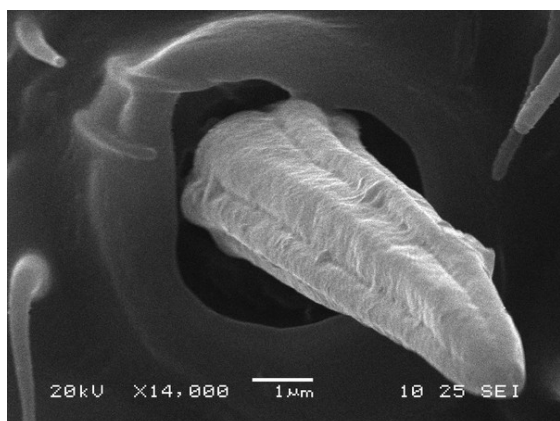


Рис. 15. Базиконическая сенсилла на хоботке *C. interrupta*.

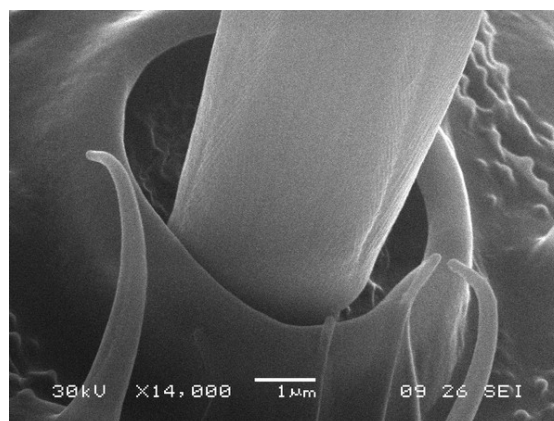


Рис. 16. Основание хетонидной сенсиллы на кончике хоботка *E. crassipennis*.

К основным рецептарам, расположенным на хоботке, относятся короткие и длинные трихонидные сенсиллы, между которыми рассредоточено множество

микротрихий. Также здесь выявлены базиконические и хетоидные сенсиллы (рис. 15 и 16). У *Phasia pusilla* на хоботке, помимо трихоидных и базиконических, обнаружены сенсиллы, не отмеченные у других видов Phasiinae – короткие, с двумя папилловидными вершинами и ребристым кутикулярным отделом (рис. 17).

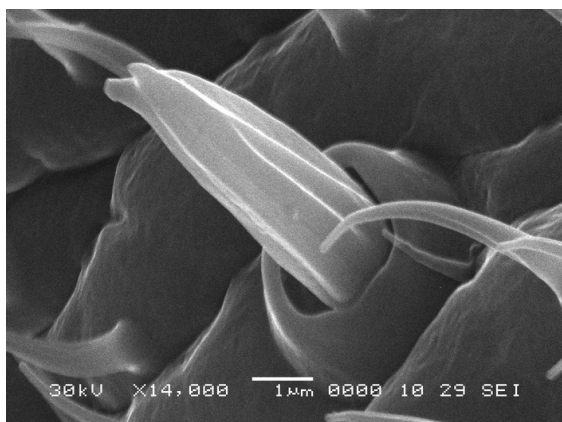


Рис. 17. Сенсилла с папилловидными вершинами на кончике хоботка *Phasia pusilla*.

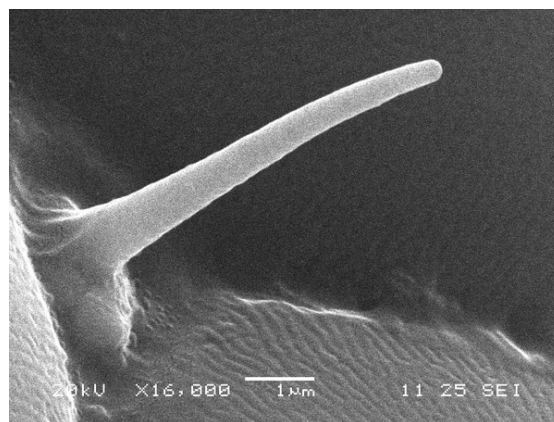


Рис. 18. Волосок между фасетками глаза *Cyldromyia interrupta*.

На данном этапе исследований нами выявлены основные типы сенсилл, из которых наиболее распространёнными являются трихоидные и базиконические. В дальнейшем использование электронной микроскопии в сочетании с другими современными методами позволит изучить особенности функционирования сенсилл и приблизит нас к пониманию их назначения в различных аспектах жизнедеятельности фазиин. Также нами было выявлено, что между фасетками глаз у фазиин имеются спорадически разбросанные волоски (рис. 18), хотя раньше считалось, что глаза у них преимущественно голые.

ВЫВОДЫ

1. Для территории юго-востока Центрального Черноземья отмечено 46 видов фазиин из 20 родов. Список Phasiinae дополнен 3 видами.

2. В зависимости от биотопической приуроченности выделено 3 экологические группы фазиин: лесная (11 видов; 23.9 %), луговая (22 вида; 47.8 %) и эвритопная (13 видов; 28.3 %).

3. Лёт фазиин в регионе длится 6–7 месяцев. Первые особи появляются в мае. Увеличение видового разнообразия и количества особей наблюдается с июня по август, а сокращение численности – с сентября по октябрь. Выделено 4 фенологические группы: весенне-летняя (8 видов; 17.4 %), весенне-осенняя (6 видов; 13.1 %), летняя (27 видов; 58.7 %) и летне-осенняя (5 видов; 10.8 %). В местах проведения наших исследований фазиины представлены поливольтинными видами.

4. На участках, находящихся под воздействием пирогенной сукцессии, восстановление численности и видового разнообразия фазиин происходит за счёт миграции мух и заражённых клопов из расположенных вблизи экотонных участков.

5. Выявлены 4 основные группы растений, обеспечивающих имаго фазиин углеводным питанием: Asteraceae, Brassicaceae, Polygonaceae и Apiaceae. На примере модельных видов Phasiinae показан спектр посещаемости растений, составляющий у *Ectophasia crassipennis* от 1.3 до 3.3 пос/сут, *Gymnosoma nudifrons* – от 1 до 3.5 пос/сут, *Cylindromyia brassicaria* – от 1.2 до 2.8 пос/сут.

6. Зоогеографическая структура фауны фазиин юго-востока Центрального Черноземья включает 5 поясных и 6 секторных комплексов. Преобладают виды с широкими секторными типами ареалов (транспалеарктические, голарктические и суператлантические), распространенные от бореального до субтропического пояса. Самую большую группу среди секторных типов ареалов составляют транспалеарктические виды (30.4 %). Среди поясных групп по числу видов преобладает бореально-субтропическая группа (50.0 %). Семь видов из пяти родов являются эндемиками Палеарктики.

7. Исследованы паразито-хозяинные связи фазиин с клопами 18 видов, относящихся к 7 семействам. Для двух видов фазиин выявлены ранее не известные хозяева из группы хищных клопов. Для *Ectophasia crassipennis* в качестве хозяина впервые отмечен клоп *Rhynocoris annulatus* из сем. Reduviidae, а для *Phasia pusilla* – *Prostemma aeneicolle* из сем. Nabidae.

8. Изучены хеморецепторы головной тагмы фазиин из 7 родов. На скапусе и педицеле отмечены трихонидные сенсиллы; на 1-м флагелломере, кроме трихонидных, также выявлены базиконические и целоконические сенсиллы. На хоботке обнаружены трихонидные, хетонидные и базиконические сенсиллы. У *Ectophasia crassipennis* на аристе имеются стилонидные сенсиллы. В зависимости от вида и локализации одни и те же типы сенсилл различаются по размеру и структуре.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Полученные в результате работы данные могут быть использованы при разработке приёмов биологической защиты растений от клопов-фитофагов. Разработанная нами кормовая смесь позволяет обеспечить питанием имаго мух-фазиин в лабораторных условиях. Сведения о трофических связях, фенологии, распространении и биотопическом распределении фазиин необходимы для выявления среди них видов – перспективных энтомофагов растительноядных клопов в конкретных природных условиях.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации из перечня российских рецензируемых научных журналов и изданий, рекомендованных для опубликования основных результатов диссертаций

1. Аксёненко, Е.В. Экология и паразито-хозяинные связи двукрылых рода *Gymnosoma* Mg. (Diptera, Tachinidae) г. Воронежа и окрестностей / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Проблемы региональной экологии. – 2011. – № 5. – С. 78–80.

2. **Аксёненко, Е.В.** Об изучении паразитирования *Gymnosoma nudifrons* Hert. в личинках клопа *Palomena prasina* L. / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Вестник Воронежского государственного университета. Серия «Химия. Биология. Фармация». – 2011. – № 2. – С. 75–77.

3. **Аксёненко, Е.В.** К изучению двукрылых рода *Cylindromyia* Mg. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) на территории, находящейся под воздействием пирогенной сукцессии / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Проблемы региональной экологии. – 2012. – № 2. – С. 123–125.

4. **Аксёненко, Е.В.** Эколого-фаунистический анализ двукрылых рода *Cylindromyia* Mg. (Diptera, Tachinidae) Воронежской области / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». – 2012. – № 27. – С. 61–66.

5. **Аксёненко, Е.В.** О паразитировании фазиины *Phasia pusilla* Meig. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) в хищном клопе *Prostemma aeneicolle* St. (Heteroptera, Nabidae) / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов, Л.Н. Хицова, А.М. Кондратьева // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2012. – Т. 117, вып. 5. – С. 69–71.

Публикации в прочих журналах, трудах, сборниках и материалах научных конференций

6. **Аксёненко, Е.В.** К изучению локализации макротипических яиц фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) на теле хозяина *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera, Pentatomidae) / Е.В. Аксёненко // Любищевские чтения – 2011: современные проблемы эволюции: сб. материалов междунар. конф. (Ульяновск, 5–7 апр. 2011 г.) – Ульяновск, 2011. – С. 241–243.

7. **Аксёненко, Е.В.** О влиянии паразитических мух фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) на половую продуктивность и жизнедеятельность полужесткокрылых (Heteroptera) / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Симбиоз Россия 2011: материалы IV Всерос. с междунар участием конгр. студентов и аспирантов-биологов (Воронеж, 23–27 мая 2011 г.) – Воронеж: Изд-во ВГУ, 2011. – Т. 2. – С. 176–178.

8. **Аксёненко, Е.В.** Новые данные о хозяевах *Ectophasia crassipenis* F. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) из Воронежской области / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: материалы III Междунар. науч. конф. (г. Воронеж, 20–21 марта 2011 г.) – Воронеж, 2011. – С. 17–20.

9. **Аксёненко, Е.В.** К методике сбора и содержания фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) и их хозяев полужесткокрылых (Heteroptera) в лабораторных условиях / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Экологические проблемы природных и антропогенных территорий: Сб. науч. статей I Междунар науч.-практ. конф. – Чебоксары: Новое время, 2011. – С. 4–5.

10. **Аксёненко, Е.В.** Трофические связи фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) Усманского бора / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 2011. – С. 78–84.

11. **Аксёненко, Е.В.** К изучению биоэкологии мух-фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) в черте г. Борисоглебска / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Современные проблемы общей и прикладной паразитологии: материалы V науч.-практ. паразитолог. конф. памяти проф. В.А. Ромашова (Воронеж, 8–9 сент. 2011 г.) – Воронеж: Артефакт, 2011. – С. 9–10.
12. **Aksenenko, E.V.** New record of *Ectophasia crassipennis* (F.) as a parasitoid of *Rhynocoris annulatus* (L.) in Russia / E.V. Aksenenko, S.P. Gaponov // The Tachinid Times. – 2012. – Iss. 25. – P. 15.
13. **Аксёненко, Е.В.** Изученность фауны и экологии фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) Воронежской области / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Тр. Мордовского заповедника. – 2012. – Вып. 10. – С. 328–332.
14. **Аксёненко, Е.В.** К изучению фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) юго-западной части Усманского бора (Воронежская область) / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 2012. – С. 55–61.
15. **Аксёненко, Е.В.** О возможности использования фазиины *Ectophasia crassipennis* F. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) в качестве тест-объекта при проведении популяционно-фенетического анализа / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов, Л.Н. Хицова // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 2012. – С. 61–67.
16. **Аксёненко, Е.В.** Фазины (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) антропогенно трансформированных ландшафтов Воронежской области / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов, Л.Н. Хицова // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: материалы IV Междунар. науч. конф. «Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова» (г. Воронеж, 13–15 апр. 2012 г.) – Воронеж: Изд-во ВГУ, 2012. – С. 9–16.
17. **Аксёненко, Е.В.** Биоразнообразие и экология фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) Воронежской области / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов, Л.Н. Хицова // Материалы XIV съезда Рус. энтомол. о-ва, (Россия, Санкт-Петербург, 27 авг. – 1 сент. 2012 г.) – СПб, 2012. – С. 12.
18. **Аксёненко, Е.В.** К изучению экологии и биологии фазиины *Ectophasia crassipennis* Fabricius, 1794 (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) в условиях антропогенного пресса / Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов // Любичевские чтения – 2012: Современные проблемы эволюции и экологии: сб. материалов конф. (г. Ульяновск, 5–7 апр. 2012 г.) – Ульяновск: Изд-во УГПУ, 2012. – С. 183–185.