

На правах рукописи

ОВЧИННИКОВ

Андрей Никитич

**ДВУКРЫЛЫЕ СЕМЕЙСТВА SCATHORHAGIDAE (DIPTERA)
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ: ВИДОВОЙ СОСТАВ,
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОАДАПТИВНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ
ЯЙЦЕКЛАДА**

Шифр и наименование специальности

03.02.05 – энтомология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2013

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Зоологический институт Российской академии наук

Научный руководитель:	доктор биологических наук, профессор Нарчук Эмилия Петровна
Официальные оппоненты:	Медведев Сергей Глебович доктор биологических наук, профессор Зоологический институт РАН, заведующий лабораторией Шамшев Игорь Васильевич кандидат биологических наук Всероссийский НИИ защиты растений Россельхозакадемии заведующий лабораторией
Ведущая организация:	Московский государственный университет имени М.Л. Ломоносова

Защита диссертации состоится 23 мая 2013 г. в 12 часов на заседании диссертационного совета Д 006.015.01 на базе Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений по адресу: 196608, Санкт-Петербург, Пушкин-6, шоссе Подбельского, д. 3, факс (812) 470-51-10, e-mail: vizrspb@mail333.com

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

Автореферат разослан 19 апреля 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Наседкина Галина Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

Семейство Scathophagidae (Diptera, Cyclorrhapha) – небольшая (около 300 видов) преимущественно голарктическая группа мух мускоидного комплекса. Большой частью скатофагиды распространены в арктической, неморальной и бореальной зонах в Палеарктическом (220 видов) и Неарктическом царствах. Семейство Scathophagidae включает в себя мелких или среднего размера двукрылых (длина тела от 3 до 12 мм) с вытянутым цилиндрическим брюшком и окраской тела от желтой до черной. Личинки большинства видов – фитофаги, остальные – сапрофаги и хищники. Некоторые виды могут оказаться сельскохозяйственными вредителями. Относительно системы семейства до сих пор нет единого мнения. Разные авторы выделяют 2 или 5 подсемейств. Крайне мало известно о фаунистическом составе представителей сем. Scathophagidae различных регионов России. Оставалась неизученной морфология яйцеклада, хотя даже внешнее строение склеритов у представителей разных родов Scathophagidae существенно различается. Биология личинок Scathophagidae весьма разнообразна, при этом переход личинок в другую трофическую группу связан с формированием новых адаптаций не только у самих личинок, но и у самок для обеспечения откладки яиц в другой субстрат. Актуальным представляется исследование не только склеритов, но и мускулатуры яйцеклада, которое ранее в этом семействе не проводилось. Это позволило впервые выявить основные типы и направления морфофункциональных изменений яйцеклада как формирование новых адаптаций при его взаимодействии со средой для обеспечения освоения новых ниш.

Степень разработанности темы исследования

В Каталог палеарктических двукрылых для территории европейской части СССР К.Б. Городковым [Gorodkov, 1986] было включено 88 видов сем. Scathophagidae. Однако до данной работы автора для европейской части России в современных границах документально с опубликованием этикеток подтверждено только 46 видов. Создавшееся различие требовало разрешения, поиска и представления материалов, в первую очередь конкретных местонахождений.

Рисунки и фотографии яйцеклада имелись для небольшого разрозненного перечня видов. Сравнительно-морфологический анализ строения яйцеклада не проводился. Мускулатура яйцеклада ранее у представителей семейства не изучалась. Проблема зависимости строения яйцеклада от особенностей субстрата, используемого самками для откладки яиц, т.е. от образа жизни личинок, как морфофункциональная адаптация, до работ автора вообще не ставилась.

Цель и задачи работы

Целью настоящей работы было изучение фауны двукрылых семейства Scathophagidae европейской части России и морфоадаптивных преобразований яйцеклада в семействе.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав сем. Scathophagidae фауны европейской части России на основе собственных сборов, коллекционных материалов Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ, а также опубликованных данных с указанием точных местонахождений.

2. Провести зоогеографический анализ фауны Scathophagidae европейской части России с описанием общего распределения фауны и выделением основных типов видовых ареалов.
3. Изучить и описать строение склеритов и мускулатуры яйцекада у представителей различных родов сем. Scathophagidae с различной биологией личинок с выделением основных типов строения.
4. Провести сравнительно-морфологический анализ строения яйцекада в семействе и построить морфоадаптационные ряды эволюционных преобразований яйцекада. Оценить зависимость строения яйцекада самок от особенностей откладки яиц и биологии личинок.
5. Выявить направления эволюционных преобразований яйцекада двукрылых в семействе Scathophagidae.
6. Уточнить систему семейства Scathophagidae на основе проведенного сравнительно-морфологического анализа яйцекада у представителей различных таксонов.

Научная новизна

Впервые составлен аннотированный список видов семейства Scathophagidae фауны европейской части России, включающий 85 видов. Впервые проведен зоогеографический анализ фауны Scathophagidae европейской части России. Выделено 24 основных типа ареалов для видов, обитающих на территории европейской части России, и реконструированы центры видообразования для некоторых родов.

Впервые проведен сравнительно-морфологический анализ строения яйцекада на основе оригинальных и литературных данных. Впервые изучено строение склеритов яйцекада у 50 видов сем. Scathophagidae и мускулатуры яйцекада у 5 видов, относящихся к 4 родам, с различной биологией личинок. Впервые выявлены адаптации строения скелета и мускулатуры яйцекада этих видов, обеспечивающие откладку яиц в разные типы субстрата (растения и полужидкая среда), и связь особенностей строения яйцекада с пищевой специализацией личинок.

Составлены морфо-адаптационные ряды, впервые выделено и обозначено 2 морфологических типа яйцекада. Впервые охарактеризованы основные направления эволюционных преобразований яйцекада в семействе Scathophagidae.

На основе сравнительно-морфологического анализа строения яйцекада рассмотрены и проанализированы имеющиеся две классификационные системы семейства. На основе изученных нами признаков верифицирована и подтверждена классификация Scathophagidae Хакмана [Hackman, 1956].

Теоретическая и практическая значимость работы

Результаты работы вносят существенный вклад в изучение видового состава и распространения представителей семейства Scathophagidae фауны европейской части России, а также морфологии и системы семейства.

Показана перспективность использования признаков строения яйцекада для уточнения системы семейств круглошовных мух. Выявленные эволюционные преобразования яйцекада в семействе Scathophagidae и связь строения яйцекада со средой обитания личинок проливают свет на пути становления фитофагии у двукрылых в целом и на адаптивные стратегии в эволюции двукрылых насекомых. Установленная зависимость строения яйцекада самок от особенностей откладки яиц

и биологии личинок имеет прогностическую ценность, позволяя с большой долей вероятности по признакам строения яйцеклада предполагать среду обитания личинок для видов с неустановленной биологией. Такая возможность важна для семейств двукрылых, в которых имеются вредители сельского хозяйства. Полученные данные по морфологии яйцеклада могут быть использованы в курсе лекций по систематике насекомых. На основе узорегиональной фауны собран и проанализирован материал, позволивший верифицировать современную классификацию семейства двукрылых. Данные по видовому составу, биотопическому распределению и распространению видов могут быть использованы экологами, фаунистами и специалистами по охране природы для биоиндикации при проведении экологических, ландшафтных и биомониторинговых исследований.

Методология и методы исследования

При написании настоящей работы в методологическом плане подбирались актуальные на данный момент методы, широко применяющиеся в энтомологических исследованиях. К ним относятся:

- методы сбора материала и его первичной обработки (сбор, фиксация, монтировка и этикетирование насекомых)
- определение материала
- составление аннотированного списка скатофагид
- зоогеографический анализ выявленной фауны европейской части России
- морфологические методы, связанные с приготовлением временных препаратов (ручное анатомирование под биноклем комплекса склеритов и мускулатуры яйцеклада)
- изготовление иллюстраций и их последующая обработка в графическом редакторе
- проведение сравнительно-морфологического и морфофункционального анализа строения яйцеклада в семействе.

Положения, выносимые на защиту

1. Впервые составлен аннотированный список видов двукрылых семейства Scathophagidae европейской части России, включающий 85 видов, распределенных по 24 типам ареалов.
2. Реконструкция морфоэволюционных преобразований скелета и мускулатуры яйцеклада Scathophagidae в связи с изменением биологии личинок на основе впервые выделенных двух типов строения яйцеклада.
3. На основе строения склеритов и мускулатуры яйцеклада подтверждена и верифицирована система надродовых таксонов семейства Scathophagidae Хакмана [Hackman, 1956].

Степень достоверности и апробация результатов

Основные результаты исследований были доложены на отчетных научных сессиях по итогам работ Зоологического института РАН (2008 г., 2013 г.), XIII Съезде Русского энтомологического общества в Краснодаре 9–15 сентября 2007 г. и на совместном семинаре лаборатории систематики насекомых и лаборатории экспериментальной энтомологии и теоретических основ биометода (2013 г.). Кроме того, результаты исследования были включены в отчет по Программе РАН «Происхождение и эволюция биосферы» за 2007-2009 гг., отчеты по научно-

исследовательским бюджетным темам Зоологического института РАН за 2007-2012 гг. и отчеты по грантам РФФИ. Достоверность результатов подтверждается изучением обширного материала, в основе которого лежат сборы автора, в основном сделанные в составе экспедиций Зоологического института РАН в 2003-2011 гг., и материал из коллекции Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ.

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 8 печатных работ, в том числе 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК, 2 – в других научных журналах, 4 – в материалах конференций.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 5 разделов (Литературный обзор, Материал и методы, Фауна и зоогеография сем. Scathophagidae европейской части России, Морфология яйцеклада двукрылых сем. Scathophagidae, Морфоадаптивные преобразования яйцеклада двукрылых сем. Scathophagidae), заключения, выводов и списка литературы. Общий объем составляет 151 страниц. Работа проиллюстрирована 58 рисунками, 17 картами ареалов и 1 таблицей. Список литературы содержит 104 источников, в том числе 35 русскоязычных.

Благодарности

С чувством глубокой благодарности автор вспоминает дбн, проф. В.Ф. Зайцева с его доброжелательным вниманием к моей работе. Автор искренне благодарен научному руководителю дбн., профессору Э.П. Нарчук, дбн. В.А. Кривохатскому, дбн., профессору В.А. Рихтер, дбн. М.Г. Волковичу, дбн. Б.А. Коротяеву, дбн. С.Я. Резнику, старшему хранителю Г.М. Сулеймановой и другим сотрудникам отделения двукрылых за внимание, поддержку и консультации во время подготовки работы. За предоставление материала автор приносит благодарность кбн. О.Л. Макаровой, кбн. В.В. Горбатовскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН) и кбн. С.Ю. Кустову (Кубанский государственный университет).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 05-04-48285, № 08-04-00186, № 11-04-00185), гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ «Санкт-Петербургская диптерологическая школа» и Программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Рассмотрена история изучения фауны сем. Scathophagidae европейской части России. Указано, что до данной работы автора для европейской части России в современных границах документально с опубликованием этикеток было выявлено 46 видов [Фон-дер-Остен-Сакен, 1858; Becker, 1894; 1897; Hackman, 1956; Городков, 1978, 1980, 1981, 1984a; Озеров, 1993, 1999a, 2009; Ozerov, 2005, 2008a, 2009a, 2009b, 2010a, 2010b, 2011; Ozerov, Krivosheina, 2011a; Engelmark, 1999; Šifner, 2008].

Представлены сведения об имевшихся до работы автора рисунках или фотографий яйцеклада отдельных видов скатофагид (27 видов из 11 родов) [Озеров,

1999b; Šifner, 1975, 1979, 1981, 2003; Vockeroth, 1987; Ozerov, 1996, 2011; Andersson, 1997; Nelson, Šifner, 2000; Hironaga, Suwa, 2005; Ozerov, Krivosheina, 2011c]. Приведены имеющиеся системы семейства с детальным обзором признаков, на которых они основаны. В подразделе «Морфология имаго и образ жизни» представлены подробное описание морфологии частей тела имаго, с детальным рассмотрением структур гениталий самцов и литературные данные о морфологии яиц. В подразделе «Строение личинок и образ жизни» приведены имеющиеся в литературе сведения.

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Фаунистические сборы

В основе работы лежат сборы автора, а также материал из коллекции Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ. Сборы проводились автором в 2003-2011 гг. в основном в составе экспедиций ЗИН РАН на Белом море, в Ленинградской области, в Среднем и Нижнем Поволжье (Астраханская, Волгоградская, Саратовская, Самарская область, Республика Калмыкия) в Оренбургской области и на Северном Кавказе (в Краснодарском крае на стационаре Краснодарского Университета в Апшеронском районе).

Сборы проводились стандартными энтомологическими методами: индивидуальный отлов и кошение стандартным энтомологическим сачком с использованием эксгаустера. Также использовались желтые водные ловушки, известные своей привлекательностью для представителей семейства [Šifner et al., 1999]. Материал большей частью определен автором. Изучено более 10000 экземпляров скатофагид. Определение проводилось по Определителю насекомых европейской части СССР, V том [Городков, 1970] и статьям А. Л. Озерова [Озеров, 1993, 1999a, 2009; Ozerov, 2005, 2008a, 2009a, 2009b, 2010a, 2010b, 2011], Ф. Шифнера [Šifner, 2003], по Руководству по Палеарктическим двукрылым [de Jong, 2000] и Руководству по Неарктическим двукрылым [Vockeroth, 1987]. Правильность определения проверялась по коллекциям Зоологического института РАН и Зоологического Музея МГУ.

В Каталоге палеарктических двукрылых [Gorodkov, 1986] для европейской части бывшего СССР указано 88 видов. В результате наших исследований фактическим материалом, точно относящимся к территории европейской части России в современных границах, и по публикациям с указанием точных местонахождений документально подтверждено 85 видов. Представленный в работе аннотированный список не полностью соответствует и видам, включенным в Определитель насекомых европейской части СССР [Городков, 1970], т.к. в последний также были включены виды не только с территории европейской части России в современных границах, но и виды из союзных республик – ныне самостоятельных государств, кроме того, для большей части видов не были указаны точные местонахождения.

2.2 Зоогеографический анализ

Номенклатура зоогеографических выделов дана на основе схемы зоогеографического районирования Емельянова [1974], номенклатура типологии ареалов дана по Городкову [1984b].

Хорологический анализ проведен по оригинальным и литературным данным. Если для выявления фауны европейской части России использовались виды,

известные диссертанту только по конкретным локалитетам (данные этикеток, публикации точек находок), то для характеристик ареалов за пределами европейской части России привлекались не только сборы, но и обобщенные описания из каталогов и специальных публикаций К.Б. Городкова.

2.3 Морфологические исследования

Основная методика морфологического исследования – ручное анатомирование под биноклем. Препараты склеритов конца брюшка изготавливались путем выдерживания в 10% -ном растворе КОН, после чего нагревали в водяной бане в течение 15 минут, затем промывали водой и помещали в глицерин. Рисунки изготавливались с помощью окуляр-микрометра и сетки. Изучение морфологии яйцеклада включало в себя исследование не только склеритов каудального участка яйцеклада, но и всего комплекса склеритов в целом, что дало возможность провести морфофункциональный анализ яйцеклада и позволило уяснить общую картину откладки яиц самками в различную среду.

Исследовались не только склериты, но и мускулатура яйцеклада, что позволило по аналогии с подобными исследованиями в сем. *Tephritidae* выявить основные типы и направления морфофункциональных изменений яйцеклада при его взаимодействии со средой для откладки яиц. При изучении мускулатуры для анатомирования использовались насекомые, хранящиеся в 70%-м этаноле. Вскрытие двукрылых производилось микроножами в воде под тринокуляром Leica MZ 9⁵. Вскрывалось по 3-15 экземпляров мух каждого вида. Терминология склеритов яйцеклада самок дана по Вокероту [Vockeroth, 1987] и Котрбе [Kotrba, 2000]. Для обозначения мышц использовалась принятая ранее классификация мускулатуры яйцеклада двукрылых семейства *Tephritidae* [Berube, Zacharuk, 1983] с изменениями, внесенными Овчинниковой [2008].

2.4 Изготовление иллюстраций

Иллюстрации выполнены на основе обработанных в графическом редакторе рисунков, сделанных при помощи окуляр-микрометра с сеткой, и изображений, полученных с использованием системы визуализации тринокуляра Leica MZ 9⁵.

2.5 Сравнительно-морфологический и морфофункциональный анализ строения яйцеклада в семействе

Сравнительно-морфологические и морфофункциональные исследования позволяют получить данные о преобразовании морфологических структур. В отряде двукрылых признаки генитальных структур широко применяются как на видовом уровне, так и для анализа родственных отношений на различных уровнях, а также при исследовании морфоадаптаций. Генитальные сегменты усложнены по сравнению с немодифицированными сегментами брюшка, что связано с копулятивной функцией, которую выполняют самцы и самки. Структуры гениталий дают четкие и мало подверженные индивидуальной изменчивости признаки. При этом подход к оценке функционального значения структур генитального аппарата дает изучение мускулатуры, с помощью которой осуществляется движение его отдельных частей. Во многих случаях признаки строения мускулатуры могут прояснить происхождение и назначение того или иного склерита гениталий, а также формирование адаптаций. В данной работе исследовались адаптации к откладке яиц в разные типы субстрата (растения и полужидкая среда).

3 ФАУНА И ЗООГЕОГРАФИЯ СЕМ. SCATHOPHAGIDAE ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Исследованиями были охвачены следующие зоогеографические выделы: Ботническая и Зырянская равнинная провинции Евросибирской бореальной области, переходная зона между Зырянской равнинной провинцией Евросибирской бореальной области и Восточноевропейской равнинной провинцией, Северо-каспийская подпровинция Северного Турана Сетийской пустынной области (юг Астраханской области, представляющий собой степную и полупустынную зоны); Западноскифская подобласть и Казахстанская равнинная провинция Скифской степной области (степная и лесостепная зоны); Уральская горная провинция Евросибирской бореальной области (предгорья Южного Урала); Евксинская горная провинция Европейской неморальной области (смешанные леса), а также переходные зоны между ними.

Всего на территории европейской части России обнаружено 85 видов, относящиеся к 30 родам.

3.1 Аннотированный список видов

В разделе приведен аннотированный список достоверно выявленных на территории европейской части России видов сем. Scathophagidae (85 видов) с приведенными по оригинальным и литературным данным местами и датами находок, количеством экземпляров и сведениями по биологии видов, а также дано общее распространение с краткой зоогеографической характеристикой.

3.2 Зоогеографический анализ фауны

Основная масса видов сем. Scathophagidae – мезофилы и гигрофилы, хорошо приспособленные к обитанию в суровом холодном климате и процветающие в арктических и бореальных условиях. По горам сибирские элементы фауны могут проникать вглубь аридных зон, что достаточно хорошо соответствует распределению соответствующих растительных формаций. В основном, виды сем. Scathophagidae встречаются во влажных, прохладных и затененных биотопах. Такие биотопы характерны для Циркумполярной тундровой области, Евросибирской бореальной, Европейской и Стенопейской неморальных областей (особенно для горных провинций). Представители семейства Scathophagidae в нетипичных для них областях Палеарктики (таких как Скифская степная область или Сетийская пустынная область) предпочитают интразональные биотопы, также влажные, прохладные и затененные, соответствующие особенностям рельефа.

Проведено зоогеографическое районирование. Рассмотрены составляющие ареала по К.Б. Городкову [1984b]: широтная, высотная и долготная.

Выделено 24 основных типа ареалов, из которых преобладают широкие мультizonальные ареалы (16 типов). Больше всего видов (13) включены в Европейский бореальный тип. Для 17 типов ареалов приведены иллюстрации в виде карт ареалов.

Выделены следующие типы ареалов:

Межцарственные:

Космополитический:

Scathophaga stercoraria (Linnaeus, 1758).

Голарктический: *Scathophaga furcata* (Say, 1823).

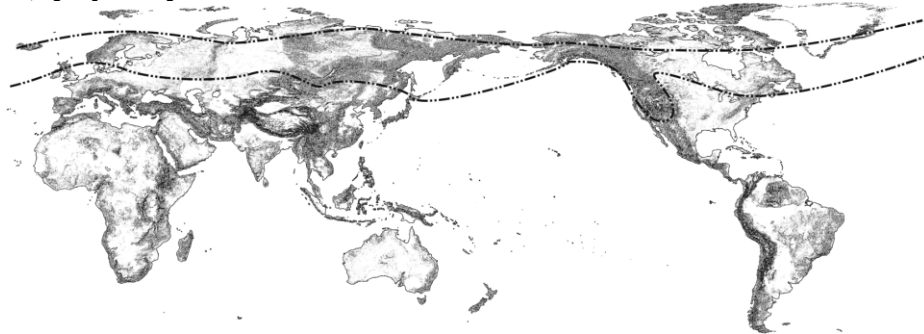
Субголарктический: *Cordilura pudica* (Meigen, 1826), *Norellisoma spinimanum* (Fallén, 1819), *Scathophaga inquinata* (Meigen, 1826).

Циркумполярный: *Allomyella frigida* (Holmgren, 1883) (арктический), *Scathophaga apicalis* (Curtis in Ross, 1835) (арктический), *Scathophaga multisetosa* (Holmgren, 1883) (арктический), *Scathophaga nigripalpis* (Becker, 1907) (арктический), *Scathophaga incola* (Becker, 1900) (арктический), *Scathophaga varipes* (Holmgren, 1883) (арктический), *Okeniella dasypsecta* (Loew, 1864) (аркто-альпийский вид), *Microprosopa haemorrhoidalis* (Meigen, 1826) (субарктическо-бореальный вид), *Scathophaga obscurinervis* (Becker, 1900) (бореомонтанный вид).

Циркумтемператный мультizonальный:

Chaetosa punctipes (Meigen, 1826).

Циркумбореальный:



Nanna bispinosa (Malloch, 1920), *Cordilura rufimana* (Meigen, 1826), *Scathophaga obscura* (Fallén, 1819) (бореомонтанный вид), *Megaphtalma pallida* (Fallén, 1819) (бореомонтанный вид), *Microprosopa pallidicauda* (Zetterstedt, 1838) (бореомонтанный вид), *Scathophaga pictipennis* (Oldenberg, 1923) (бореомонтанный вид), *Pogonota barbata* (Zetterstedt, 1838) (бореомонтанный вид).

Циркумбореальный мультizonальный: *Delina nigrita* (Fallén, 1819), *Nanna leucostoma* (Zetterstedt, 1894), *Scathophaga suilla* (Fabricius, 1794).

Американо-европейский: *Parallelomma vittatum* (Meigen, 1826).

Атлантический: *Scathophaga calida* (Haliday in Curtis, 1832).

Палеарктические:

Транспалеарктический полизональный: *Scatomyza scybalaria* (Linnaeus, 1758), *Spaziphora hydromyzina* (Fallén, 1819).

Транспалеарктический бореальный: *Cordilura aberrans* (Becker, 1894).

Евразийский мультizonальный: *Cordilura picipes* (Meigen, 1826), *Cordilura impudica* (Rondani, 1866), *Cordilura rufipes* (Meigen, 1826), *Nanna flavipes* (Fallén, 1819).

Евро-сибирский мультizonальный: *Staegeria kunzei* (Zetterstedt, 1821), *Parallelomma sellatum* (Hackman, 1956).

Западнопалеарктический полизональный: *Norellia tipularia* (Fabricius, 1794), *Scathophaga lutaria* (Fabricius, 1794), *Cordilura albipes* (Fallén, 1819).

Евро-сибирский: *Neochirosia veratri* (Hendel, 1925) (бореомонтанный), *Okeniella caudata* (Zetterstedt, 1838) (бореальный), *Scathophaga cordylurina* (Holmgren, 1883).

Евро-западносибирский бореальный: *Allomyella albipennis* (Zetterstedt, 1838).

Европейские:

Европейский арктический: *Acerocnema paradoxopyga* Stackelberg, 1952, *Microprosopa lacteipennis* Ringdahl, 1920, *Microprosopa varitibia* Becker, 1897, *Neochirosia pechorica* Ozerov, 2009.

Европейский температурный: *Hydromyza livens* (Fabricius, 1794), *Nanna armillata* (Zetterstedt, 1846), *Nanna articulata* (Becker, 1894), *Nanna brevifrons* (Zetterstedt, 1838), *Nanna inermis* (Becker, 1894), *Nanna tibiella* (Zetterstedt, 1838), *Parallelomma medium* (Becker, 1894), *Trichopalpus fraternus* (Meigen, 1826).

Европейский бореальный: *Cleigastra apicalis* (Meigen, 1826), *Cordilura ciliata* (Meigen, 1826), *Cordilura ustulata* (Zetterstedt, 1838), *Cosmetopus dentimanus* (Zetterstedt, 1838), *Gonarcticus antennatus* (Zetterstedt, 1838), *Gymnomera tarsea* (Fallén, 1819), *Nanna albipila* (Ringdahl, 1936), *Nanna longicornis* (von Roser, 1840), *Scathophaga tinctinervis* (Becker, 1894), *Leptopa filiformes* Zetterstedt, 1838, *Micropselapha filiformis* (Zetterstedt, 1846), *Orthacheta pilosa* (Zetterstedt, 1838), *Paracosmetopus helleni* Hackman, 1956 (бореомонтанный), *Phrosia albilabris* (Fabricius, 1805) (бореомонтанный).

Европейский неморальный: *Acerocnema macrocera* (Meigen, 1826), *Micropselapha basovi* Ozerov, 2010, *Nanna puberula* (Becker, 1894), *Norellisoma armipes* (Meigen, 1826), *Spathephilus nigriventris* (Loew, 1864).

Евро-кавказский: *Microprosopa zlobini* Ozerov, 2009, *Norellisoma striolatum* (Meigen, 1826).

Транскавказский: *Norellisoma lesgiae* Becker, 1894.

Северокавказский

(ограниченный Евксинской неморальной провинцией):



Gimnomera alanica (Ozerov, 1999), *Norellisoma caucasicum* (Ozerov, 1993), *Norellisoma flavostriatum* Ozerov, 2009, *Norellisoma montanopratisensis* (Ozerov, 1993), *Norellisoma oreinum* Ozerov, 2010, *Norellisoma tomkovichi* Озеров, 2010, *Parallelomma caucasicum* Ozerov, 2010.

Европейский литоральный:



Scathophaga litorea (Fallén, 1819).

Предположительно определены области видообразования некоторых родов. Большинство видов рода *Norellisoma* характеризуются сходными компактно расположенными ареалами в пределах предполагаемой Евксинской области видообразования, где сосредоточено большинство кавказских видов, обособившихся из аркто-бореомонтанного рода за счет ледниковой изоляции. Интересным также является амфиатлантический ареал видов *Scathophaga calida* и *S. litorea*, связанный не столько с климатом, сколько непосредственно с морским побережьем.

4 МОРФОЛОГИЯ ЯЙЦЕКЛАДА ДВУКРЫЛЫХ СЕМ. SCATHOPHAGIDAE

В зависимости от особенностей биологии личинок самки откладывают яйца на растения и в них, в жидкий и полужидкий субстраты. При этом переход личинок в другую трофическую группу связан не только с адаптациями, возникающими у самих личинок, но и с адаптациями у имаго, в частности, у самок для обеспечения откладки яиц в иную среду. Такие адаптации касаются строения яйцеклада самок. Для изучения и проведения сравнительно-морфологического анализа были выбраны представители с различной биологией, что дало возможность сопоставить строение яйцеклада с образом жизни и местами откладки яиц у рассматриваемых видов. Кроме того, строение яйцеклада было изучено с целью получения дополнительных данных для обсуждения системы семейства и взаимоотношений подсемейств и групп родов. Оригинальные и опубликованные сведения о строении яйцеклада представлены в таблице 1. В ней приведены сведения о строении яйцеклада 36 видов, относящихся к 18 родам.

4.1 Строение скелета яйцеклада

Автором было изучено строение скелета яйцеклада более чем у 50 видов. В данном разделе представлены оригинальные детальные рисунки и описания строения яйцеклада 11 видов из 9 родов: *Delina nigrita* (Fallén, 1819), *Phrosia albilabris* (Fabricius, 1805), *Cordilura ciliata* (Meigen, 1826), *Cordilura impudica* (Rondani, 1866), *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758), *Scathophaga suilla* (Fabricius), *Spathephilus nigriventris* (Loew, 1864), *Chaetosa punctipes* (Meigen, 1826), *Cochliarium cuneiventris* (Zetterstedt, 1846), *Pogonota barbata* (Zetterstedt, 1838), *Spaziphora hydromyzina* (Fallén, 1819). Также приведены имеющиеся литературные данные по строению яйцеклада у других видов.

4.2 Строение мускулатуры яйцеклада

В разделе представлены оригинальные рисунки и описания мускулатуры яйцеклада скатофагид. Для исследования подобраны виды сем. Scathophagidae с разной биологией личинок: *Cordilura ciliata* (Meigen, 1826) (фитофаги осоковых), *Scathophaga suilla* (Fabricius, 1794) (хищничают в навозе), *Scathophaga litorea* (Fallén, 1819) (в выбросах водорослей) [Ferrar, 1987], *Spaziphora hydromyzina* (Fallén, 1819), личинки которых развиваются в массе водорослей или грибов в эвотрофных и мезотрофных водоемах и могут хищничать на личинках Chironomidae и Psychodidae, обитающих в тех же субстратах [Andersson, 1997], и *Pogonota barbata* (Zetterstedt, 1838), что дало возможность сопоставить строение мускулатуры яйцеклада с образом жизни личинок и местами откладки яиц у рассматриваемых видов. Виды, отобранные для этого исследования, характеризуют основные типы яйцеклада, представленные в семействе.

5 МОРФОАДАПТИВНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЯЙЦЕКЛАДА ДВУКРЫЛЫХ СЕМ. SCATHOPHAGIDAE

5.1 Сравнительно-морфологический анализ строения скелета и мускулатуры яйцеклада

В разделе проведен сравнительно-морфологический анализ строения скелета и мускулатуры яйцеклада по оригинальным и литературным данным. Выявлена зависимость между строением скелета яйцеклада скатофагид и образом жизни личинок у рассматриваемых видов.

5.2 Зависимость между строением яйцеклада, особенностями откладки яиц и биологией личинок

Сравнительно-морфологический анализ строения скелета и мускулатуры яйцеклада (адаптации к откладке яиц в разные среды обитания личинок: растения, жидкая и полужидкая среда) показал, что строение яйцеклада изученных видов Scathophagidae в целом соответствует двум эволюционным состояниям развития скелета и мускулатуры.

У самок большинства видов с растительноядными личинками яйцеклад удлинённый, с дистально расположенным проктигером (делиноидный тип); 7-й сегмент практически слит и образует склеротизованный конус, тергостеральная мускулатура этого сегмента редуцирована, вентральная часть сегмента (аподема и киль 7-го стернита с мощной мускулатурой) в той или иной степени усилена, тергит и стернит 8-го сегмента сближены.

У самок, откладывающих яйца в полужидкую среду, яйцеклад укороченный, со смещенным дорсально в разной степени проктигером; 8-й стернит выступает назад за вершину 8-го тергита (скатофагоидный тип). Тергит и стернит 7-го сегмента не слиты, между ними имеется значительный мембранозный участок, тергостеральная мускулатура 7-го сегмента хорошо развита, 7-й стернит не усилен, места прикрепления мышц 8-го тергита изменены в связи со смещением проктигера.

Таблица 1 — Строение яйцеклада двукрылых сем. Scathophagidae и сведения о среде обитания личинок

Подсем. (Vockeroth, 1987)	Подсем. (Hackman, 1956)	Группы	Род / вид	Автор рисунков	Питание личинок	Строение яйцеклада
Delininae	Cordylurinae	1	<i>Phrosia albilabris</i>	Ориг.		Длинный с дистально расположенным проктигером, с широкими мембранозными участками между сегментами
Scathophaginae			<i>Cordilura impudica</i> <i>C. ciliata</i> <i>C. fuscipes</i> <i>C. rufipes</i>	>> >> Vockeroth, 1987 >>	В стеблях осок из родов Carex и Juncus (Cyperaceae)	
Delininae			<i>Spathephilus nigriventris</i>	Ориг.		
Scathophaginae		2	<i>Nanna loewi</i>	Šifner, 1975	В колосьях злаков из родов Phleum и Secale (Poaceae)	
Delininae	Delininae	3	<i>Delina nigrita</i>	Ориг.	Минирует листья Orchidaceae	Сравнительно короткий цилиндрический яйцеклад и дорсальное расположение проктигера
Scathophaginae		4	<i>Gimnomera cuneiventris</i> <i>Langechristia speciosa</i>	>> Ozerov, 1999		
Scathophaginae	Scathophaginae	5	<i>Scathophaga stercoraria</i> <i>Sc. exalata</i> <i>Sc. suilla</i> <i>Sc. obscura</i> <i>Coniosternum jezeki</i> <i>C. milani</i> <i>C. tinctinervis</i> <i>C. obscurum</i> <i>C. lapponicum</i> <i>C. fluvialis</i> <i>C. mihalyii</i> <i>C. kaszabi</i>	Ориг. Ozerov, 1996 Šifner, 1975, ориг. >> Andersson, 1997 Šifner, 1981 >> >> >> >> >> >> >>	Хищничают в навозе	
					хищничают в скоплениях яиц Trichoptera	
	Norellinae	6	<i>Norellisoma mireki</i> <i>N. flavicorne</i> <i>N. insulare</i> <i>N. japonicum</i> <i>N. spinimana</i>	Šifner, 1979 Nelson, Šifner, 2000 Hironaga, Suwa, 2005 >> Ozerov,	В видах родов Rumex (Polygonaceae) Rheum	

			<i>Norellia tipularia</i> <i>Mixocordylura parva</i>	Krivosheina, 2011 >>	rhabarbarum (Polygonaceae)	
Scathophaginae		7	<i>Chaetosa punctipes</i> <i>Microprosopa hoberlandti</i>	Ориг. Šifner, 1981		Сравнительно короткий цилиндрический яйцеклад и дорсальное расположение проктигера
	Hydromyzinae	8	<i>Acanthocnema nigrimana</i> <i>A. glaucescens</i>	Andersson, 1997 >>	Хищничают в кладках яиц двукрылых из семейств Chironomidae и Dixidae, а также ручейников (Trichoptera)	
			<i>Hydromyza livens</i>	>>	В Nuphar и Nymphaea (Nymphaeaceae)	
			<i>Spaziphora hydromyzinae</i>	Andersson, 1997 Ozerov, 2011, ориг.	На водорослях и грибах, а также хищничают на личинках видов из семейств Chironomidae и Psychodidae	
		9	<i>Pogonota barbata</i>	Ориг.		

5.3 Эволюционные преобразования яйцеклада в семействе

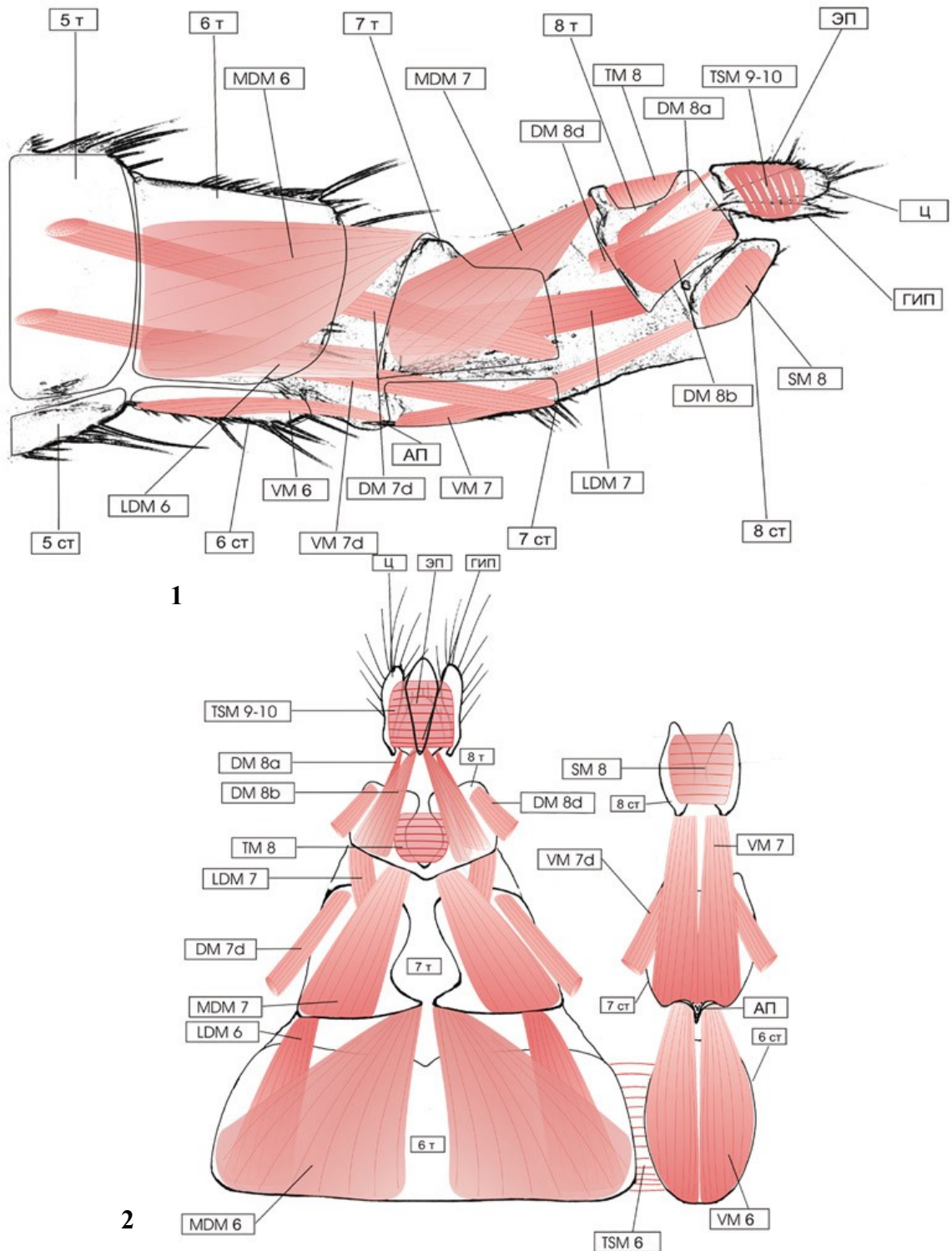
На основании данных о строении яйцеклада можно предположить следующие пути его морфогенеза (рисунок 5). Они основываются на предположении первичности яйцеклада делиноидного типа строения (род *Delina*), т.е. длинного яйцеклада с редуцированным 8-м стернитом и дистально расположенным проктигером. Затем произошло изменение строения яйцеклада в направлении, характерном для родов *Spathephilus* и *Nanna* (фитофагов), виды которых обладают длинным, но не уплощенным латерально яйцекладом с некоторой редукцией 8-го стернита.

В дальнейшем, в одной из ветвей этой группы, произошло усложнение строения яйцеклада, вероятно, вследствие смены субстрата, в который откладываются яйца, что обусловлено формированием типа строения яйцеклада как у представителей родов *Cordilura* и *Phrosia* (фитофагов осоковых). Это длинный латерально уплощенный яйцеклад с сильносклеротизованным ланцетовидным 8-м стернитом и тонкой внутренней аподемой.

Другое направление морфологических изменений яйцеклада связано с эволюцией родов *Chaetosa* и *Microprosopa*, *Trichopalpus*, *Pogonota* (удлинённый яйцеклад со смещенным дорсально проктигером и мощным 8-м тергитом, т.е. яйцеклад близкий к скатофагоидному типу строения) и *Norellisoma*, у самок которого на 8-м стерните, разделенном на пару лопатковидных склеритов, возникают крепкие шипы.

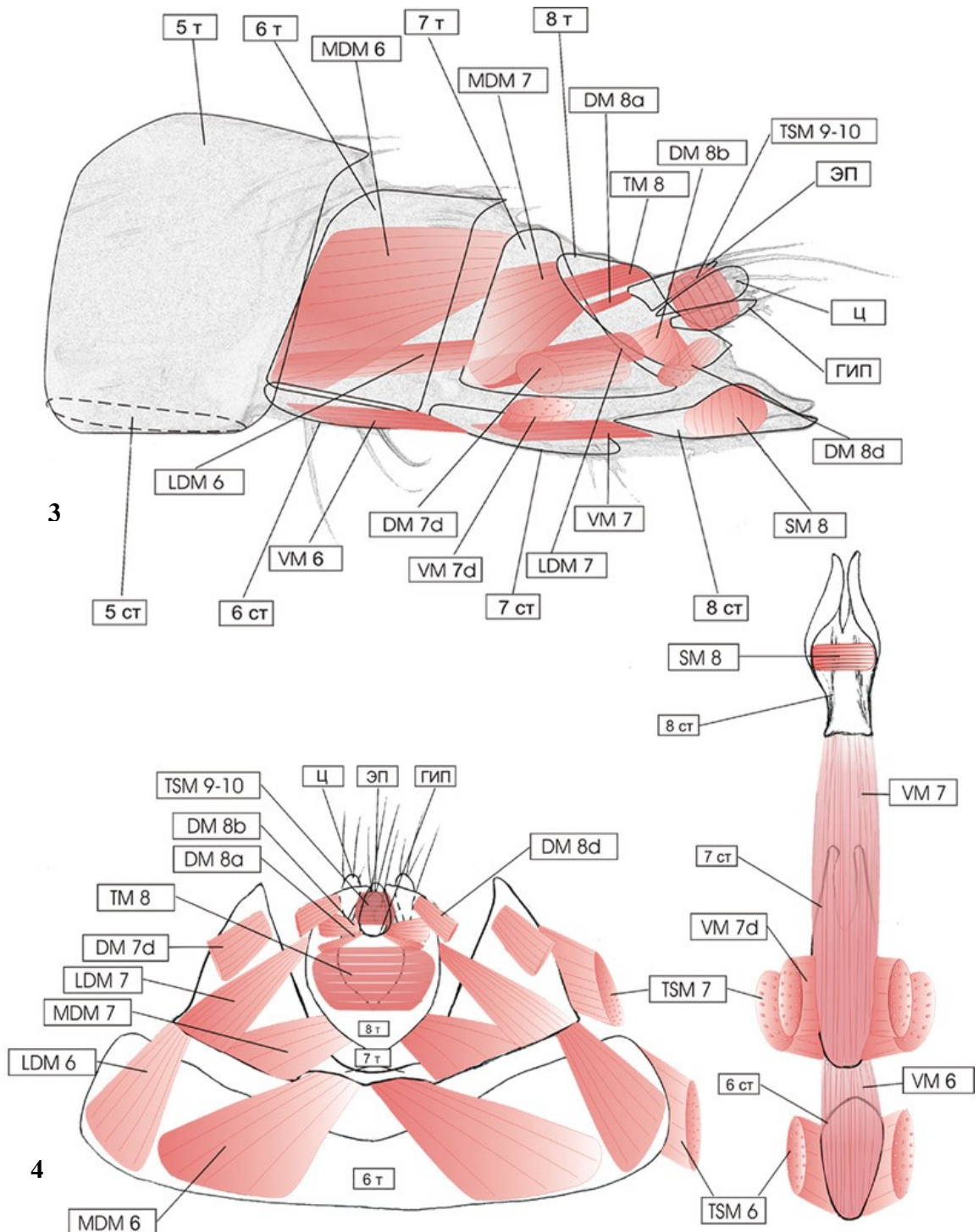
Третье направление характерно для родов *Acanthocnema* и *Spaziphora* (скатофагоидный тип строения яйцеклада) со сходным расположением склеритов яйцеклада (яйца откладываются в скопление водорослей и грибов в устьях рек или в кладки яиц ручейников). Затем происходит изменение строения яйцеклада, которое отмечено в родах *Scathophaga* и *Coniosternum*, а именно: короткий яйцеклад со смещенным дорсально проктигером и выдающимся назад 8-м стернитом, разделенным на пару лопатковидных склеритов (предположительно для откладки яиц на жидкий субстрат). Личинки этих родов – хищники.

Результаты сравнительно-морфологического анализа с учетом строения мускулатуры яйцеклада укладываются в предложенную в работе схему возможных путей морфогенеза яйцеклада в семействе с предположением первичности яйцеклада делиноидного типа строения, т.е. первичности фитофагии личинок в сем. *Scathophagidae*.



Рисунки 1–2 — *Cordilura ciliata* (Meigen) (Diptera, Scathophagidae) (делиноидный тип): 1 – мускулатура яйцеклада латерально, 2 – мускулатура яйцеклада, тергиты и стерниты разделены и развернуты, вид изнутри.

Обозначения к рисункам 1 – 4: гип – гипопрокт, ст – стернит, т – тергит, ц – церки, эп – эпипрокт, DM – дорсальные мышцы, LDM – латеральные дорсальные мышцы, MDM – медиальные дорсальные мышцы, SM – стернальные мышцы, TM – тергальные мышцы, TSM – тергостернальные мышцы, VM – латеральные вентральные мышцы.



Рисунки 3–4 — *Scathophaga suilla* (Fabricius) (Diptera, Scathophagidae) (скатофагоидный тип): 3 – мускулатура яйцеклада латерально, 4 – мускулатура яйцеклада, тергиты и стерниты разделены и развернуты, вид изнутри.

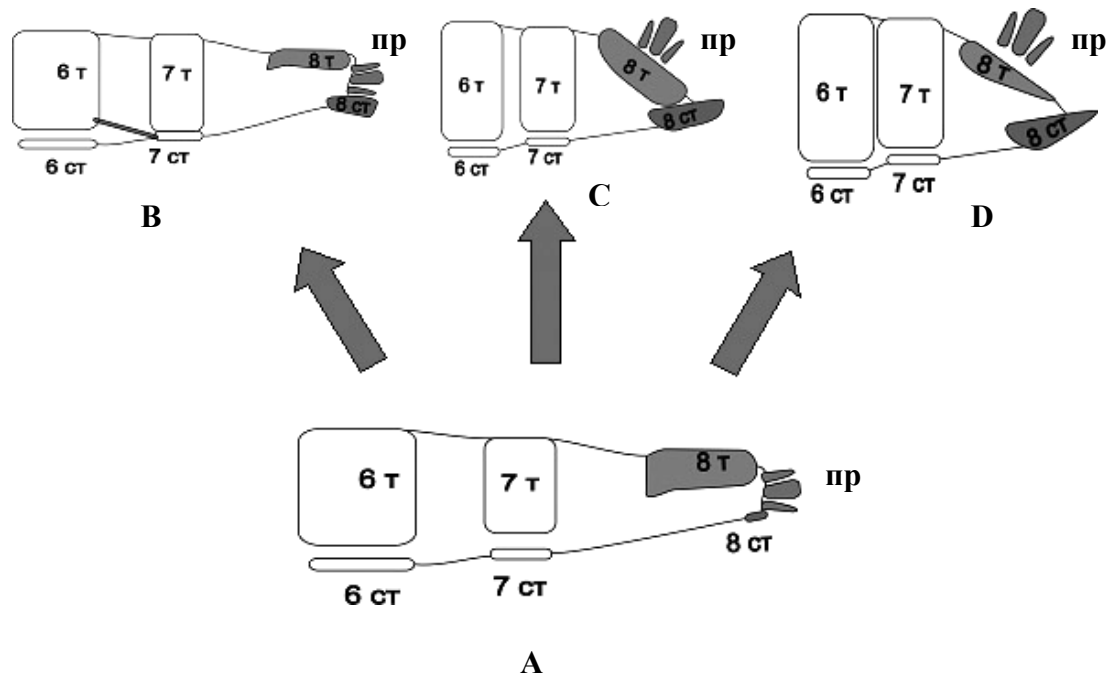


Рисунок 5 — Основные эволюционные состояния строения яйцеклада; А, В – Яйцеклад делиноидного типа; С, D – Яйцеклад скатофагоидного типа. т – тергиты; ст – стерниты; пр – проктигер.

5.4 Использование морфологических признаков яйцеклада для уточнения системы семейства

Полученные данные и предполагаемые пути морфогенеза яйцеклада были использованы для верификации взглядов на систему семейства в целом.

Обе фундаментальные системы сем. Scathophagidae, предложенные и принятые в разное время различными авторами, в первой из которых сем. Scathophagidae подразделялись на 5 подсемейств [Becker, 1894; Sack, 1937; Seguy, 1952; Hackman, 1956], а во второй только на 2 подсемейства [Collin, 1958; Gorodkov, 1986; Vockeroth, 1987; de Jong, 2000], были разработаны без учета строения яйцеклада.

Современная система, по которой сем. Scathophagidae подразделяются на 2 подсемейства (Scathophaginae и Delininae) [Collin, 1957; Gorodkov, 1986; Vockeroth, 1987; de Jong, 2000], не отражает особенностей строения яйцеклада. По этой системе в одно и то же подсемейство попадают представители с разным типом строения яйцеклада (таблица 1). Роды с одним типом строения яйцеклада попадают в разные подсемейства (*Cordilura* и *Nanna* относятся к подсем. Scathophaginae, в то время как *Phrosia* и *Spathephilus* с тем же типом строения яйцеклада относятся к подсем. Delininae). Значительно лучше типы строения яйцеклада отражает система Хакмана [Hackman, 1956] с подразделением семейства на 5 подсемейств и 9 групп. По этой системе практически все представители с удлинненным яйцекладом относятся к подсем. Cordylurinae. Исключением является род *Gimnomera*, имеющий яйцеклад с дорсальным расположением проктигера и входящий, согласно системе Хакмана, в состав подсемейства Delininae, основной род которого, *Delina* имеет удлинненный яйцеклад с дистальным расположением проктигера. Хакман выделяет в подсем. Cordylurinae 2 группы, которые, по нашим данным, различаются по наличию или отсутствию внутренней аподемы. Сcatoфагиды с дорсально смещенным проктигером относятся к подсемействам Scathophaginae, Norellinae и Hydromyzinae, при этом только подсем. Norellinae характеризуется наличием шипов на 8-м стерните.

По результатам сравнительно-морфологического анализа яйцеклада предпочтительно принять классификацию Scathophagidae, предложенную Хакманом [Hackman, 1956]. Построенные морфосистематические ряды подтверждают естественность 1-й группы подсем. Cordylurinae и 6-й группы подсем. Norellinae (по Хакману). Система Коллина [Collin, 1958], и ее варианты, поддержанные Вокеротом [Vockeroth, 1987] и де Йонгом [de Jong, 2000], во многом не согласуются с типами строения яйцеклада.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе сборов автора, коллекционных материалов Зоологического института РАН и Зоомузея МГУ, а также опубликованных точек находок в фауне европейской части России выявлено 85 видов Scathophagidae из 30 родов.

Основное ядро фауны европейской части России составляет население арктической и бореальной зоны. Представители семейства Scathophagidae юго-востока европейской части России предпочитают азональные и интразональные для северных пустынь, степей и лесостепей увлажненные биотопы.

Проведенный зоогеографический анализ фауны Scathophagidae европейской части России позволил установить и охарактеризовать тип ареала для каждого вида и выделить 24 основных типа ареалов. Кроме того, предположительно определены области видообразования некоторых родов. Большинство видов рода *Norellisoma* характеризуются сходными компактно расположенными ареалами в пределах предполагаемой Евксинской области видообразования, где сосредоточено большинство кавказских видов, обособившихся из аркто-бореомонтанного рода за счет ледниковой изоляции.

Сравнительно-морфологический анализ оригинальных и литературных данных показал стабильность признаков строения скелета и особенно мускулатуры яйцеклада внутри изученных родов.

Выявлена зависимость строения яйцеклада самок от особенностей субстрата для откладки яиц и образа жизни личинок. Переход личинок в другую трофическую группу связан с формированием новых адаптаций не только у личинок, но и у самок. Выявленные морфологические приспособления позволяют судить о биологии тех видов семейства, для которых это не было установлено ранее.

Сравнительно-морфологический анализ строения скелета и мускулатуры яйцеклада (адаптации к откладке яиц в разные среды обитания личинок: растения, жидкая и полужидкая среда) показал, что строение яйцеклада изученных видов Scathophagidae в целом соответствует двум эволюционным состояниям развития скелета и мускулатуры.

У самок большинства видов с растительноядными личинками яйцеклад удлинённый, с дистально расположенным проктигером (делиноидный тип); 7-й сегмент практически слит и образует склеротизованный конус, тергостеральная мускулатура этого сегмента редуцирована, вентральная часть сегмента (аподема и киль 7-го стернита с мощной мускулатурой) в той или иной степени усилена, тергит и стернит 8-го сегмента сближены.

У самок, откладывающих яйца в полужидкую среду, яйцеклад укороченный, со смещенным дорсально в разной степени проктигером; 8-й стернит выступает назад за вершину 8-го тергита (скатофагоидный тип). Тергит и стернит 7-го сегмента не слиты, между ними имеется значительный мембранозный участок, тергостеральная

мускулатура 7-го сегмента хорошо развита, 7-й стернит не усилен, места прикрепления мышц 8-го тергита изменены в связи со смещением проктигера.

На основе сравнительно-морфологического анализа яйцеклада с учетом мускулатуры предложена схема возможных путей морфогенеза яйцеклада в семействе с предположением первичности яйцеклада делиноидного типа строения, т.е. первичности фитофагии личинок в сем. Scathophagidae.

По результатам сравнительно-морфологического анализа яйцеклада предпочтительно принять классификацию Scathophagidae Хакмана [Hackman, 1956]. Система Коллина [Collin, 1958] и ее варианты, поддержанные Вокеротом [Vockeroth, 1987] и де Йонгом [de Jong, 2000] во многом не согласуются с типами строения яйцеклада.

ВЫВОДЫ

1. Фауна семейства Scathophagidae европейской части России представлена 85 видами из 30 родов, включенными в аннотированный список.
2. Проведенный зоогеографический анализ выявил, что основное ядро фауны европейской части России составляет население арктической и бореальной зоны. Представители семейства Scathophagidae юго-востока европейской части России предпочитают аazonальные и интразональные для северных пустынь, степей и лесостепей увлажненные биотопы. Для Scathophagidae европейской части России выделено 24 основных типа видовых ареалов. Кроме того, предположительно определены области видообразования некоторых родов. Так, в пределах Евксинской области видообразования рода *Norellisoma* сосредоточено большинство кавказских видов, обособившихся из аркто-бореомонтанного рода за счет ледниковой изоляции.
3. Сравнительно-морфологический анализ скелета и мускулатуры яйцеклада показал, что строение яйцеклада изученных видов Scathophagidae в целом соответствует двум эволюционным состояниям развития скелета и мускулатуры (делиноидный и скатофагоидный типы).
4. Выявлена зависимость строения яйцеклада самок от особенностей субстрата для откладки яиц (растения, жидкая и полужидкая среда) и образа жизни личинок (фитофаги, хищники и сапрофаги). Переход личинок в другую трофическую группу связан с формированием новых адаптаций, включающих длину яйцеклада, положение проктигера, 8-го стернита, развитие склеритов и мышц.
5. Построены морфоадаптационные ряды эволюционных преобразований яйцеклада и предложена схема возможных путей его морфогенеза в семействе с предположением первичности яйцеклада делиноидного типа строения, т.е. первичности фитофагии личинок в сем. Scathophagidae.
6. По результатам сравнительно-морфологического анализа яйцеклада подтверждена и верифицирована классификация Scathophagidae Хакмана [Hackman, 1956].

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Овчинников, А.Н. Морфология яйцекладов двукрылых сем. Scathophagidae (Diptera) в связи с их биологией / А.Н. Овчинников // Энтомологическое обозрение. – 2009. – Т. 88, вып. 2. – С. 314–328.

Овчинников, А.Н. Мускулатура яйцеклада двукрылых сем. Scathophagidae (Diptera) в связи с образом жизни личинок / А.Н. Овчинников, О.Г. Овчинникова // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2012. – Т. 8, вып. 2. – С. 311–315, цв. табл. 17–20.

Ovchinnikov, A. N. Data on the fauna of Scathophagidae (Diptera) of the Volga Region / А.Н. Овчинников // Russian Entomological Journal. – 2003. – V. 12, № 4. – P. 421 – 423.

Овчинников, А. Н. К фауне двукрылых Scathophagidae (Diptera) Саратовской и Оренбургской областей / А.Н. Овчинников // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – 2005. – Вып. 4. – С. 155 – 156.

Овчинников, А. Н. К фауне двукрылых (Diptera) прибрежной зоны озер Кривое и Круглое (Северная Карелия) / А.Н. Овчинников // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: Материалы II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. – Воронеж: Воронежский государственный университет. – 2004. – С. 118 – 121.

Овчинников, А. Н. Зоогеографический анализ фауны сем. Scathophagidae (Diptera) средней полосы и юга европейской части России / А.Н. Овчинников // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества – Краснодар. – 2007. – С. 261 – 262.

Овчинников, А. Н. Сравнительный анализ строения яйцекладов двукрылых семейства Scathophagidae (Diptera, Insecta) / А.Н. Овчинников // Отчетная научная сессия по итогам работ 2007 г. Тезисы докладов. Зоологический институт Российской академии наук. – Санкт-Петербург. – 2008. – С. 35 – 37.

Овчинников, А.Н. Мускулатура яйцеклада двукрылых семейства Scathophagidae (Diptera) в связи со средой обитания личинок / А.Н. Овчинников // Отчетная научная сессия по итогам работ 2012 г. Тезисы докладов. Зоологический институт Российской академии наук. – Санкт-Петербург. – 2013. – С. 25 – 26.