

**К ВОПРОСУ О ГАМЕТОГЕНЕЗЕ СЦИАРОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ
(DIPTERA, SCIAROIDEA)**

Е.Ю. Субботина, Ю.В. Максимова, Р.Т.-о. Багиров

Томский государственный университет, г. Томск

E-mail: insect@bio.tsu.ru

Проведен предварительный анализ особенностей оогенеза и сперматогенеза грибных комаров (Diptera: Sciaroidea, excl. Cecidomyiidae, Sciaridae) в течение сезона в условиях подтаёжной зоны юга Западной Сибири. Показана зависимость оогенеза Mycetophilidae от сроков плодоношения базидиальных грибов (Basidiomycota). У Mycetophilidae выявлено два варианта строения половой системы самцов, принадлежащих к разным трибам (Mycetophilini и Exechiini). Обнаружены отличия в морфологии сперматозоидов у Mycetophilidae и Diadocidiidae.

Сциароидные двукрылые (Diptera: Sciaroidea) – одно из крупнейших по числу видов надсемейств двукрылых насекомых. Sciaroidea подразделяются на семь семейств, шесть из которых представлены в Палеарктике. Наибольшее внимание исследователей привлекает группа мицетобионтов, личинки которых развиваются внутри плодовых тел различных грибов. Являясь потребителями гетеротрофных организмов, они несут незаменимую функциональную нагрузку в экосистемах, как соответствующие звенья в трофических цепях и важные структурные компоненты многих сообществ. В связи с этим большое значение имеют эколого-фаунистические исследования сциароидных двукрылых. С другой стороны, являясь группой древней, но, несомненно, прогрессивной и активно развивающейся, сциароидные двукрылые могут служить удобным модельным объектом для изучения процессов фауногенеза и видообразования. В настоящее время в Сибири интенсивно изучается фауна и экология Sciaroidea (Maximova, 2001, 2002; Максимова, Субботина, 2010; Субботина, 2010; Субботина, Максимова, 2011; Субботина, 2014). В то же время биология сциароидных двукрылых, а также их экология, особенности видообразования и эволюция мицетофагии изучены недостаточно. Лишь для некоторых видов известны

трофические связи, сроки развития личинок, зимующая стадия. Репродуктивное поведение в течение сезона и связанные с этим особенности морфологии имаго практически не изучены.

Для понимания механизмов, влияющих на сезонную динамику фауны грибных комаров, мы провели исследования некоторых аспектов оогенеза и сперматогенеза у представителей семейств *Mycetophilidae* и *Diadocidiidae*.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили сборы, проведенные в 2008–2014 гг. в окрестностях Томска. Для изучения сезонных изменений репродуктивной системы свежееотловленных и выведенных в садках самок вскрывали под микроскопом МБС-9 в капле физраствора и извлекали яичники по методу Т.С. Детиновой (1962). У каждой самки определяли количество овариол в каждом яичнике и степень их созревания, а в созревших яичниках – количество зрелых яиц в трубочках. Самцов вскрывали в капле воды, извлекали половую систему, из массы спермиев готовили мазки, которые просматривали в световом микроскопе. Фотографии микропрепаратов делали камерой AxioCam, адаптированной к микроскопу AxioLab. Всего было обследовано 354 самки и 119 самцов.

Результаты и обсуждение

Яичники грибных комаров (Diptera: Sciaroidea) имеют типичное для двукрылых строение (Шванвич, 1949). Парные мероистические яичники состоят из яйцевых трубочек, в которых различают концевую нить, гермариий и вителлярый. Овариолы политрофические, в каждом фолликуле наряду с ооцитом присутствуют трофоциты. Пойманных самок распределили на группы в зависимости от стадии созревания фолликулов в яйцевых трубочках:

I стадия: В течение первой стадии все фолликулы, включая базальный, относительно небольшого размера, круглой формы (рис. 1, I). Так выглядят яичники свежеевыплодившихся самок.

II стадия: Базальные фолликулы приобретают овальную форму, значительно увеличиваясь в размерах, особенно заметно увеличение размеров питающих клеток (рис. 1, II).

III стадия: Кроме резкого увеличения размеров базального фолликула в его структуре происходит ряд качественных изменений. Прежде всего, это касается роста ооцита опережающего рост питающих клеток, который составляет от 1/3 до половины объема фолликула. Начинается увеличение в размерах следующих фолликулов (рис. 1, III).

IV стадия: После дегенерации питающих клеток и утилизации их остатков ооцит базального фолликула занимает практически весь его объем, завершается образование яйцевых оболочек. Следующий за базальным фолликул увеличивается в размерах, его ооцит начинает опережающий рост (рис. 1, IV).

V стадия: Несколько фолликулов яйцевой трубочки прошли созревание до стадии зрелых яиц (рис. 1, V).

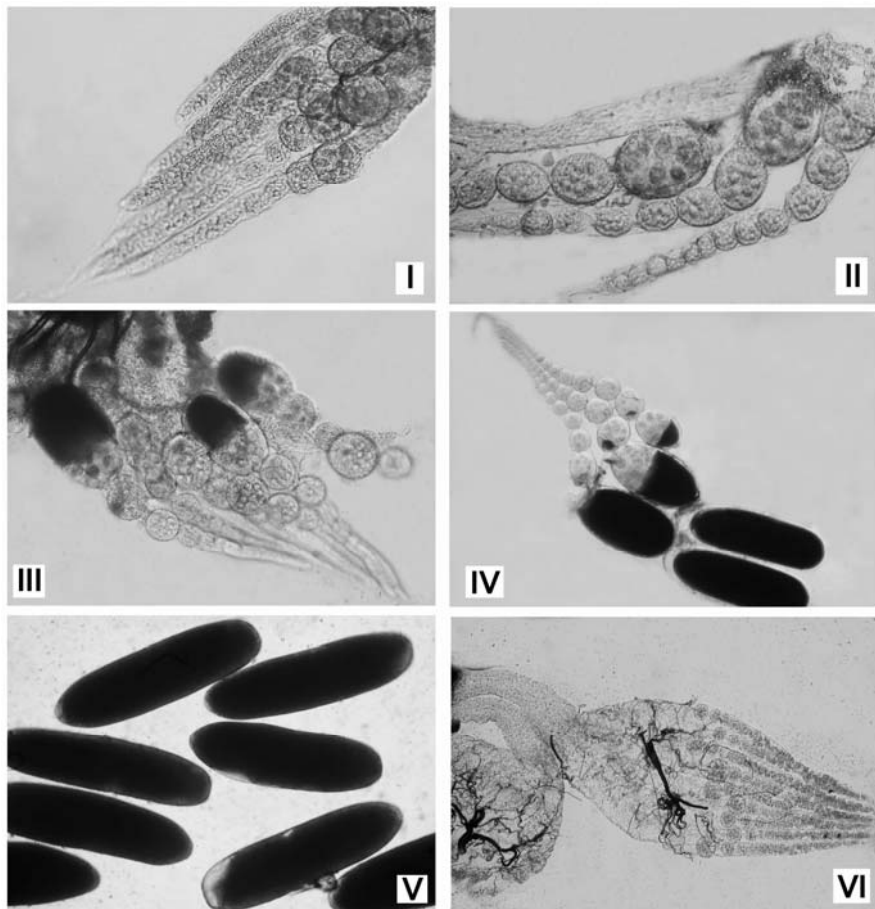


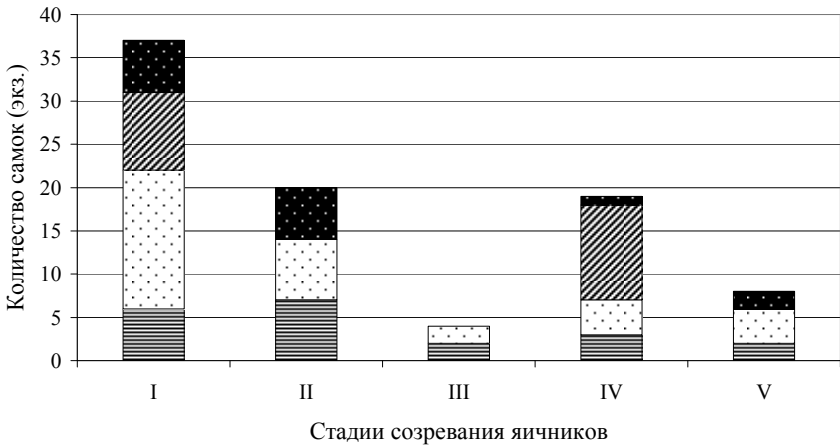
Рис. 1. Стадии (I–VI) созревания яичников самок грибных комаров (Mycetophilidae). Обозначение стадий см. текст.

Определенные изменения в структуре яичников, такие как расширение в проксимальной части яйцевых трубочек, растянутые яйцеводы, свидетельствуют, по нашим наблюдениям, о произведенной кладке порции яиц (рис. 1, VI).

Так как определение самок до вида у грибных комаров затруднено, то для анализа были выбраны данные по наиболее массовым родам Mycetophilidae: *Mycetophila* Meig., *Exechia* Winn., *Allodia* Winn. и *Tarnania* Tuom. Отловленные в природе самки находились на разных стадиях созревания яичников, от начальной – до полного созревания яиц.

В самом начале сезона яичники большинства отловленных в природе самок находятся на начальных (I–II) стадиях созревания (рис. 2). Особенно много самок с неразвитой половой системой отмечено среди *Exechia*, причем каждый яичник состоит из двух овариол, с 6–7 фолликулами (рис. 4, A).

МАЙ



ИЮНЬ

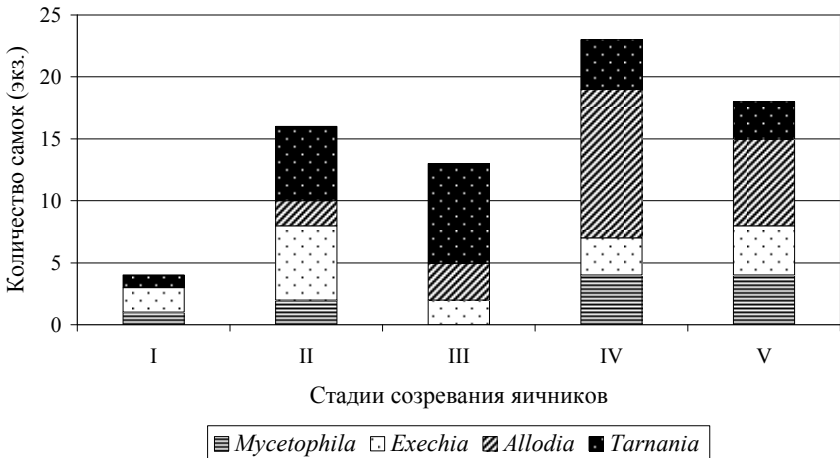
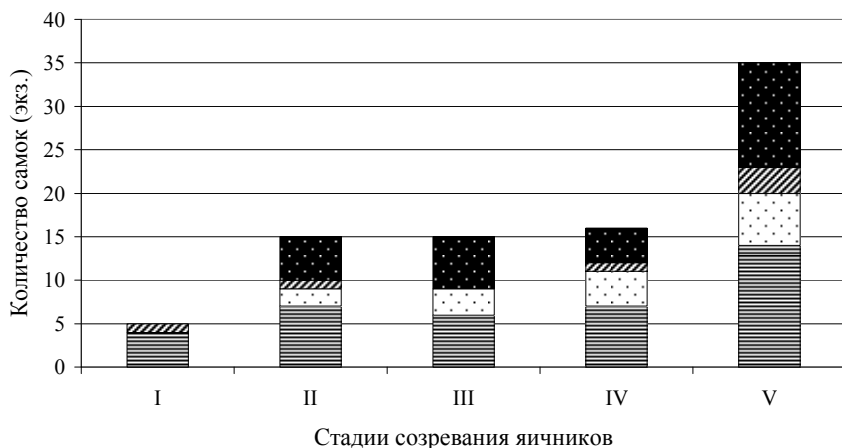


Рис. 2. Распределение обследованных самок четырех родов грибных комаров (*Mucetophilidae*) в зависимости от стадии созревания яичников в мае и июне.

Исследование яичников самок зимующей в стебле борщевика популяции *Exechia parva* Lundst., найденной в начале мая, показало, что все самки одного вида имеют сходную структуру яичников и находятся на одной стадии созревания базальных фолликулов. Это, на наш взгляд, свидетельствует о высокой степени синхронности изменений, происходящих в популяции данного вида, и, возможно, других видов грибных комаров. Жировое тело всех самок истощено,

что, вероятно, связано с расходом питательных ресурсов во время зимовки. Хотя не было получено однозначных данных о том, что развитие яиц не происходит без дополнительного имагинального питания, однако такое представляется маловероятным. Косвенным подтверждением является наблюдаемое в весеннее время питание грибных комаров на стволах поврежденных берез.

АВГУСТ



СЕНТЯБРЬ

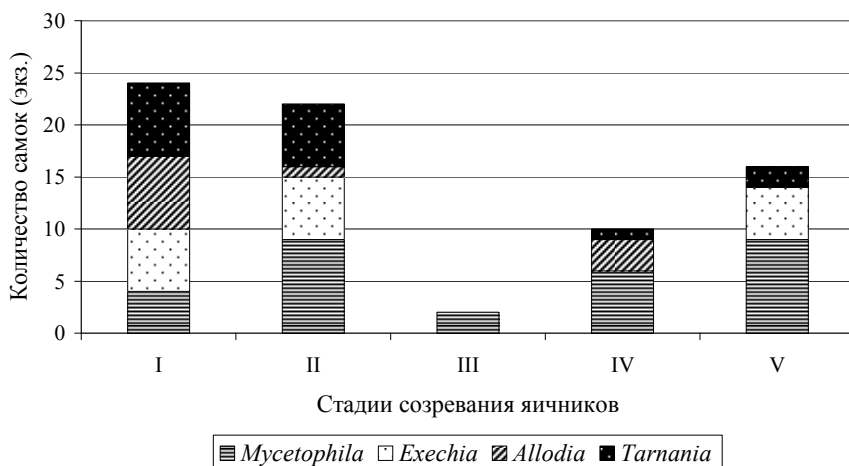


Рис. 3. Распределение обследованных самок четырех родов грибных комаров (*Mycetophilidae*) в зависимости от стадии созревания яичников в августе и сентябре.

На начальных стадиях созревания находятся яичники самок и всех остальных изученных родов. В яичниках самок *Mycetophila* количество яйцевых трубочек 5–11 (рис. 4, В, Г). В отличие от самок указанного выше рода *Exechia*, базальные фолликулы у некоторых из них уже прошли первую стадию и оставались в своем развитии, увеличившись в размерах, что характерно для выделяемой нами второй стадии созревания. В третьей декаде мая среди самок рода *Mycetophila* возрастает количество тех, яичники которых начинают интенсивно созревать. Доля самок, репродуктивная система которых достигла 4–5 стадии, достигает 25%, что, возможно, является следствием появления субстрата для развития личинок (рис. 2). Общее количество зрелых яиц в брюшке самок этого рода не превышает 30–40, что значительно меньше такового во второй половине лета. Небольшое количество созревающих порций яиц свидетельствует об ограниченности питательных субстратов, на которые может производиться яйцекладка. Возможно, личинки этих видов развиваются на плодовых телах ранневесенних грибов, число которых невелико, либо, на мицелии.

Более половины отловленных в мае самок рода *Allodia* находятся на конечных стадиях созревания яичников (рис. 2), что подтверждает данные о приуроченности многих видов этого рода к сумчатым грибам, появляющимся первыми.

Хотя у большинства самок всех родов созревание яичников идет синхронно (Ostroverkhova, Subbotina, 2000), но у пойманных в мае 2010 г. комаров рода *Allodia* отмечено несколько случаев асинхронного развития, когда развитие одного из яичников опережало на 2–3 стадии развитие другого. Небольшое количество таких случаев говорит не о характере развития репродуктивной системы самок этого рода, а, скорее, об индивидуальных особенностях, или связано с условиями конкретного сезона: аномально затяжной холодной весной, определившей поздний выход комаров с зимовки и неблагоприятные условия для развития грибов. В яичниках *Allodia*, мы не наблюдали созревания больших порций яиц. Кладка у самок этого рода может начинаться после созревания одного фолликула в каждой яйцевой трубочке. Общее количество овариол не превышает 6, чаще их 5 (рис. 4, Б), но среди пойманных самок были экземпляры с 3 и 4 овариолами в каждом яичнике.

Уже в третьей декаде мая возрастает общее количество самок, яичники которых начинают свое развитие. В июне заметно увеличивается доля самок рода *Mycetophila*, яичники которых находятся на последних стадиях созревания, что свидетельствует о готовности их к яйцекладке (рис. 2). В то же время среднее количество овариол в яичниках самок этого рода несколько увеличивается. Среди отловленных самок попадает больше экземпляров с 10–12 яйцевыми трубочками в каждом яичнике.

В отличие от *Mycetophila*, среди самок рода *Allodia* начинает возрастать доля особей, имеющих неразвитую репродуктивную систему, аналогичную степени созревания яичников только что выплотившихся самок (рис. 2). Вполне вероятно, что это представители нового поколения, личинки которого прошли свое развитие на плодовых телах грибов весеннего слоя. Особей готовых к яйцекладке немного, но в отличие от экземпляров, обследованных в мае, у них наблюдается

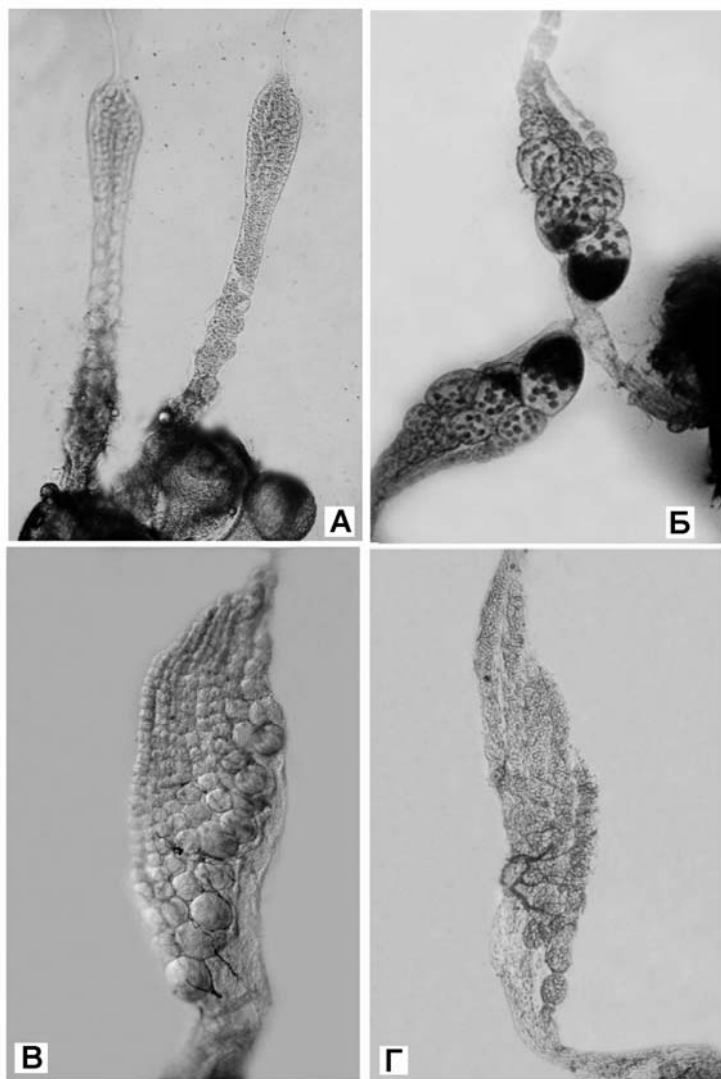


Рис. 4. Яичники самок Mycetophilidae. А – *Exechia* sp.; Б – *Allodia* sp.; В, Г – *Mycetophila* spp.

созревание сравнительно больших порций яиц. У трех самок количество созревших яиц в брюшке достигало 60. Таким образом, кладка может начинаться после созревания 4–5 фолликулов в каждой яйцевой трубке, а не после созревания одного базального фолликула, что наблюдалось в мае. Поскольку мы не идентифицировали видовую принадлежность, нельзя однозначно сказать,

идет речь в данном случае об особенностях яйцекладки отдельных видов, или, в зависимости от наличия подходящих питательных субстратов, внутривидовая плодовитость может изменяться.

Наиболее заметное увеличение потенциальной плодовитости происходит у самок рода *Mycetophila* с последней декады июля до конца августа. В это время общая численность представителей данного рода в сборах существенно возрастает, давая пик численности. Данные анализа сезонной динамики согласуются с данными изучения изменений в репродуктивной системе самок в этот период. Преобладание в сборах экземпляров с яичниками 4–5 стадии развития свидетельствует о достаточно быстром созревании фолликулов от начальных стадий до формирования яйцевых оболочек (рис. 3).

Это подтверждается наблюдением за развитием самок, выведенных из грибов в садках. Уже на вторые сутки после выхода из куколки яичники у самок *Mycetophila signatoides* Dzied. достигали 4 стадии созревания, которое происходило за счет питательных веществ накопленных личинкой без дополнительного имгинального питания. Сравнивая эти данные со сроками развития преимагинальных стадий *Mycetophilidae*, составляющими около двух недель, можно предположить, что при благоприятных климатических условиях, обеспечивающих наличие подходящих для развития плодовых тел грибов, с конца июля до начала сентября возможен выход двух или даже трех поколений отдельных видов грибных комаров. Выход новых поколений комаров обеспечивает быстрое нарастание их численности. Развитие личинок на оптимальных для них питательных субстратах, выбор которых в это время сезона максимальный, может создавать предпосылки для увеличения потенциальной плодовитости самок. У отдельных экземпляров рода *Mycetophila* наблюдалось наличие 20 овариол в каждом яичнике, чаще всего в августе встречаются особи с 12–18 яйцевыми трубочками в каждом яичнике. Порция яиц, созревающая до начала яйцекладки увеличивается до 80–90 яиц. Максимально нами отмечено 95 созревших яиц в брюшке самки этого рода, пойманной в первой декаде августа.

Максимальная потенциальная плодовитость наблюдалась в августе и у представителей некоторых других родов. У большинства просмотренных экземпляров количество яйцевых трубочек в каждом яичнике было в 1,5–2 раза выше, чем у самок, пойманных в предыдущие месяцы. Так, у самок родов *Tarnania* и *Ezechia* оно может варьировать от 2–4 трубочек в начале весны до 8 в конце сезона.

Таким образом, с одной стороны, эфемерность пищевого субстрата способствует ускорению оогенеза, а с другой стороны, появление большого числа плодовых тел грибов сопровождается увеличением потенциальной плодовитости самок.

Среди самок всех рассматриваемых родов *Mycetophilidae* в августе чаще, чем в начале сезона, встречаются особи, структура яичников которых имеет изменения, свидетельствующие о произведенной кладке (рис.1, VI). У большинства из них оставшиеся в яйцевой трубочке фолликулы неразвиты. Однако у отдельных особей следующие за вытянутой и расширенной проксимальной

частью фолликулы были увеличены, овальной формы, с яйцеклеткой, занимающей более половины объема, что соответствует III–IV стадиям развития. Наличие таких особей может свидетельствовать о существующей возможности созревания вторых порций яиц и, следовательно, повторных кладок у отдельных видов грибных комаров.

Структура яичников у собранных во второй половине сентября особей и соотношение их по стадиям созревания фолликулов в яйцевых трубках сходны с аналогичными параметрами самого начала сезона (рис. 3). У самок, уходящих на зимовку, развитие яичников приостанавливается на I–II стадиях. В таком состоянии они остаются до наступления благоприятных для их дальнейшего развития условий.

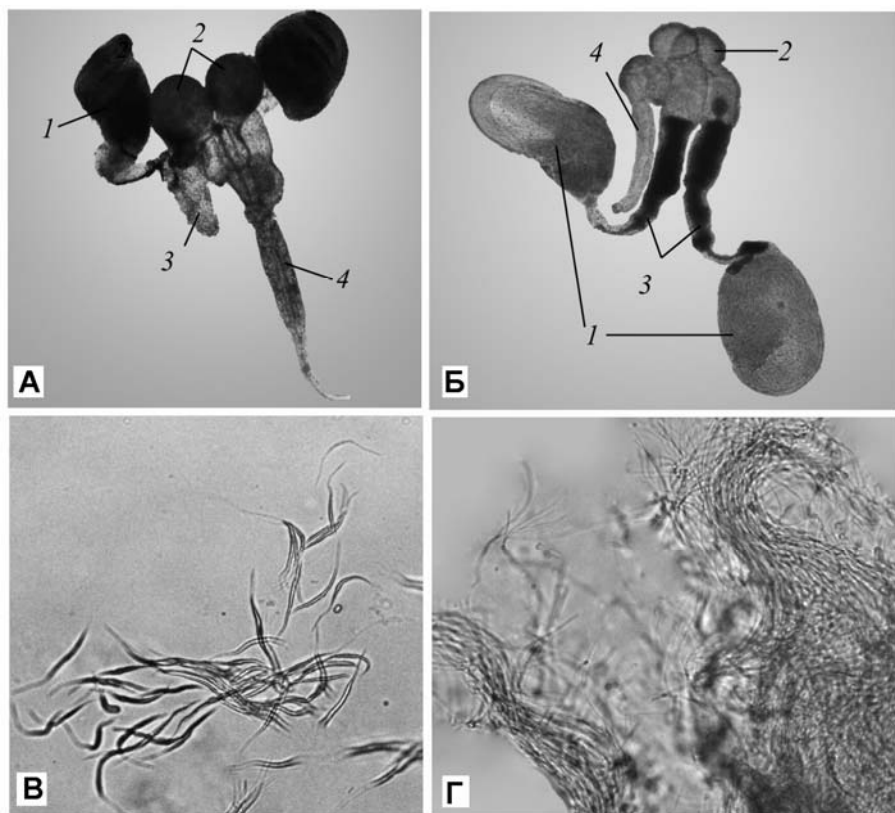


Рис. 5. Строение половой системы самцов Mycetophilidae и сперматозоиды Diadocidiidae и Mycetophilidae: А – половая система *Mycetophila* sp.; Б – половая система *Exechia* sp.; В, Г – сперматозоиды: В – *Diadocidia* sp., Г – *Mycetophila* sp. Условные обозначения: 1 – семенники; 2 – придаточные железы; 3 – семяпроводы; 4 – семяизвергательный канал.

Нами исследовано строение половой системы самцов у *Mycetophilidae* и морфология сперматозоидов у *Mycetophilidae* и *Diadocidiidae*.

Строение половой системы исследованных самцов сем. *Mycetophilidae* типично для двукрылых, хотя и несколько отличается от известных форм (Шванвич, 1949). Половая система образована парными семенниками округлой или овальной формы, от которых отходят короткие семяпроводы, которые достаточно часто значительно расширены по всей длине. В семяпроводы впадают парные придаточные железы, которые имеют шарообразную форму, плотную структуру и лежат близко друг другу. Протоки половой системы впадают в длинный непарный семяизвергательный канал.

Выявлено два типа строения половой системы самцов у разных родов *Mycetophilidae* (*Mycetophila*, *Exechia*, *Allodia*, *Tarnania*): с незначительно развитыми семенниками, практически сравнимыми по размеру с придаточными железами (рис. 5, А) и с сильно развитыми семенниками, в несколько раз превышающими по размерам придаточные железы (рис. 5, Б). Строение первого типа более характерно для представителей рода *Mycetophila* (триба *Mycetophilini*) В то же время среди представителей этого рода встречались и особи с очень крупными семенниками, занимающими не менее трети брюшка. Строение половой системы по второму типу отмечено для представителей родов *Exechia*, *Allodia* и *Tarnania* (триба *Exechiini*).

Вероятно, отличия в размерах семенников могут быть связаны не только с анатомическими особенностями представителей разных таксонов, но и с разными этапами созревания спермиев в течение жизненного цикла. Это подтверждается и данными светооптического анализа мазков спермы. Во втором случае в семенниках всегда присутствовало огромное количество зрелых спермиев, тогда как в первом – спермии или отсутствовали вовсе, или присутствовали как зрелые, так и незрелые спермии. Причем появление большого количества зрелых спермиев в семенниках характерно для сборов за май–июнь, тогда как в апреле спермии практически отсутствовали. Обнаружены отличия в морфологии сперматозоидов. У представителей разных родов семейства *Mycetophilidae* клетки длинные, нитевидные (рис. 5, Г). У *Diadocidiidae* сперматозоиды более короткие, четко дифференцированы на расширенное тело клетки и жгутик (рис. 5, В). Поскольку в систематическом плане эти семейства достаточно далеко отстоят друг от друга, возможно, морфология сперматозоидов может служить еще одним критерием оценки филогенетических отношений внутри надсемейства.

Заключение

Таким образом, потенциальная плодовитость самок разных родов *Mycetophilidae* отличается незначительно. Несколько более высокая плодовитость отмечена у самок рода *Mycetophila*, наименьшая – у *Exechia*. Обращает на себя внимание изменчивость потенциальной плодовитости в течение сезона. Так как грибные комары этих родов зимуют на стадии имаго, то вылетевшие в начале мая самки имеют истощенное жировое тело и яичники с небольшим

числом овариол. В оптимальные для развития личинок периоды наблюдается некоторое повышение потенциальной плодовитости: увеличивается количество созревающих яиц, возрастает число особей с максимальным для каждого рода количеством овариол в каждом яйчнике.

В подтаежной зоне юга Западной Сибири кладка яиц грибными комарами производится в течение почти всего периода активности имаго, за исключением самого начала мая и конца сентября. Максимальное число готовых к кладке самок наблюдается среди представителей рода *Allodia* в конце мая – июне, а среди представителей родов *Mycetophila*, *Exechia*, *Tarnania* – в августе.

В пределах семейства *Mycetophilidae* выявлено по крайней мере два варианта строения половой системы самцов, принадлежащих к разным трибам (*Mycetophilini* и *Exechiini*). Обнаружено изменение количества зрелых сперматозоидов в семенниках в течение сезона.

В пределах надсемейства *Sciaroidea* отмечено два морфологических различных типа сперматозоидов у представителей разных семейств (*Mycetophilidae* и *Diadocidiidae*).

ЛИТЕРАТУРА

Детинова Т.С. 1962. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение. Женева: Изд-во ВОЗ, 208 с. [Detinova T.S. 1962. Age-grouping methods in *Diptera* of medical importance with special reference to some vectors of malaria. World Health Organization, Geneva, Switzerland. 208 p.]

Макимова Ю.В., Субботина Е.Ю. 2010. Новые виды *Mycetophila* Meig. (Diptera, *Mycetophilidae*) из Западной Сибири. *Евразийский энтомологический журнал*, 9(4): 668–670. [Maximova Yu.V., Subbotina E.Yu. 2010. New species of *Mycetophila* Meig. (Diptera, *Mycetophilidae*) from Western Siberia. *Euroasian Entomological Journal*, 9(4): 668–670.]

Субботина Е.Ю. 2010. Влияние микроклиматических условий на характер размещения на местности грибных комаров (Diptera, *Sciaroidea*, excl. *Sciaridae*). *Вестник Томского государственного университета*, 339: 178–181. [Subbotina E.Y. 2010. Influence of microclimatic conditions on the disposition of the accommodation on the locality fungus gnats (Diptera, *Sciaroidea*, excl. *Sciaridae*). *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 339: 178–181.]

Субботина Е.Ю. 2014. Фауна грибных комаров (Diptera: *Bolitophilidae*, *Keroplatidae*, *Mycetophilidae*) подтаежной зоны Западной Сибири. *Евразийский энтомологический журнал*, 13(1): 47–58. [Subbotina E.Yu. 2014. Fauna fungus gnats (Diptera: *Bolitophilidae*, *Keroplatidae*, *Mycetophilidae*) sub taiga zone of Western Siberia. *Euroasian Entomological Journal*, 13(1): 47–58.]

Субботина Е.Ю., Максимова Ю.В. 2011. Новые и малоизвестные виды грибных комаров (Diptera, *Mycetophilidae*) из Западной Сибири. *Евразийский энтомологический журнал*, 10(2): 213–216. [Subbotina E.Yu., Maximova Yu.V. 2011. New and little known species of fungus gnats (Diptera, *Mycetophilidae*) from Western Siberia. *Euroasian Entomological Journal*, 10(2): 213–216.]

Шванвич Б.Н. 1949. Курс общей энтомологии. Москва. 900 с. [Shvanvich B.N. 1949. *Course in General Entomology*. Moscow. 900 p.]

Maximova Yu.V. 2001. New species of fungus gnats (Diptera: *Mycetophilidae*) from Siberia. *The International Journal of Dipterological Research*, 12(3): 137–140.

Maximova Yu.V. 2002. An additional list of the fungus gnats (Diptera, *Sciaroidea*, excluding *Sciaridae*) from Kuznetsk Alatau Mountains. *The International Journal of Dipterological Research*, 13(3): 191–199.

Ostroverkhova G.P., Subbotina E.Yu. 2000. Some peculiarities of oogenesis in fungus gnats (Diptera, *Mycetophilidae*). *Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia*. Novosibirsk: IC&GP. P. 86–87.

TO THE PROBLEM OF GAMETOGENESIS OF FUNGUS GNATS
(DIPTERA, SCIAROIDEA)

E.Yu. Subbotina, Yu.V. Maximova*, R.T-o. Baghirov

Tomsk State University, Tomsk

*Corresponding author, E-mail: insect@bio.tsu.ru

A preliminary analysis of the oogenesis and spermatogenesis characteristics of fungus gnats (Diptera: Sciaroidea, excl. Cecidomyiidae and Sciaridae) during season in the subtaiga zone in the south part of Western Siberia carries out. The dependence of the fungus gnats oogenesis on the time of basidiomycetes fruiting is revealed. Two variants of the structure of the reproductive system of Mycetophilidae males belonging to different tribes (Mycetophilini and Exechiini) are identified. The differences in the morphology of spermatozoon in Mycetophilidae and Diadocidiidae are found.