

**НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ
ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ЛИЧИНОК
ВЫСШИХ МИЦЕТОФИЛОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ
(DIPTERA, MUSCETOPHILOIDEA)**

А. И. Зайцев

Исследована морфология пищеварительной системы личинок 8 видов грибных комаров из семейства *Muscetophilidae*. Адаптивные особенности строения средней кишки и слюнных желез отражают изменение трофической специализации и связаны с основным направлением адаптогенеза личинок мицетофилоидных двукрылых. Удлинение пищевода и задней кишки, особое расположение средней кишки у некоторых форм непосредственно не связаны с типом питания и носят характер частных адаптаций.

The morphology of digestive system of 8 species of fungus gnats larvae *Muscetophiloidea* has been studied. The adaptive peculiarities of the midgut and salivary glands structure reflect the modification of trophic specialization and connect with the main direction of adaptogenesis of fungus gnats larvae. The lengthening of oesophagus and hindgut, special situation of midgut in some forms are not connected with nutrition type and have a nature of particular adaptations.

Одна из основных, определяющих тенденций в эволюции двукрылых надсемейства *Muscetophiloidea* — совершенствование трофических связей личинок, которое выразилось в переходе к питанию наиболее калорийными частями плодовых тел грибов [5]. В соответствии с теорией эктогенетической адаптивной эволюции [6], приспособительные изменения возникают лишь в тех эктосоматических органах, которые находятся в непосредственном функциональном отношении к изменившимся условиям среды (в данном случае — к пище). Ярким примером таких адаптивных признаков служит структура высокоспециализированного ротового аппарата личинок мицетофилоидей. Формирование таких структур, достаточно хорошо известных по ряду работ [1, 9, 10, 12, 14, 16], связано с совершенствованием мицетофагии, в частности с увеличением количества поглощаемой пищевой массы. Но изменение трофической специализации не могло не сказаться также на функционировании и структуре пищеварительной системы. Между тем сведения по этому вопросу крайне фрагментарны, а имеющиеся в литературе данные [12, 15] касаются морфологии очень ограниченного числа видов мицетофилоидей.

Мы попытались составить морфологические характеристики различных частей пищеварительного тракта личинок высших мицетофилоидей. При этом попутно рассматриваются некоторые особенности строения органов выделения (мальпигиевых сосудов), которые функционально и морфологически связаны с пищеварительной системой.

В число объектов, выбранных для исследований, были включены представители различных систематических групп *Muscetophiloidea*, которые принадлежат к основным морфо-экологическим категориям. Из открыто живущих форм рассмотрены личинки *Mycomya marginata* (Meig.) (подсемейство *Sciophilinae*, триба *Mycomyini*), *Leptomorphus quadrimaculatus* (Matsumura), *Sciophila rufa* Meig. (подсемейство *Sciophilinae*, триба *Sciophilini*), *Leia bifasciata* (Gimth.) (подсемейство *Sciophilinae*, триба *Leiini*), *Phronia* sp., *Epicypa aterrima* (Zett.) (подсемейство *Muscetophilinae*, триба, *Muscetophilini*). Из форм, обитающих внутри плодовых тел и спороношений различных грибов, исследованы личинки *Brachypeza armata* Winn. (подсемейство *Muscetophilinae*,

триба Exechiini) и *Mycetophila adumbrata* (Zett.) (подсемейство *Mycetophilinae*, триба *Mycetophilini*).

Экологическая характеристика личинок

Изученные личинки являются представителями основных трофических групп [11]: мицетофагов, зоофагов и сапромицетофагов.

Личинки *L. quadrimaculatus*, обитающие на поверхности резупинатных плодовых тел дереворазрушающих грибов (например, *Stegium* sp.), обладают сильно удлинённым, веретеновидным телом с пигментированными покровами. Передвигаются по блестящим пленчатым тяжам, образующим благодаря соединению их с помощью тонких паутиновидных нитей сложную обширную систему. При передвижении личинки совершают постоянные колебательные движения головой. Питаются, по-видимому, спороносной тканью грибов, на которых обитают. Куколка свободная. Перед окукливанием личинка подвешивается на тонкой шелковистой нити вниз головой.

Преимагинальные стадии *S. rufa* связаны в своем развитии с поверхностью гименофора плодовых тел *Fomes fomentarius* (Fr.) Gill. Удлиненные веретеновидные личинки, имеющие пигментированную кутикулу, встречаются, как правило, группами под паутиновидным покровом, образованным из застывшего секрета слюнных желез. Голова личинок очень подвижная. Питаются спороносной тканью живых карпофоров. Перед окукливанием личинки формируют пергаментобразный кокон белого цвета.

Личинки *V. armata* — специализированные мицетобионты, развивающиеся внутри мясистых карпофоров грибов рода *Pleurotus*. Тело удлиненно-цилиндрическое, покровы тонкие. Как и для других личинок, питающихся тканями быстро разлагающихся плодовых тел шляпочных грибов, характерны сокращенные сроки развития. По мере разложения гриба взрослые личинки покидают его и окукливаются в почве или во мху внутри беловатых, довольно плотных коконов.

Развитие личинок *M. adumbrata* протекает внутри головчатых спороношений миксомицетов *Fuligo* sp. Особенности биологии близки к такому *V. armata*. Для окукливания взрослые личинки уходят в почву, где образуют довольно рыхлые светлые коконы.

Личинки *M. marginata* развиваются на поверхности древесины стволов хвойных пород, покрытых плесенью и лежащих на поверхности почвы. Передвигаются по небольшим слизистым тяжам, которые формируются из выделений слюнных желез. Тело личинок удлиненное, покровы слабо склеротизованные, полупрозрачные. Куколка свободная, с сильно склеротизованными интегументами, с помощью короткой шелковистой нити прикрепляется к субстрату. Тип питания — зоофагия.

Личинки *L. bifasciata* развиваются на нижней стороне кусков древесины, лежащих на земле и покрытых плесенью, имеют удлиненное тело со слабо склеротизованными покровами. Передвигаются по небольшим слизистым тяжам. Питание, вероятно, смешанное (зоомицетофагия). Личинки перед окукливанием не формируют кокона, куколка свободная.

Личинки *Rhognia* sp. развиваются на поверхности очень влажной древесины с налетом плесени. Их укороченное, выпуклое тело покрыто сверху темным конусовидным круглым щитом. По питанию, вероятно, сапромицетофаги. Личинки окукливаются в белых плотных коконах, которые располагаются в щелях или углублениях древесины.

Преимагинальные стадии *E. aterrima* связаны с сильно увлажненными поверхностями древесины, как правило, с грибным налетом. Личинки имеют сильно укороченное, расширенное тело, покрытое бурым слизистым веществом, благодаря чему они напоминают капли влаги. Перед окукливанием это слизистое покрытие затвердевает и плотно прикрепляется к древесине. По питанию личинки, вероятно, сапромицетофаги.

Морфология пищеварительного тракта

Общие особенности строения пищеварительной системы мицетофилоидей, являющиеся отражением систематической однородности данной группы, рассмотрены нами ранее [2]. Поэтому здесь главное внимание уделяется особенностям, свойственным личинкам с различными типами питания.

Пищевод. У большинства личинок пищевод представляет собой хорошо обособленную короткую тонкую трубку. У некоторых низших форм (семейство Keroplattidae), специализировавшихся в направлении зоофагии, пищевод довольно сильно расширен и удлиннен [2]. Кроме того, заметно удлинненный пищевод характерен для личинок представителей трибы Sciophilini (рис. 1, А, В). В данном случае удлинение пищевода, вероятно, связано с удлиннением сегментов грудного отдела. Последнее обстоятельство связано с большой подвижностью головы, что особенно характерно для личинок комаров рода *Leptomorphus*.

Кардиальная сумка. Этот передний отдел средней кишки хорошо развит у всех личинок мицетофилоидных двукрылых. По мнению боль-

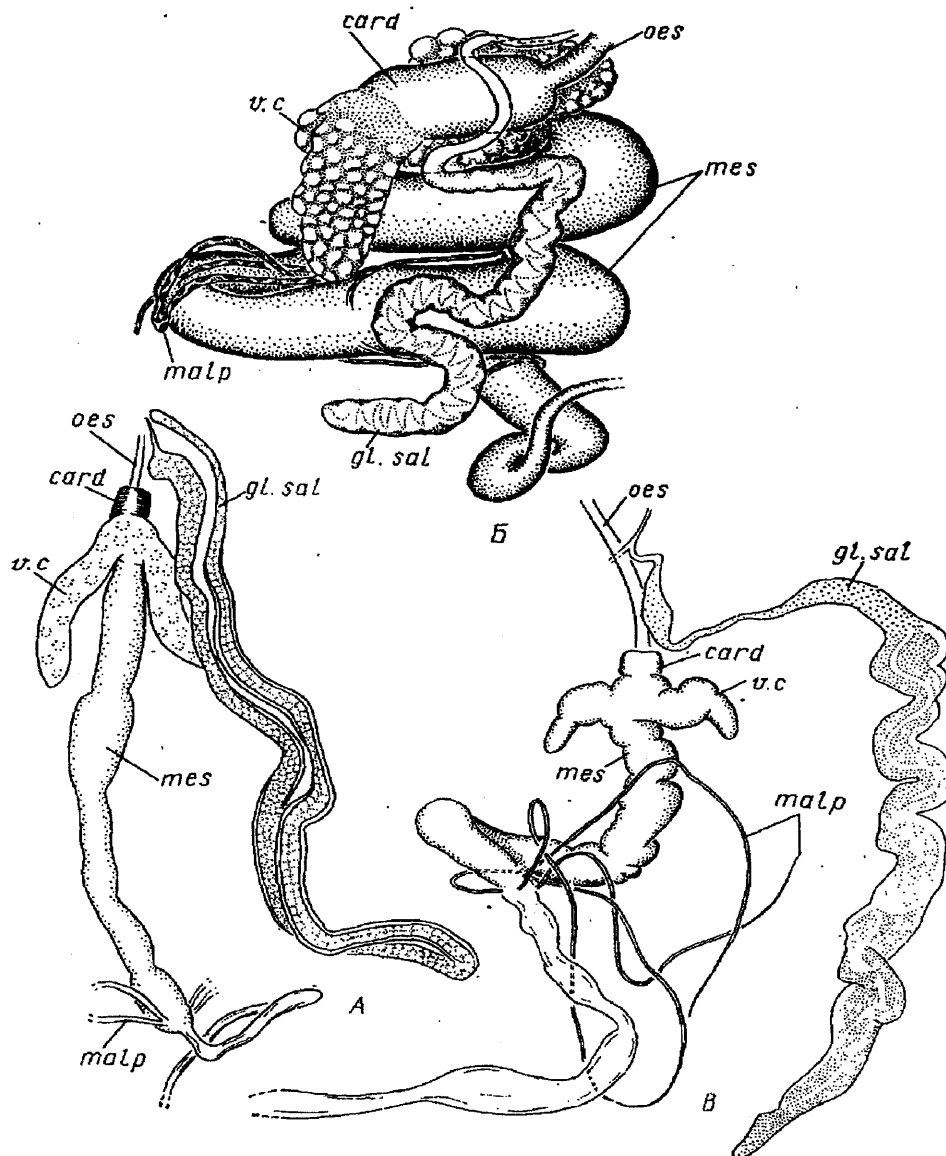


Рис. 1. Пищеварительная система личинок *Sciophila rufa* (А), *Epicypta aterrima* (Б), *Leptomorphus quadrimaculatus* (В): *card* — кардиальная сумка, *gl. sal* — слюнная железа, *malp* — мальпигиевы сосуды, *mes* — средняя кишка, *oes* — пищевод, *v. c* — слепой вырост

шинства энтомологов [7, 13, 17, 19], кардиальная сумка функционально связана с кардиальным клапаном, расположенным внутри нее и участвующим в образовании перитрофической мембраны. У некоторых форм (например, личинки *S. rufa*, см. рис. 1, А) кардиальная сумка коротко-цилиндрическая, у большинства же она слегка удлиненно-цилиндрическая. Как правило, на поверхности хорошо заметна поперечная кольцевая исчерченность. Наибольшими размерами отличается кардиальная сумка личинок *E. aterrima* (см. рис. 1, Б). Высказывалось предположение [3], что удлинение кардиальной сумки приводит к увеличению поверхности, секретирующей перитрофическую мембрану, к возрастанию скорости ее роста. Это связывается с интенсификацией пищеварения при переходе к питанию субстратом, богатым белковыми веществами, и установлено для хищных личинок *Rhagionidae*. Вероятно, достаточно сильное развитие кардиальной сумки у личинок специализированных мицетофагов — *M. adumbrata*, *V. armata* (рис. 2, Б, Г) — и зоофагов — *M. marginata* (рис. 2, В) — также обусловлено необходимостью интенсификации процессов пищеварения при значительном

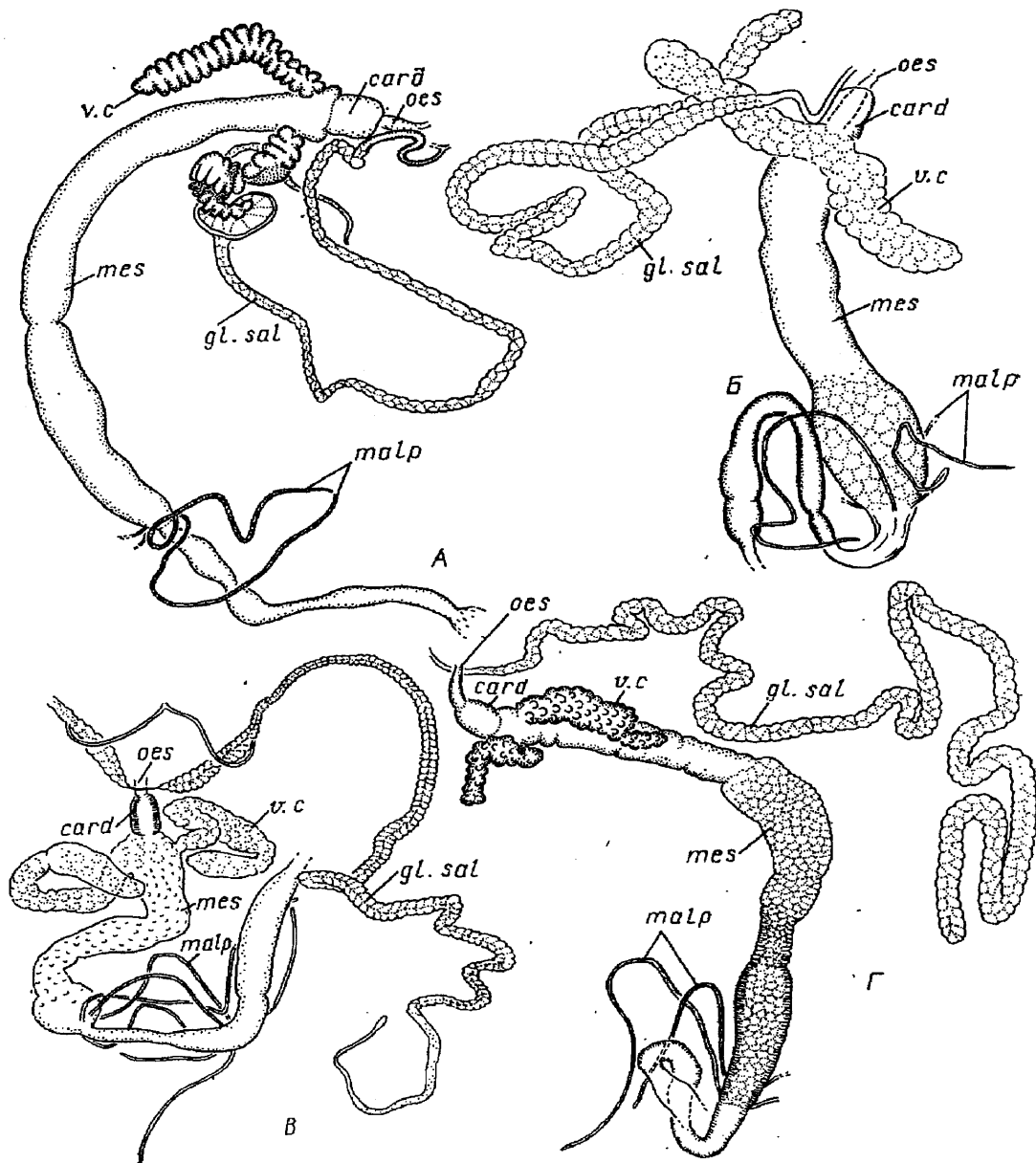


Рис. 2. Пищеварительная система личинок *Leia bifasciata* (А), *Mycetophila adumbrata* (Б), *Mycetophila marginata* (В), *Brachyzeva armata* (Г). Остальные обозначения те же, что на рисунке 1

увеличении количества поглощаемой пищевой массы. На примере представителей систематически близкой группы (семейство *Cecidomyiidae*), личинки которых отличаются значительно большим размахом трофической специализации, чем личинки мицетофилоидей, показано, что формы, питающиеся грибным субстратом, имеют хорошо развитую кардиальную сумку. Личинки-фитофаги кардиальной сумки не имеют [4]. В связи с этим остается неясным, чем обусловлено сильное развитие кардиальной сумки личинок *E. aterrima*, являющихся сапромицетофагами.

Средняя кишка. Данный отдел пищеварительного тракта представлен у большинства личинок мицетофилоидей довольно широкой прямой трубкой, на протяжении которой обычно заметны расширения и перехваты (см. рис. 1, В, 2, В). Как те, так и другие не имеют постоянного характера, и их возникновение связано с процессом продвижения пищевых масс по кишечнику. У личинок *Phgonia* sp. и *E. aterrima* средняя кишка закручена спиралью (см. рис. 1, Б), внутри витков которой располагаются слюнные железы, мальпигиевы сосуды и большая часть задней кишки. Одной из особенностей строения средней кишки личинок мицетофилоидей является наличие парных слепых выростов, отходящих сразу же за кардиальной сумкой. Поверхность их у личинок *S. rufa*, *L. quadrimaculatus* гладкая (см. рис. 1, А, В). Личинки *L. bifasciata* имеют гофрированные слепые выросты (см. рис. 2, А). У большинства личинок мицетофилоидей они снабжены небольшими округлыми выступами (см. рис. 1, Б, 2, Б, Г). У личинок *E. aterrima* и *Phgonia* sp. между расширенными слепыми выростами, с одной из сторон от средней кишки, расположено утолщение, напоминающее дополнительный небольшой слепой вырост. Функциональное значение слепых выростов до настоящего времени неясно. Отмечено [3], что у некоторых личинок в период переваривания пищи полость выростов заполнена жидкостью, близкой по цвету к пищевой массе, и предполагается, что они значительно увеличивают всасывающую поверхность кишечника. По другим данным [8], основанным на гистологических исследованиях, стенки слепых выростов выстланы железистым эпителием, выделяющим пищеварительные ферменты. Независимо от той или иной точки зрения усложнение строения слепых выростов у личинок высших мицетофилоидей (формирование на поверхности округлых выростов, увеличивающих поверхность) можно связать с интенсификацией процессов пищеварения при совершенствовании мицетофагии.

Мальпигиевы сосуды. У личинок всех мицетофилоидных двукрылых четыре тонких мальпигиевых сосуда, которые сначала направляются к переднему отделу тела, а затем поворачивают назад. Апикальные концы их расположены вдоль задней кишки (см. рис. 2, В). У личинок *E. aterrima* и *Phgonia* sp. мальпигиевы сосуды расположены в основном внутри петель средней кишки. У большинства исследованных форм мальпигиевы сосуды изолированно отходят от пилорического отдела средней кишки. Лишь у личинки *S. rufa* они отходят попарно (см. рис. 1, А).

Задняя кишка. Обычно этот отдел пищеварительного тракта слабо дифференцирован по длине. В ряде случаев хорошо заметна поперечная исчерченность. Длина задней кишки у личинок различных представителей *Mycetophilidae* колеблется в значительных пределах. Как правило, она значительно короче средней кишки у форм, обитающих внутри плодовых тел грибов — *M. adumbrata*, *B. agmata* (см. рис. 2, Б, Г). Формы, обитающие открыто, т. е. на поверхностях карпофоров, высших грибов, на древесине, на мицелии плесневых грибов, напротив, характеризуются удлиненной задней кишкой (см. рис. 1, Б, В, 2, В), которая по длине равна средней кишке или даже длиннее ее. Так, сильно удлиненная задняя кишка *E. aterrima* образует петлю, которая направляется к переднему отделу тела и расположена внутри витков спирально

скрученной средней кишки. Подобное удлинение задней кишки у наземных насекомых, важнейшей функцией которой является удаление воды из фекальных масс [18, 20], имеет ярко выраженный адаптивный характер, так как способствует более полной реабсорбции воды в условиях дефицита влаги.

Слюнные железы. Чрезвычайно сильное развитие слюнных желез у личинок мицетофилоидей связывают, как правило, с функцией шелкоотделения. В целом можно отметить, что у личинок, плетущих коконы перед окукливанием (например, *M. adumbrata*, *B. argmata*), слюнные железы длинные и широкие. Сильно развиты слюнные железы у форм, которые имеют свободные куколки (*L. quadrimaculatus*), но формируют из секрета слюнных желез сложную систему тяжей, по которым передвигаются личинки. У личинок *S. rufa* значительное развитие слюнных желез обусловлено как формированием защитного паутинообразного покрова, под которым они обитают, так и плетением кокона перед окукливанием. Напротив, слюнные железы относительно слабо развиты у форм, не плетущих коконов и не формирующих сложной системы тяжей для передвижения. Примером могут служить личинки *L. bifasciata* и *M. marginata*.

Для личинок специализированных мицетобионтов (*M. adumbrata*, *B. argmata*), а также форм, близких к ним систематически (*E. aterrima*), характерна расширенная апикальная часть слюнной железы, которая постепенно сужается по направлению к протоку (см. рис. 1, Б, 2, Б, Г). Личинкам *L. quadrimaculatus*, *S. rufa* свойственно заметное расширение слюнных желез, расположенное вблизи протока и являющееся резервуаром для секрета (см. рис. 1, А, В). Четко обособленные резервуары имеются у личинок *M. marginata* (см. рис. 2, В). Таким образом, можно предположить тенденцию к редукции резервуара слюнных желез у личинок, питающихся живыми тканями плодовых тел грибов, и, наоборот, к дифференциации его у форм, переходящих к зоофагии.

Заключение

Анализируя полученные данные, в строении пищеварительной системы личинок высших мицетофилоидных двукрылых можно выделить две группы адаптивных признаков: 1) особенности строения, отражающие изменения трофической специализации; 2) признаки, непосредственно не связанные с типом питания.

К первой группе прежде всего следует отнести адаптивные черты строения средней кишки — наличие четко обособленной кардиальной сумки и формирование выступов на слепых выростах, увеличивающих их общую поверхность. Обе эти особенности связаны с тем, что переход к питанию плодовыми телами шляпочных грибов, весьма питательным, но очень недолговечным субстратом, сопряжен с вынужденным сокращением срока развития личинок. Полноценное личиночное питание могло быть обеспечено в таких условиях за счет резкого увеличения количества поглощаемой пищевой массы. Последнее в ходе эволюции было достигнуто за счет превращения верхних и нижних челюстей в своеобразные режущие структуры. Сопряженными с этими признаками следует считать довольно сильное развитие кардиальной сумки, увеличение размеров которой связывается с интенсификацией образования перитрофической мембраны, а также увеличение поверхности слепых выростов. Кроме того, можно предположить, что с особенностями трофической специализации личинок связаны некоторые черты строения слюнных желез, в частности размеры резервуаров.

Ко второй группе принадлежат признаки, связанные с адаптивным изменением формы тела, а также с особенностями образа жизни личинок. Так, удлинение пищевода у личинок *L. quadrimaculatus* связано с удлинением грудных сегментов тела. Особое расположение средней

кишки (в виде спирали) у личинок *E. aterrima* и *Phronia* sp. сопряжено с укорачиванием и расширением тела, которое связано с вторичным переходом этих форм к открытому образу жизни. Удлиненная задняя кишка свойственна личинкам, ведущим открытый образ жизни независимо от того, был ли этот признак исходным (у личинок представителей подсемейства *Sciophilinae*) или он появился вторично (у личинок мицетофилин, перешедших к открытому образу жизни). В обоих случаях формирование этого адаптивного признака связано с интенсификацией реабсорбции воды при обитании в условиях дефицита влаги. Наконец, к данной группе принадлежат особенности строения слюнных желез, так как выделяемый ими секрет используется для формирования структур, облегчающих передвижение личинок по субстрату (например, система тяжей, по которым передвигаются личинки *L. quagimaculatus*) и имеющих защитное значение (куколочные коконы многих мицетофилин).

Приспособительные особенности, принадлежащие ко второй группе, носят преимущественно частный характер, тогда как признаки первой группы связаны с основным направлением адаптогенеза личинок мицетофилоидных двукрылых.

Литература

1. Зайцев А. И. Ксилофильные личинки двукрылых подсем. *Sciophilinae* (Diptera, *Mycetophilidae*). — Энтомол. обозрение, 1979, т. 58, № 4, с. 861.
2. Зайцев А. И. Анатомия пищеварительного тракта личинок низших мицетофилоидных двукрылых (Diptera, *Mycetophiloidea*) в связи с их трофической специализацией. — Биол. науки, 1983, № 4, с. 38.
3. Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. — М.: Наука, 1969.
4. Мамаев Б. М. Эволюция галлообразующих насекомых — галлиц. — М.—Л.: Наука, 1968.
5. Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. — Тр./Палеонтол. ин-та АН СССР, 1964, т. 100, с. 1—311.
6. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — Собр. соч. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1949, т. 5, с. 1—536.
7. Шванвич Е. Н. Курс общей энтомологии. — М.: Сов. наука, 1949.
8. Ghilarov M. S., Semenova L. M. Digestive system of soil insect larvae with different feeding habits. — Rev. Ecol. Biol. Sol., 1978, v. 15, № 2, p. 235.
9. Laštovka P. A study on the last instar larvae of some Czechoslovak *Mycetophila* (Diptera, *Mycetophilidae*). — Acta Univ. Carolinae — Biologica, 1970, p. 137.
10. Laštovka P. A contribution to the larval morphology of the genera *Platurocypta* and *Dynatosoma* (Diptera, *Mycetophilidae*). — Entomologist, 1972, v. 105, p. 59.
11. Laštovka P. Předběžná ekologická klasifikace čeledi *Mycetophilidae* (Diptera, Nematocera). — Sborník Jihočeskeho muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy, 1972, v. 12, suppl. 2, p. 91.
12. Madwar S. Biology and morphology of the immature stage of *Mycetophilidae* (Diptera, Nematocera). — Phil. Trans. Roy Soc. London. Ser. B., 1937, v. 227, № 541, p. 1.
13. Peters W., Heitmann S., D'Haese J. Formation and fine structure of peritrophic membranes in the earwig, *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae). — Entomol. Gen., 1979, v. 5, № 3, p. 241.
14. Plachter H. Zur Kenntnis der Präimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, *Mycetophiloidea*). T. 1: Gespinstbau. — Zool. Jahrb., Anat., 1979, Bd. 101, S. 168.
15. Plachter H. Zur Kenntnis der Präimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, *Mycetophiloidea*). T. 2: Eidonomie der Larven. — Zool. Jahrb., Anat., 1979, Bd. 101, S. 271.
16. Plassmann E. Morphologisch-taxonomische Untersuchungen an Fungivoridenlarven. — Deutsch. Entomol. Zeitschr., 1972, Bd. 19, № 1—3, S. 73.
17. Platzer-Schultz I., Reiss F. Zur Histologie der Bildungszone der peritrophischen Membran einiger Chironomidenlarven (Diptera). — Arch. Hydrobiol., 1970, Bd. 67, № 3, p. 396.
18. Ramsay J. A. Insect rectum. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1971, v. B262, № 842, p. 251.
19. Richards A. G., Richards P. A. Origin and composition of the peritrophic membrane of the mosquito, *Aedes aegypti*. — Journ. Insect Physiol., 1971, v. 17, № 11, p. 2253.
20. Wall B. J., Oschman J. L. Structure and function of the rectum in insects. — Fortschr. Zool., 1975, v. 23, № 2—3, p. 193.