

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АНТЕННАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ
CISTOGASTER GLOBOSA (FABRICIUS, 1775) И *CYLINDROMYIA INTERRUPTA* (MEIGEN, 1824)
(DIPTERA: TACHINIDAE)

© 2021

Аксёненко Е.В.¹, Кондратьева А.М.²¹Воронежский государственный университет (г. Воронеж, Российская Федерация)²Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии
(г. Воронеж, Российская Федерация)

Аннотация. Работа посвящена описанию ультраструктурной организации антеннальных сенсилл у двух видов мух-тахин (Diptera: Tachinidae). Для этого усики имаго мух *Cistogaster globosa* (Fabricius, 1775) и *Cylindromyia interrupta* (Meigen, 1824) были исследованы с помощью методов сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Выбор антенн в качестве структур для изучения органов рецептуры объясняется тем, что у насекомых они являются основным местом локализации сенсилл. А у короткоусых круглошовных двукрылых (Brachycera-Cyclorhapha), к которым относится и семейство Tachinidae, к тому же наблюдается высокая степень олигомеризации члеников антенн, обуславливающая концентрацию сенсилл на вершинном членике. Большинство антеннальных сенсилл представляет собой морфологически независимые элементарные сенсорные образования. Каждый тип подобных сенсорных образований отвечает за одну или несколько функций. В результате проведенного анализа антенн двух видов тахин были выявлены три типа сенсилл (трихоидные, базиконические и целококонические). У тахины *Cistogaster globosa* обнаружены трихоидные и базиконические сенсиллы, а у *Cylindromyia interrupta* – трихоидные и целококонические сенсиллы. У обоих видов тахин на антенных элементах обнаружено также большое количество микротрихий. В статье приводятся оригинальные СЭМ-снимки выявленных элементов ультраструктурной организации сенсорной системы тахин, показана их локализация и количество на единицу площади. Полученные данные расширяют представление о роли этих морфологических структур в ориентировании тахин при реализации репродуктивной стратегии: поиск полового партнёра, поиск местообитания потенциального хозяина и поиск хозяина.

Ключевые слова: тахины; фазиины; Tachinidae; Phasiinae; *Cistogaster globosa*; *Cylindromyia interrupta*; сенсиллы; сенсорные органы; антенны; усики; хеморецепция; микротрихии; ориентирование; поиск хозяев; паразитоиды.

ULTRASTRUCTURE OF ANTENNAL SENSILLA
OF *CISTOGASTER GLOBOSA* (FABRICIUS, 1775) AND *CYLINDROMYIA INTERRUPTA*
(MEIGEN, 1824) (DIPTERA: TACHINIDAE)

© 2021

Aksenenko E.V.¹, Kondratyeva A.M.²¹Voronezh State University (Voronezh, Russian Federation)²All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology (Voronezh, Russian Federation)

Abstract. The paper describes the ultrastructure of antennal sensilla among two species of tachinid flies (Diptera: Tachinidae). For this purpose, the antennae of the adult flies *Cistogaster globosa* (Fabricius, 1775) and *Cylindromyia interrupta* (Meigen, 1824) were examined using a scanning electron microscope (SEM). The choice of antennae as structures for studying the receptor organs is explained by the fact that among insects they are the main site of sensilla localization. There is also a high degree of oligomerization of the antenna segments, which determines the concentration of sensilla on the apical segment in the short-tied circular-seam Diptera (Brachycera-Cyclorhapha), to which the family Tachinidae also belongs. Most of antennal sensilla are morphologically independent elementary sensory formations. Each type of such sensory formations is responsible for one or more functions. Three types of sensilla were identified (trichoid, basiconic and coeloconical) as a result of the analysis of two tachinid species antennae. Trichoid and basiconic sensilla were found among the tachinid fly *Cistogaster globosa*, and trichoid and coeloconical sensilla were found among *Cylindromyia interrupta*. A large number of microtrichia was also found on the antenna elements in both tachinid species. Original SEM-images of the ultrastructural organization of the tachinid sensory system are provided; their localization and number per unit area are shown. The obtained data expand our understanding of the role of these morphological structures in the orientation of tachinid fly in the implementation of the reproductive strategy: search for a sexual partner, search for a potential host habitat, and search for a host.

Keywords: Tachinidae; Phasiinae; *Cistogaster globosa*; *Cylindromyia interrupta*; sensilla; sensory organs; antennae; chemoreception; microtrichia; orientation; search for hosts; parasitoids.

Введение

В ходе своего исторического развития членистоногие, включая огромную группу насекомых, адаптировались к различным условиям окружающей среды. И одной из важных особенностей таких адаптаций является способность к восприятию различных химических и физических стимулов. Эти механизмы у насекомых обеспечиваются за счёт наличия специфических сенсорных структур – сенсилл, которые способны воспринимать энергию внешних стимулов. В качестве ответной реакции на такие стимулы-раздражители активируются нервные клетки, которые, в свою очередь, передают в центральную нервную систему информацию о характере этой стимуляции. Сенсиллы различаются морфологически и по месту локализации на теле насекомого. Большинство сенсорных образований у насекомых, как правило, приходится на головную тагму и, в частности, на антенны (усики). Известно, что каждый тип сенсилл может отвечать за одну или несколько функций. В связи с чем принято выделять: механорецепторы, хеморецепторы, гигрорецепторы, терморецепторы, рецепторы CO₂ [1, с. 141].

При рассмотрении вопросов паразито-хозяйственных отношений между видами, а также особенностей репродуктивной стратегии насекомых-паразитов, особый интерес связан с изучением хеморецепторов. Этот тип сенсилл, по сути, представляет собой некий интерфейс между внешней и внутренней средой насекомых – улавливает соответствующие стимулы и направляет их в нервную систему. В качестве ответа активируются определённые поведенческие реакции: выбор полового партнёра для спаривания, поиск и выбор местобитания хозяина, выбор подходящего для откладки половой продукции хозяина [1, с. 141; 2, с. 27–38].

Исследование ультраструктурной организации сенсилл является важной задачей современной морфологии насекомых, так как способно помочь понять сложные физиологические механизмы связей между различными видами в экосистемах.

За последние десятилетия накопилось большое количество работ, посвящённых изучению ультраструктурной организации сенсорных образований насекомых. Однако некоторые группы из них затронуты исследованиями лишь частично. Например, мухитахины (Tachinidae) – семейство двукрылых насекомых, представители которого на личиночной стадии являются паразитоидами членистоногих. Изучению тонкой морфологии сенсилл тахин посвящено лишь небольшое количество работ [3–6]. И практически отсутствуют подобные исследования по подсемейству Phasiinae [7; 8], которое объединяет виды, связанные паразито-хозяйственными отношениями с полужесткокрылыми насекомыми (Heteroptera).

Цель и объекты исследования

Целью работы является изучение особенностей ультраструктурной организации сенсорных образований на примере двух широко распространённых видов тахин – *Cistogaster globosa* (Fabricius, 1775) и *Cylindromyia interrupta* (Meigen, 1824). Ареал *Cistogaster globosa* охватывает большую часть Палеарктики и относится к суператлантическому бореально-суббореальному поясно-секторному типу. *Cylindromyia interrupta* в своём распространении характеризуется как голарктический бореально-субтропический вид [9, с. 166, 180; 10; 11, с. 218; 12, с. 507, 540]. В регионе изучения оба вида являются обычными [13–15; 16, с. 305–307].

Материал и методы исследований

Основой для работы послужил собственный оригинальный материал, который авторы собрали в период 2009–2012 гг. на территории Воронежской области [17]. Материал был собран с использованием стандартных энтомологических методов. Имаго тахин были отловлены с цветущих растений и помещены в коллекционный фонд кафедры зоологии и паразитологии Воронежского государственного университета. Из этого имеющегося материала были отобраны наиболее подходящие экземпляры для дальнейшей работы на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ).

Подготовка препаратов для СЭМ-микроскопии также осуществлялась по стандартным методикам [18, с. 40–41; 19, с. 5; 20, с. 18–19; 1, с. 143–144]. Первичная подготовка материала проводилась в лаборатории кафедры зоологии и паразитологии. У насекомых под микроскопом (МБС-10) с помощью острого лезвия были отделены головные тагмы. Они были аккуратно промыты в 70% растворе этанола. После сушки головные тагмы с помощью специальной клейкой ленты были прикреплены к держателю. После этого материал был передан для напыления катионами золота. Готовые образцы, подготовленные таким образом, изучались с использованием сканирующего электронного микроскопа JSM–6380LV на базе Центра коллективного пользования научным оборудованием Воронежского государственного университета.

Отработанные образцы и полученные в ходе работы на сканирующем электронном микроскопе оригинальные фотоснимки хранятся в частной коллекции первого автора данной статьи.

Результаты исследований и их обсуждение

Методом сканирующей электронной микроскопии были получены фотографии сенсорных образований антенн тахин *Cistogaster globosa* и *Cylindromyia interrupta* (рис. 1, 2). Головная тагма этих видов имеет типичное для короткоусых круглошовных двукрылых насекомых строение. Антенны (усики) тахин состоят из следующих частей: скапус (основной членик), педицель (второй членик) и флагеллум (жгутик). У тахин, как и других высших двукрылых, первый сегмент жгутика (третий сегмент антенны) принято обозначать как первый флагелломер. Остальные сегменты редуцированы и видоизменены в аристу (нитевидный придаток). Скапус у этих насекомых короткий [21, с. 10–12].

***Cistogaster globosa* (Fabricius, 1775).** Глаза занимают ½ часть головы. Лицо книзу расширяется (рис. 1: *a*). Длина первого флагелломера антенны не менее чем в 1,5 раза больше его ширины и длины педицели. Ариста в основной трети утолщённая, располагается в основной части первого флагелломера на дорсальной стороне (рис. 1: *b*). Скапус короткий, усеян множеством микротрихий (рис. 1: *c*). Педицель длиннее скапуса и покрыт трихоидными сенсиллами различной длины (рис. 1: *d*). Поверхность первого флагелломера несёт множество базиконических сенсилл, окружённых микротрихиями (рис. 1: *e*). Все членики аристы покрыты микротрихиями. Первый членик окружён кольцом волосков в один ряд. На втором членике располагаются три ряда волосков, на третьем членике – множество рядов волосков (рис. 1: *f*).

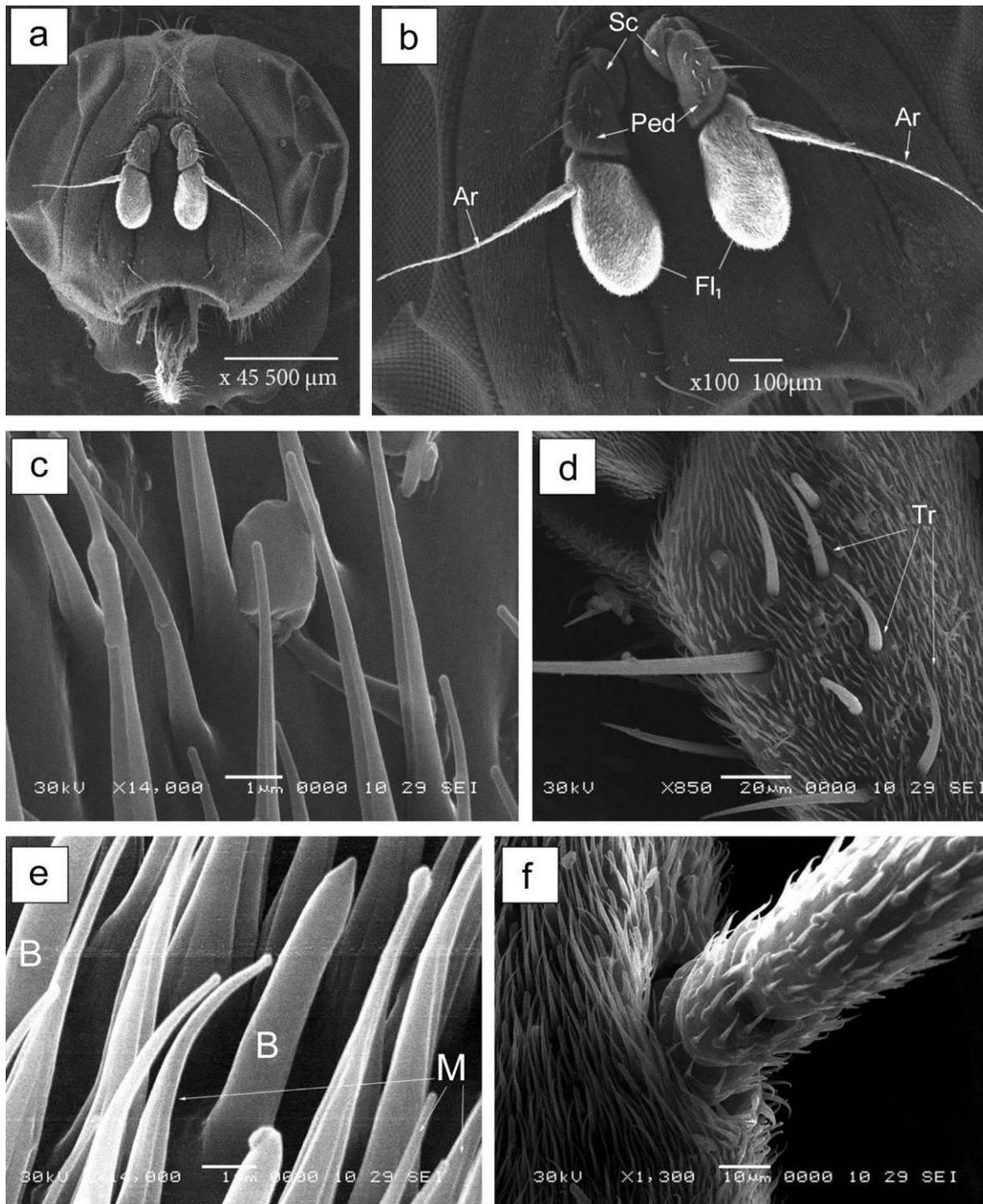


Рисунок 1 – Сенсорные образования антенн тахины *Cistogaster globosa*: *a* – общий вид головной тагмы; *b* – общий вид антенн (*Sc* – скапус, *Ped* – педицель, *Fl₁* – первый флагелломер, *Ar* – ариста); *c* – фрагмент поверхности скапуса с микротрихиями; *d* – поверхность педицеля с трихоидными сенсиллами (*Tr*); *e* – фрагмент поверхности первого флагелломера (*B* – базиконическая сенсилла, *M* – микротрихии); *f* – основание аристы

Cylindromyia interrupta (Meigen, 1824). Глаза занимают 1/2 часть головы. Лицо книзу слабо расширяется. Длина третьего членика антенны не более чем в два раза больше его ширины и примерно в 1,5 раза длиннее второго членика. Третий членик антенны удлинённо-овальный. Ариста в основной половине утолщённая, располагается в основной части первого флагелломера на дорсальной стороне (рис. 2: *a*). Поверхность скапуса несёт трихоидные сенсиллы, окружённые множеством микротрихий (рис. 2: *b*). Педицель с заметным расширением и утолщением на

вершине, несёт трихоидные сенсиллы (рис. 2: *c*). Поверхность первого флагелломера покрыта множеством микротрихий, несёт трихоидные (рис. 2: *e*) и целококонические (рис. 2: *d, f*) сенсиллы. На поверхности первого флагелломера нами отмечены целококонические сенсиллы двух типов. Первые относительно короткие с постепенным расширением в направлении к срединной части, имеют более узкую форму (рис. 2: *g*). Вторые – заострены на вершине. Ариста покрыта микротрихиями (рис. 2: *h*) и изрезана бороздками.

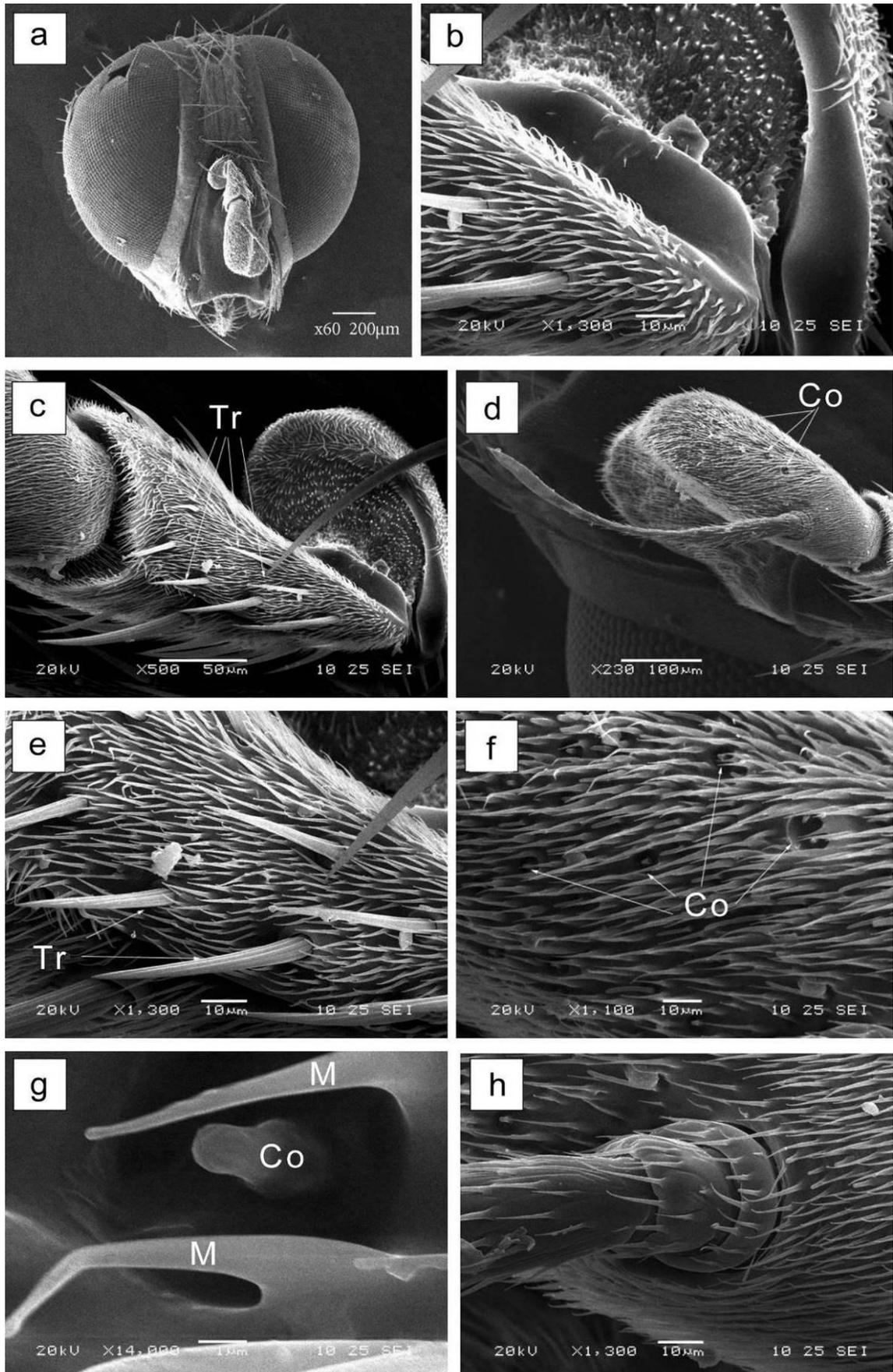


Рисунок 2 – Сенсорные образования антенн тахины *Cylindromyia interrupta*: *a* – общий вид головной тагмы; *b* – поверхность скапуса; *c* – поверхность педицеля с трихоидными сенсиллами (*Tr*); *d* – общий вид флагеллума с целоконическими сенсиллами (*Co*); *e* – поверхность первого флагелломера с трихоидными сенсиллами; *f* – поверхность первого флагелломера с целоконическими сенсиллами (*Co*), расположенными среди микротрихий; *g* – целоконическая сенсилла (*Co*) и микротрихии (*M*) на первом флагелломере; *h* – основание аристы

Среди обонятельных сенсилл трихоидные и базиконические являются наиболее распространённым типом. Целоконические сенсиллы, наоборот, относятся к более редкому типу, и, как правило, их количество на антеннах насекомых невелико [19, с. 15–16]. Микротрихии, которые встречаются у изученных видов в большом количестве, представляют собой волоски, которые не имеют подвижного сочленения с кутикулой [19, с. 20]. Чувствующим элементом сенсилл является так называемая биполярная рецепторная (первичночувствующая) клетка, которая воспринимает энергию внешнего стимула-раздражителя с помощью дендрита (периферический отросток) и передаёт в виде импульсов по аксону (центральный отросток) в ганглии центральной нервной системы [19, с. 8]. В кутикуле обонятельных сенсилл имеются поровые каналы, от которых в полость волосков отходят поровые трубки [19, с. 11–12]. Они и обеспечивают эффективную работу этого типа сенсилл.

У всех тахин, включая виды *Cistogaster globosa* и *Cylindromyia interrupta*, хеморецепция имеет важное значение при поиске местообитаний насекомых-хозяев и самих хозяев (в данном случае – клопов).

Заключение

Таким образом, в ходе исследования тонкой морфологии антеннальных сенсилл у тахин *Cistogaster globosa* и *Cylindromyia interrupta* удалось выявить основные черты организации этих сенсорных образований. Высокая степень олигомеризации члеников антенн представителей семейства Tachinidae стала причиной концентрации обонятельных сенсилл на вершинном членике. Скапус и педицель у изученных видов тахин несут трихоидные сенсиллы различной длины. На поверхности первого флагелломера у *Cistogaster globosa* выявлены базиконических сенсиллы, а у *Cylindromyia interrupta* – трихоидные и целоконические сенсиллы. Наличие большого количества сенсилл указывает на важную роль этих сенсорных образований в хеморецепции и поведении этой группы двукрылых насекомых. Полученные данные позволяют лучше понять поведение этих видов тахин в аспекте репродуктивной стратегии.

Благодарности

Авторы выражают признательность доктору биологических наук, профессору С.Ю. Чайке (МГУ им. М.В. Ломоносова) за оказанные консультации при изучении сенсилл, а также доктору биологических наук, профессору С.П. Гапонову (ВГУ) за помощь в проведении исследований.

Список литературы:

1. Santos A.A., Wanderley-Teixeira V., Cruz G.S., Navarro D.M.A.F., Alves L.C., Brayner F.A., Teixeira A.A.C. Ultrastructure of the antennal sensilla of *Alabama argillacea* (Hübner, 1823) (Lepidoptera: Erebididae) // Revista Brasileira de Entomologia. 2019. № 63. P. 141–148.
2. Виктор Г.А. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука, 1976. 152 с.
3. Giangliuliani G., Lucchi A., Vinson S.B., Bin F. External anatomy of adult antennal sensilla of the fly, *Trichopoda pennipes* F. (Diptera: Tachinidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. 1994. № 23 (2). P. 105–113.

4. Rahal Y., Barry P., Hawlitzky N., Renou M. Antennal olfactory sensilla of the parasitoid fly, *Pseudoperichaeta nigrolineata* Walker (Diptera: Tachinidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. 1996. Vol. 25, iss. 1–2. P. 145–152.

5. Abouzied E.M. Ultrastructure of the sensory organs of male *Exorista* sp. (Diptera: Tachinidae) collected from Al-Baha, KSA // Bulletin of the Entomological Society of Egypt. 2008. Vol. 85. P. 13–28.

6. Liu X., Zhang M., Shi J., Li K., Zhang D. Ultrastructure of antennal sensilla of a parasitoid fly, *Pales pavida* Meigen (Diptera: Tachinidae) // Micron. 2013. № 54–55. P. 36–42.

7. Аксёненко Е.В., Гапонов С.П. Ультраструктурная организация антеннальных сенсилл *Gymnosoma nudifrons* Herting, 1966 (Diptera: Tachinidae: Phasiinae) // Современные проблемы зоологии, паразитологии и гидробиологии: мат-лы IX науч. конф. с междунар. участием, посв. 125-летию со дня рожд. проф. И.И. Барабаш-Никифорова (г. Воронеж, 6 декабря 2019 г.). Воронеж: Цифровая полиграфия, 2019. С. 6–10.

8. Roh G.H., Lee Y.J., Park Ch. Morphology and distribution of antennal sensilla in a parasitoid fly, *Gymnosoma rotundatum* (Diptera: Tachinidae) // Microscopy Research and Technique. 2020. Vol. 83, iss. 6. P. 589–596.

9. Herting B. Catalogue of Palearctic Tachinidae (Diptera) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie). 1984. Nr. 369. 228 s.

10. Richter V.A. Holarctic and endemic genera of tachinids (Diptera, Tachinidae) in Palearctic fauna: distribution patterns // International Journal of Dipterological Research. 1995. Vol. 6. P. 55–69.

11. O'Hara J.E., Wood D.M. Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America North of Mexico // Memoirs on Entomology, International. 2004. Vol. 18. 410 p.

12. Cerretti P. I tachinidi della fauna italiana (Diptera Tachinidae) con chiave interattiva dei generi ovest-paleartici // Centro Nazionale Biodiversità Forestale. Cierre Edizioni, Verona. 2010. Vol. 1. 573 p.

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

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

15. Хицова Л.Н., Голуб В.Б. К познанию биологии *Cistogaster globosa* (Fabricius, 1775) (Diptera, Tachinidae, Phasiinae), паразита некоторых полужесткокрылых (Heteroptera) в условиях среднерусской лесостепи // Успехи современного естествознания. 2014. № 12. С. 43–46.

16. Хицова Л.Н. Тахины (Diptera: Tachinidae) Восточно-Европейской (Русской) равнины (эколого-фаунистический срез). Воронеж: Научная книга, 2019. 382 с.

17. Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 224 с.

18. Чайка С.Ю., Синицина Е.Е. Сенсорные органы нижней губы и антенн водных клопов (Heteroptera) // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 78, вып. 1. С. 40–48.

19. Синицина Е.Е., Чайка С.Ю. Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых. М.: Изд-во МГУ, 2006. 344 с.

20. Xiangqun Y., Ke G., Feng Y., Yalin Z. Ultrastructure of antennal sensilla of four skipper butterflies in *Paranara* sp. and *Pelopidas* sp. (Lepidoptera, Hesperidae) // ZooKeys. 2014. № 399. P. 17–27.

21. Нарчук Э.П. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны) // Труды Зоологического ин-та РАН. 2003. Т. 294. 250 с.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Аксёненко Евгений Васильевич, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и паразитологии; Воронежский государственный университет (г. Воронеж, Российская Федерация). E-mail: entoma@mail.ru.</p> <p>Кондратьева Анна Михайловна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела лесной генетики и биотехнологии; Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии (г. Воронеж, Российская Федерация). E-mail: knyuta_2007@mail.ru.</p>	<p>Aksenenko Evgeniy Vasilyevich, candidate of biological sciences, associate professor of Zoology and Parasitology Department; Voronezh State University (Voronezh, Russian Federation). E-mail: entoma@mail.ru.</p> <p>Kondratyeva Anna Mikhailovna, candidate of biological sciences, senior researcher of Forest Genetics and Biotechnology Department; All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology (Voronezh, Russian Federation). E-mail: knyuta_2007@mail.ru.</p>

Для цитирования:

Аксёненко Е.В., Кондратьева А.М. Ультраструктурная организация антеннальных сенсилл *Cistogaster globosa* (Fabricius, 1775) и *Cylindromyia interrupta* (Meigen, 1824) (Diptera: Tachinidae) // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 1. С. 14–19. DOI: 10.17816/snv2021101101.