

УДК 595.773.4

**КОМПЬЮТЕРНАЯ МИКРОТОМОГРАФИЯ ЛИЧИНКИ
3-ГО ВОЗРАСТА ВОСТОЧНОЙ ФРУКТОВОЙ МУХИ
BACTROCERA DORSALIS (HENDEL, 1912) (DIPTERA,
TEPHRITIDAE) С НОВЫМИ ДАННЫМИ
О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ ЛИЧИНОК
МУХ-ПЕСТРОКРЫЛОК ДЛЯ ВИДОВОЙ ДИАГНОСТИКИ**

© 2020 г. Т. В. Галинская, ^{1,2*} О. Г. Овчинникова, ^{3**} И. О. Камаев,
^{2***} М. Ю. Арапова, ^{1,2****} Л. Ю. Крючкова ^{4*****}

¹Кафедра энтомологии Биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Ленинские горы, 1–12, Москва, 119234 Россия

*e-mail: nuha1313@gmail.com, ****e-mail: maria.yurevna@bk.ru

²Научно-методический отдел энтомологии Всероссийского центра карантина растений

***e-mail: ilyakamayev@yandex.ru

ул. Пограничная, 32, пос. Быково, Раменский р-н, Московская обл., 140150 Россия

³Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

**e-mail: brach@zin.ru

⁴Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034 Россия

*****l.kruchkova@spbu.ru

Поступила в редакцию 28.02.2020 г.

После доработки 9.03.2020 г.

Принята к публикации 9.03.2020 г.

Приведены результаты изучения методом рентгеновской компьютерной микротомографии (micro-CT) мышечной системы личинки восточной фруктовой мухи *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae), карантинного вредителя многих плодовых культур. Проведено сравнение мускулатуры у *Bactrocera dorsalis* и *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera, Drosophilidae), личинка которого изучена наиболее подробно среди круглошовных двукрылых (Cyclorrhapha). Несмотря на принадлежность к разным и не близко родственным семействам, у этих видов обнаружен сходный набор мышц, которые отличаются по местам прикрепления и степени развития. Более сильное развитие мышц фарингеального склерита и ротовых крючьев у *B. dorsalis* по сравнению с *D. melanogaster* может быть связано с различиями в плотности субстрата, в котором прокладывают ходы их личинки (у *B. dorsalis* – ткани плодов и почва (при зарывании перед окукливанием), а у *D. melanogaster* – разлагающиеся субстраты).

Ключевые слова: двукрылые, томография, диагностика, карантинные виды.

DOI: 10.31857/S0367144520020136

Восточная фруктовая муха *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) – представитель семейства мух-пестрокрылок (Tephritidae) с чрезвычайно высокой расселительной способностью, происходящий из Юго-Восточной Азии и в последние десятилетия широко распространившийся на африканском континенте. Этот вид повреждает плоды более чем 200 видов растений, в том числе сахарное яблоко (*Annona squamosa* L.), яблоня (*Malus pumila* Mill.), банан (*Musa paradisiaca* L.), перец рода *Capsicum*, гуава (*Psidium guajava* L.), манго (*Mangifera indica* L.), апельсин (*Citrus sinensis* (L.) Pers.) и другие виды рода *Citrus*, папайя (*Carica papaya* L.), персик (*Persica vulgaris* Mill.), слива (*Prunus domestica* L.), груши *Pyrus* spp. и др. Высокая инвазионная активность и способность осваивать новые виды растений-хозяев, а также находки личинок этого вредителя в импортируемых плодах привели к тому, что он стал объектом фитосанитарного контроля во многих странах мира, в том числе членах Евразийского экономического союза (Воробьева, Камаев, 2017).

Личинок мух-пестрокрылок идентифицируют по внутренним и внешним морфологическим признакам (Кандыбина, 1977; White, Elson-Harris, 1992; Carroll et al., 2004; Камаев, 2017 и др.). Идентификация их крайне сложна, так как набор диагностических признаков ограничен, а видам свойственна широкая изменчивость. До сих пор описаны личинки лишь небольшого числа видов рода *Bactrocera*.

В связи с этим необходимы тщательные исследования строения склеритов, покровов и мускулатуры личинок мух рода *Bactrocera* для использования их особенностей в диагностике карантинных объектов.

Ранее мускулатура личинок двукрылых была изучена методом классического препарирования у пестрокрылки *Rhagoletis pomonella* (Walsh, 1867) (Snodgrass, 1923); у Tipulidae (Snodgrass, 1935; Birket-Smith, 1984; Neugart et al., 2009); Nymphomyiidae (Schneeberg et al., 2012); *Exechia* (Mycetophilidae) и *Biblio* (Bibionidae) (Bauernfeind et al., 2015) и Piophilidae (Martin-Vega, Niederegger, 2015).

Нидереггер с соавт. (Niederegger et al., 2017) показали, что места прикрепления мышц специфичны для некоторых видов семейств Calliphoridae и Sarcophagidae, используемых в криминологии, однако для видов сем. Piophilidae этот признак оказался не применим.

Мускулатура личинок была изучена с помощью компьютерной томографии Випфлером с соавт. (Wipfler et al., 2012a) у *Protanyderus* (Tanyderidae), а наиболее подробно среди круглошовных мух (Diptera, Cyclorhapha) теми же авторами (Wipfler et al., 2012b) – у *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Drosophilidae).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Два экземпляра личинок третьего возраста *Bactrocera dorsalis*, полученные из образцов для лабораторных исследований плодов из Таиланда, были умерщвлены кипятком и зафиксированы в 70%-ном этаноле. У одного экземпляра была отсечена передняя часть тела, у второго была отсечена задняя часть тела для наилучшей фиксации в 96%-ном этаноле и контрастирования тканей. Фрагменты тела были подготовлены для компьютерной микротомографии (micro-CT) путем контрастирования йодом по методике, описанной в работе Жиньяка и Клея (Gignac, Kley, 2014) с последующим высушиванием в критической точке. Экземпляры были наклеены на узкую вертикальную деревянную подставку, один – вверх передним концом тела, второй – задним; оба экземпляра были зафиксированы вертикально, настолько близко к оси вращения томографа, насколько возможно.

Исследования проводились на микротомографе Bruker SkyScan–1172 (Bruker micro-CT, Belgium) в ресурсном центре «Рентгенодифракционные методы исследования» Санкт-Петербургского государственного университета (Россия). Режимы микротомографического сканирования: излучение медного анода, ускоряющее напряжение 25 кВ, сила тока 139 мА, разрешение 0.9 мкм, угол поворота образца 0.2°, число сканирований в одном положении 6, экспозиция 2.7 сек.

Для реконструкции массива теневых изображений использовалась программа NRecon (Bruker Micro-CT), позволяющая нивелировать приборные артефакты и задавать диапазон градаций серого цвета, соответствующих величине рентгеновского поглощения и, соответственно, рентгеновской плотности. Для анализа полученных микротомографических данных использовались программы DataViewer и CTVox (Bruker Micro-CT).

При описании строения личинки использована терминология М. Н. Кандыбиной (1977); в Таблице 1 приведены соответствующие названия в наиболее употребляемых системах англоязычных авторов (Wipfler et al., 2012b; Balmès, Mouttet, 2017). Номера мышц даны по Випфлеру с соавт. (Wipfler et al., 2012b)..

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее строение личинки

Личинка 3-го возраста конической формы; средние и задние сегменты цилиндрические, около 4–5 мм в длину и около 1 мм в ширину; тело наиболее широкое в средней области и сужается к псевдоцефалону. Кутикула тонкая, очень слабо склеротизованная, прозрачная. Сильно склеротизованы только части ротоглоточного аппарата (= цефалофарингеального скелета, рис. 1), которые видны через наружную кутикулу. Ротоглоточный аппарат включает следующие части: парные мандибулярные склериты (ротовые

Таблица 1. Используемые в статье названия склеритов ротоглоточного аппарата по терминологиям разных авторов (Кандыбина, 1977; Wipfler et al., 2012b; Balmès, Mouttet, 2017)

Кандыбина, 1977	Wipfler et al., 2012b	Balmès, Mouttet, 2017
Мандибулярные склериты (ротовые крючья)	Mouth hook	–
Постеродорсальные отростки мандибулярных склеритов	Posterodorsal process of the mouth hook	–
–	Posterior process of the mouth hook	Ventral apodeme of mandible (в русскоязычной литературе закрепился термин «вентральные аподемы мандибулярных склеритов»)
Зубные склериты	Mouth angle piece	–
Гипостомальные склериты	H-piece, sclerite between mouth hooks and cephaloskeleton	–
Фарингеальные склериты	Cephaloskeleton	–
Задние дорсальные отростки фарингеальных склеритов	Dorsal posterior process (arms) of cephaloskeleton	–
Вентральные отростки фарингеальных склеритов	Ventral posterior process (arms) of cephaloskeleton	–

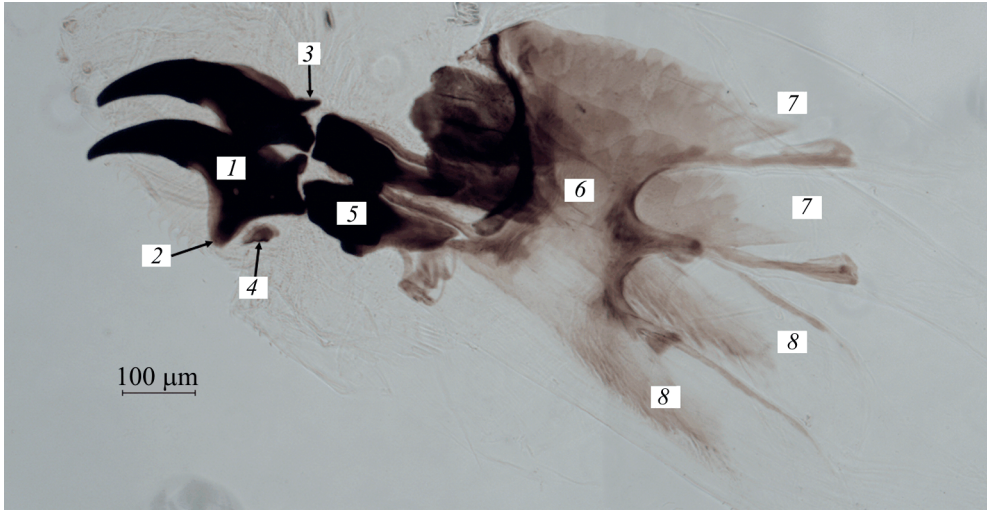


Рис. 1. *Bactrocera dorsalis* (Hendel), ротоглоточный аппарат личинки 3-го возраста. Обозначения структур по: Кандыбина, 1977; в скобках – по Випфлеру с соавт. (Wipfler et al., 20126).

1 – мандибулярный склерит (the mouth hook), 2 – вентральная аподема мандибулярного склерита (posterior process of the mouth hook), 3 – постеродорсальный отросток мандибулярного склерита (posterodorsal process of the mouth hook), 4 – зубной склерит (mouth angle piece), 5 – гипостомальный склерит, 6 – фарингеальный склерит (cephaloskeleton), 7 – задние дорсальные отростки фарингеального склерита (dorsal posterior process (arms) of cephaloskeleton), 8 – вентральные отростки фарингеального склерита (ventral posterior process (arms) of cephaloskeleton).

крючья), имеющие постеродорсальные отростки и вентральные аподемы (термин отсутствует в монографии Кандыбиной (1977), но теперь принят (Balmès, Mouttet, 2017); зубные склериты, гипостомальные склериты, фарингеальные склериты с задними дорсальными отростками и вентральными отростками.

Тело подразделяется на отчетливо уменьшенный псевдоцефалон (= ложноголова), три грудных сегмента и удлиненное брюшко. Псевдоцефалон втягивается в переднегрудь, которая несет пару дорсолатеральных дыхалец в виде пластин с небольшими лопастями. Другие грудные и брюшные сегменты I–VII лишены дыхалец и очень сходны по форме. Последний абдоминальный «сегмент» точнее называть анальным отделом, поскольку он состоит из нескольких брюшных сегментов. В его верхней части есть задняя пара дыхалец, а в нижней располагаются анальные бугорки. Грудные и брюшные, или ложные, ноги отсутствуют.

Наиболее подробное описание габитуса личинки приведено в монографии М. Н. Кандыбиной (1977) и в интернет-ресурсе (Carroll et al., 2006).

Мускулатура

Мышечная система личинки образует плотный трехмерный каркас под стенкой тела, включает только продольные (прямые и косые) и дорсовентральные мышцы, тогда как кольцевые мышцы стенки тела отсутствуют (в отличие от имаго насекомых). Продольные межсегментные мышцы обычно соединяют два последовательно расположенных

сегмента, но некоторые из них связывают не соседние сегменты, а проходят насквозь через несколько сегментов. Продольные внутрисегментные мышцы прикрепляются обоими концами внутри одного сегмента. Мышцы ротоглоточного аппарата хорошо развиты, простираются между фарингеальным склеритом, мандибулярными склеритами и стенкой тела.

Все описанные ниже мышцы парные, если не указано иное.

Ротоглоточный аппарат (рис. 1–3). Мышцы *M1* связывают дорсальную сторону мандибулярного склерита с задней границей дорсолатеральной стенки переднегруди.

Мышцы *M2* прикрепляются к гипостомальному склериту и к средней части дорсолатеральной стенки среднегруди.

Мышцы *M3* тянутся от задних дорсальных отростков фарингеального склерита к передней части дорсальной стенки переднегруди.

Мышцы *M4* соединяют задние дорсальные отростки фарингеального склерита со средней частью дорсальной стенки переднегруди дорсальнее *M3*.

Широкие мышцы *M5* связывают задние дорсальные отростки фарингеального склерита с задней границей вентролатеральной стенки переднегруди.

Мышцы *M6* прикрепляются к мембране у постеродорсального отростка мандибулярного склерита и к месту отхождения вентральных отростков фарингеального склерита.

Мышцы *M7* тянутся от дорсальной поверхности вентральных отростков фарингеального склерита к мембране задней поверхности вентральной аподемы мандибулярного склерита и к зубному склериту, который примыкает к указанной аподеме.

Мышцы *M8* связывают дорсальную поверхность вентральных отростков фарингеального склерита поствентральнее мышц *M7* с мембраной задней поверхности вентральной аподемы мандибулярного склерита и зубным склеритом, который примыкает к указанной аподеме. Мышцы *M8* очень близко примыкают к *M7*, образуя общий пучок.

Мышцы *M9* соединяют вентральные отростки фарингеального склерита (ближе к центральной оси тела, расположены под *M8*) с вентральной аподемой мандибулярного склерита и зубным склеритом, который примыкает к указанной аподеме.

Широкие мышцы *M10* прикрепляются к задним дорсальным и вентральным отросткам фарингеального склерита, охватывая дорсальную сторону кишки.

Мышцы *M11* тянутся от дорсальной стенки слюнного протока к внешней поверхности вентральных отростков фарингеального склерита впереди от мышц *M7*.

11 пар глоточных расширителей простираются между задними дорсальными отростками фарингеального склерита и дорсальной стороной пищевода.

Псевдоцефалон и грудные отделы. В переднегрудном отделе имеются 3 пары внутрисегментных продольных мышц дорсолатерально, латерально и вентролатерально, а также 1 пара дорсовентральных мышц (рис. 2).

Мышцы *M12* (рис. 3) связывают вентральную стенку псевдоцефалона медиальнее мандибулярных склеритов со средней частью дорсальной стенки переднегруди латеральнее мышц *M3* и *M4*.

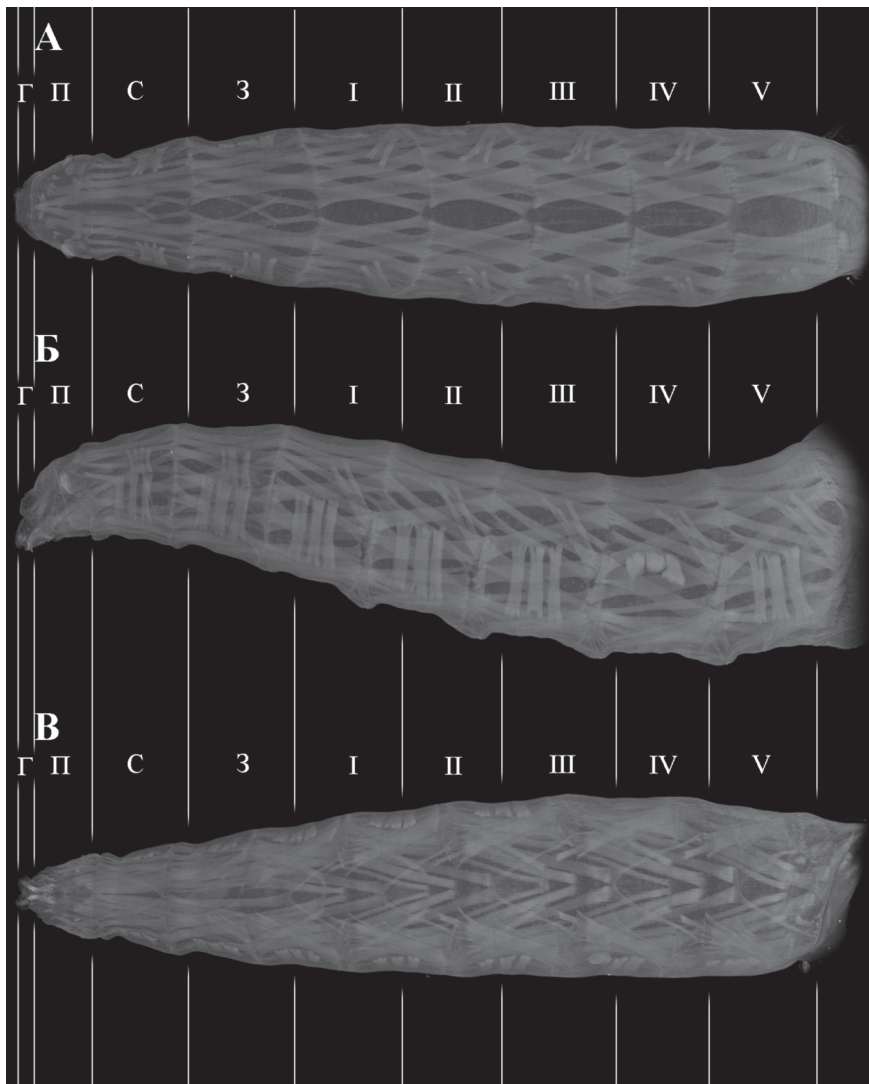


Рис. 2. *Bactrocera dorsalis* (Hendel), общий вид передней части тела личинки сверху (А), сбоку (Б) и снизу (В).

Г – псевдоцефалон; П, С, З – передне-, средне- и заднегрудь; I–V – брюшные сегменты.

Найдены 6 пар межсегментных мышц (*M13–M18*).

Мышцы *M13* тянутся от вентральной части заднего края псевдоцефалона к задне-вентральной границе брюшных сегментов I и II.

Мышцы *M14* связывают переднюю вентральную границу переднегруды с задней латеро-вентральной границей заднегруды. Оба места прикрепления расположены дорсолатеральнее мышц *M13*.

Мышцы *M15* соединяют переднюю вентральную границу переднегруды с задней латеро-вентральной границей заднегруды. Оба места прикрепления расположены дорсолатеральнее мышц *M14*.

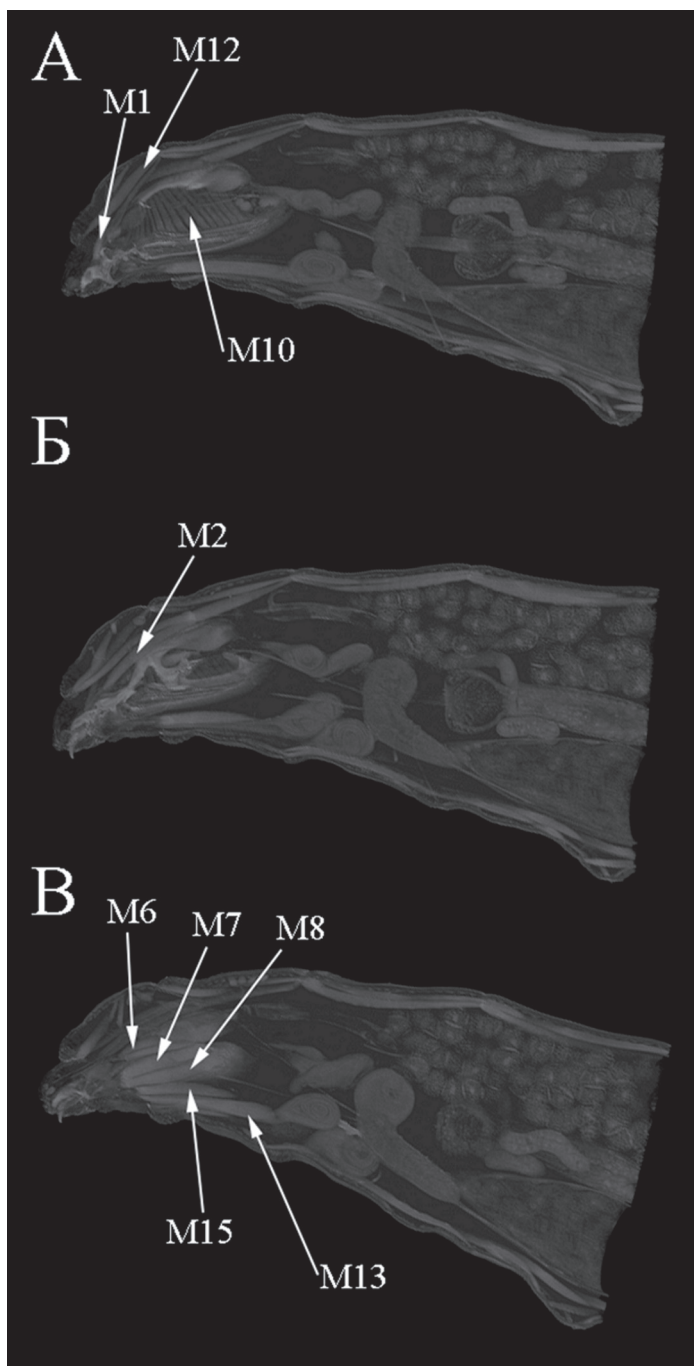


Рис. 3. *Bactrocera dorsalis* (Hendel), внутреннее строение передней части тела личинки.

Мышцы *M16* идут от передней части вентральной стенки переднегруди к задней части латероventральной стенки среднегруди. Оба места прикрепления расположены вентролатеральнее *M13*.

Мышцы *M17* прикрепляются к латерофронтальной стенке псевдоцефалона и к задней части дорсальной стенки среднегруди.

Мышцы *M18* тянутся от латеральной стенки псевдоцефалона позади мандибулярных склеритов к задней части медиодорсальной стенки среднегруди.

В среднегрудном отделе найдено 11 пар внутрисегментных продольных мышц и 5 пар дорсовентральных мышц. Продольные мышцы, ближайšie к латеральной стенке тела, очень широкие.

В заднегрудном отделе имеется 11 пар внутрисегментных продольных мышц и 5 пар дорсовентральных мышц.

Найдены следующие 3 пары межсегментных мышц (*M19–M21*).

Мышцы *M19* тянутся от передней части медиодорсальной стенки заднегруди к задней части медиодорсальной стенки брюшного сегмента II.

Мышцы *M20* прикрепляются к передней части вентральной стенки заднегруди и к вентральной стенке брюшного сегмента I.

Мышцы *M21* связывают переднюю часть вентральной стенки заднегруди с задней частью вентральной стенки брюшного сегмента I. Оба места прикрепления расположены вентральнее *M20*.

Брюшной сегмент I. В брюшном сегменте I найдено 14 пар внутрисегментных продольных мышц и 5 пар дорсовентральных мышц.

Брюшные сегменты II–VI. В сегментах II и III найдены одинаковые внутрисегментные продольные и дорсовентральные мышцы.

В каждом сегменте есть по 16 пар продольных и 5 пар дорсовентральных мышц.

Мышцы брюшных сегментов IV–VI очень сходны по структуре и местам прикрепления с описанными выше мышцами сегментов II и III, поэтому мы не приводим их описания.

Найдены 4 пары межсегментных мышц (*M22–M25*).

Мышцы *M22* идут от передней части вентральной стенки брюшного сегмента II к задней части латероventральной стенки сегмента VII.

Мышцы *M23* тянутся от передней части вентральной стенки брюшного сегмента II к задней части латероventральной стенки сегмента VII, оба места прикрепления расположены дорсальнее мышц *M22*.

Мышцы *M24* связывают переднюю часть вентральной стенки брюшного сегмента II со средней частью вентральной стенки сегмента III.

Мышцы *M25* соединяют переднюю часть вентральной стенки брюшного сегмента II со средней частью вентральной стенки сегмента III, оба места прикрепления расположены вентральнее мышц *M24*.

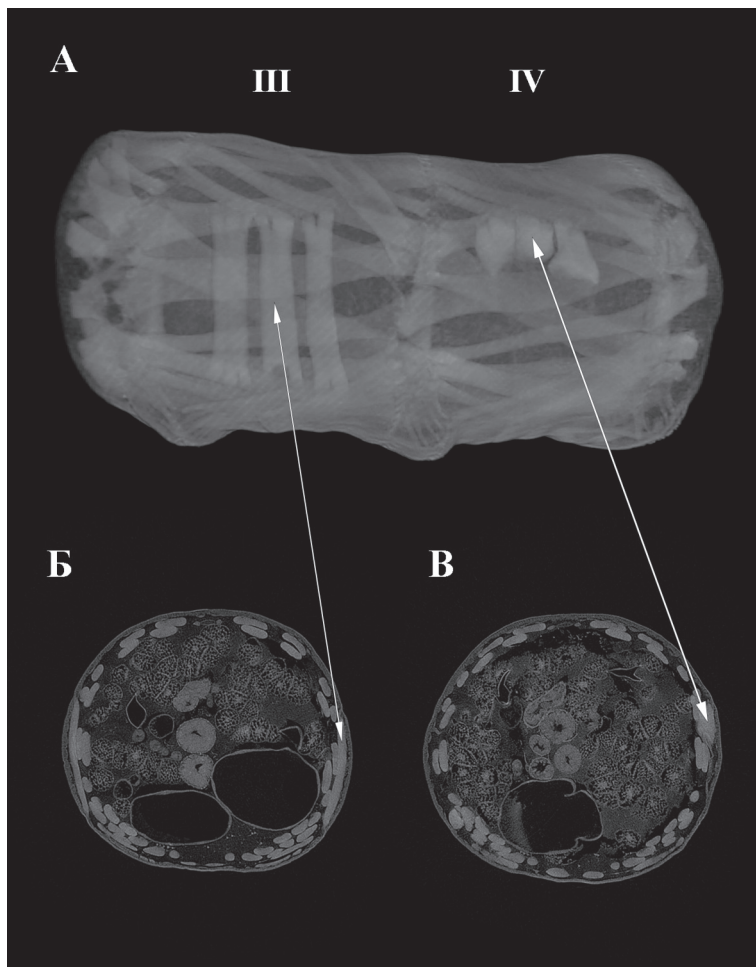


Рис. 4. *Vastrocera dorsalis* (Hendel), брюшные сегменты личинки. Сегмент III включает не сокращенные дорсовентральные мышцы, сегмент IV – сокращенные дорсовентральные мышцы (А). Эти же мышцы на поперечных срезах (Б и В').

Брюшной сегмент VII и анальный отдел. Мускулатура брюшного сегмента VII очень сходна с мускулатурой предшествующего сегмента VI и включает главным образом продольные и дорсовентральные мышцы (рис. 4, 5), разница лишь в большем количестве пучков мышц в сегменте VII. Анальный отдел характеризуется явно уменьшенным набором мышц (рис. 6): содержит только 5 пучков как продольных, так и дорсовентральных мышц и 4 мышцы, связанные с дыхальцем.

Мышцы *M26*, 4 пучка, тянутся парамедиально от переднего дорсального края брюшного сегмента VII к переднему дорсальному краю анального отдела; функционируют как ретракторы анального отдела.

Мышцы *M27*, 3 пучка, связывают передний край сегмента VII латеральнее мышц *M26* с передним краем анального отдела вентральнее мышц *M26*.

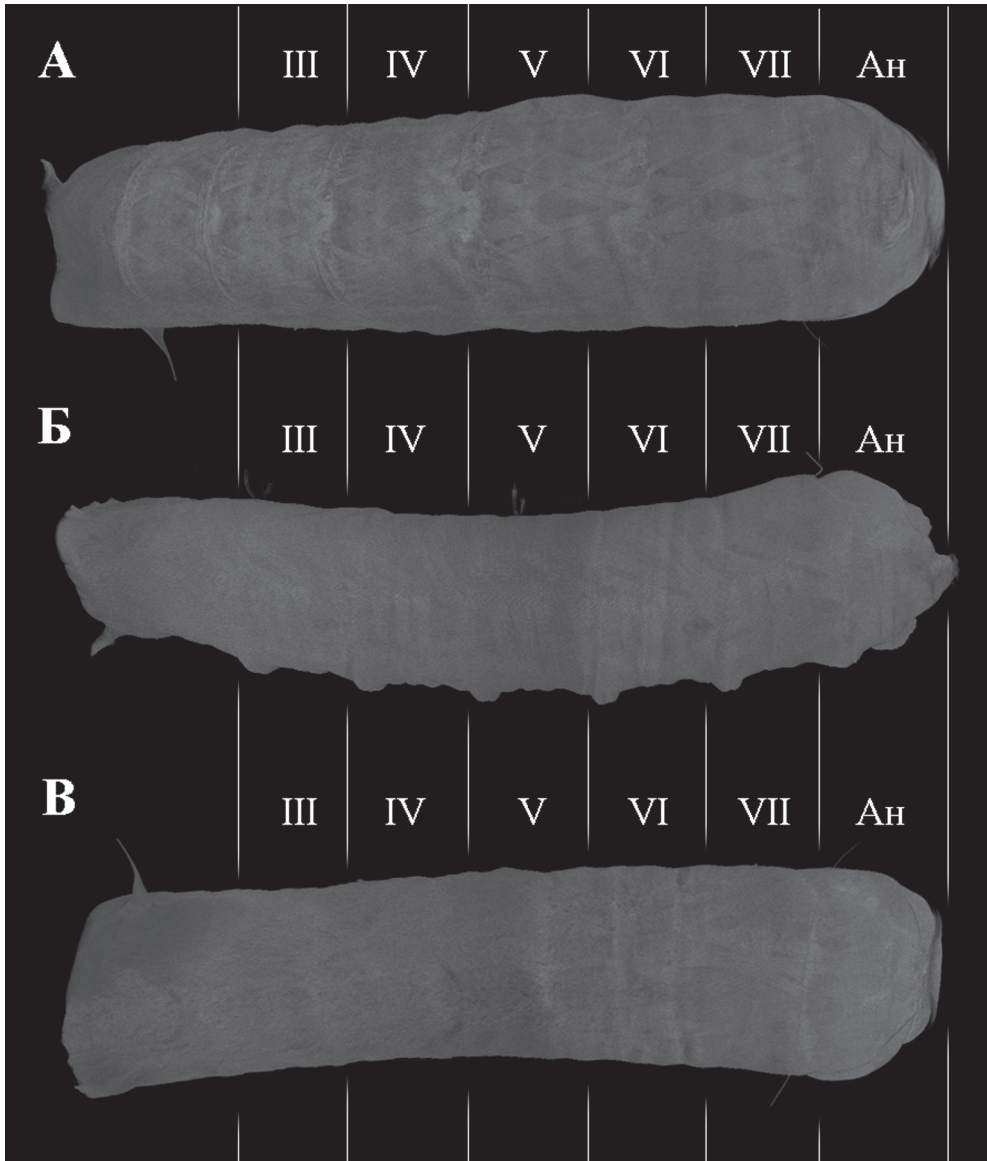


Рис. 5. *Bactrocera dorsalis* (Hendel), общий вид задней части тела личинки сверху (А), сбоку (Б) и снизу (В).

Ан – анальный сегмент, III–VII – брюшные сегменты.

Мышца *M28*, 1 непарный пучок, идет от передней латеральной части сегмента VII к переднему краю анального отдела вентральнее мышц *M26*.

Мышца *M29*, 1 непарный пучок, тянется от передней части боковой стенки сегмента VII вентральнее мышц *M28* к передней части боковой стенки анального отдела.

Мышца *M30*, 1 непарный пучок, идет от передней части боковой стенки сегмента VII вентральнее мышц *M26* и латеральнее мышц *M36* и *M37* к передней части боковой стенки анального отдела.

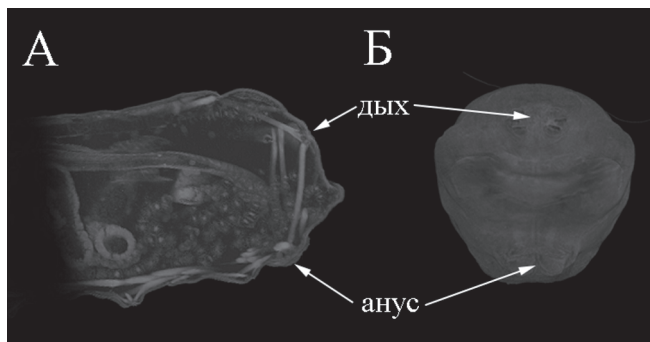


Рис. 6. *Bactrocera dorsalis* (Hendel), внутреннее строение анальной части тела личинки.

Дых – дыхальце.

Мышца *M31*, 1 непарный пучок, связывает переднюю часть боковой стенки сегмента VII вентральнее мышцы *M30* с передней частью боковой стенки анального отдела (передняя граница сегмента) вентральнее мышцы *M29*.

Мышца *M32*, 5 пучков, идет от передней части вентральной стенки сегмента VII к передней части вентральной стенки анального отдела.

Мышца *M33*, 5 пучков, соединяет переднюю часть брюшной стенки сегмента VII (граница сегмента) латеральнее мышцы *M32* с передней частью вентролатеральной стенки анального отдела латеральнее мышц *M34*.

Мышца *M34*, 5 пучков, тянется от передней части боковой стенки сегмента VII дорсальнее *M31* к передней части боковой стенки анального отдела ближе к центральной оси тела, чем мышцы *M33*.

Мышца *M35*, 1 непарный пучок, соединяет переднюю часть боковой стенки сегмента VII латеральнее мышцы *M34* с передней частью вентролатеральной стенки анального отдела латеральнее мышцы *M33*.

Дорсовентральная мышца *M36*, 1 непарный пучок, прикрепляется латерально к передней границе сегмента VII ближе к оси тела, чем мышца *M30*.

Дорсовентральная мышца *M37*, 3 пучка, прикрепляется латерально к средней области сегмента VII позади *M36* и латеральнее *M28*, ближе к оси тела, чем мышца *M30*.

Дорсовентральная мышца *M38*, 1 непарный пучок, прикрепляется латерально к заднему краю сегмента VII позади *M37* латеральнее *M27* и *M28*.

Мышца *M39*, 1 непарный пучок, вентральная поперечная мышца, расположена близко к заднему краю сегмента VII.

Мышца *M40*, 1 непарный пучок, связывает переднюю часть дорсальной стенки анального отдела с дорсальной частью терминальных дыхалец.

Мышца *M41*, 1 непарный пучок, идет паралатерально от вентральной части анального отдела к вентральной части терминальных дыхалец.

Мышца *M42*, 1 непарный пучок, тянется парамедиально от вентральной части анального отдела к вентральной части терминальных дыхалец.

Кольцевая мышца *M43* охватывает терминальные дыхальца.

Мышца *M44*, 1 непарный пучок, связывает переднюю часть дорсолатеральной стенки анального отдела с ее задней частью.

Мышцы *M45*, 3 пучка, идут от передней части вентролатеральной стенки анального отдела вентральнее *M41* к его задневентральной стенке латеральнее *M42*.

Мышца *M46*, 1 непарный пучок, дорсовентральная мышца, идет от передней дорсальной части анального отдела к его вентролатеральной стенке; функционирует как депрессор анального отдела.

Мышца *M47*, 1 непарный дорсовентральный пучок, тянется от передней дорсолатеральной части анального отдела позади *M46* к вентральной стенке отдела.

Мышца *M48*, 1 непарный дорсальный поперечный пучок, прикрепляется к средней области анального отдела и к его вентральной стенке.

Мышца *M49*, 1 непарный поперечный пучок, наклонно простирающийся через анальный отдел от задней части его дорсолатеральной стенки к вентролатеральной стенке.

Мышца *M50*, 1 непарный пучок, связывает вентролатеральную стенку анального отдела с прямой кишкой латеральнее мышцы *M41*.

Мышца *M51*, 1 непарный пучок, связывают боковую стенку анального отдела латеральнее мышцы *M46* с противоположной боковой стенкой латеральнее мышцы *M49*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мы впервые полностью изучили мышечную систему личинки представителя сем. Tephritidae, которая оказалась сходной с той частью мускулатуры *Rhagoletis pomonella*, вида этого же семейства, которая была изучена Снодграссом (Snodgrass, 1923). У *Bactrocera dorsalis* также найдены «брюшные тяжи» (в данной статье мышцы *M13–M16*) и диагональные мышцы по всему телу, образующие каркас (в данной статье дорсовентральные мышцы сегментов груди и брюшка).

Проведено сравнение мускулатуры *Bactrocera dorsalis* с мускулатурой *Drosophila melanogaster* – вида с наиболее подробно изученной личинкой среди круглошовных двукрылых (Diptera Cyclorhapha) (Wipfler et al., 2012b). Несмотря на то, что *B. dorsalis* и *D. melanogaster* – представители не только разных семейств (Tephritidae и Drosophilidae), но и не близко родственных надсемейств Acalypratae (Tephritoidea и Ephydroidea), набор мышц у них очень сходный. Вероятно, сходство личиночной мускулатуры у высших акалптратных мух (Diptera, Cyclorhapha, Acalypratae) объясняется специфическим образом жизни.

Места прикрепления и степень развития мышц несколько отличаются: так, у *D. melanogaster* мышцы *M7* и *M8* тянутся от заднего конца вентральных отростков фарингеального склерита к вентральной аподеме мандибулярного склерита, в то время как у *B. dorsalis* эти мышцы идут от дорсальной поверхности вентральных отростков фарингеального склерита к мембране задней поверхности вентральной аподемы мандибулярного склерита и зубному склериту, который примыкает к указанной аподеме. Таким образом, у личинок *B. dorsalis* плечо рычага, образованного мышцами *M7* и *M8* и фарингеальным склеритом, становится больше, поэтому при одинаковом мы-

шечном усилии производимое действие будет эффективнее, чем у дрозофилы. Кроме этого, мышцы *M10* у *B. dorsalis* развиты сильнее, чем у *D. melanogaster*, что дополнительно усиливает фарингеальный склерит.

Более сильное развитие мышц фарингеального склерита и ротовых крючьев у *B. dorsalis* по сравнению с *D. melanogaster* может быть связано с прокладыванием личинками ходов в разных субстратах (у *B. dorsalis* – ткани плодов и почва (при зарывании перед окукливанием), у *D. melanogaster* – разлагающиеся субстраты). Усиление мускулатуры фарингеального склерита, возможно, нужно также для защиты склеритов во время ударов о субстрат при так называемых «прыжках» личинок – специфической манере передвижения личинок *B. dorsalis*.

Мышцы в IV сегменте брюшка *B. dorsalis* на рис. 4, возможно, сокращены из-за перистальтики. На нашем материале видно, однако, что сокращение мышц в тех случаях, когда они прикрепляется не к склеритам, может визуалью изменять расположение мест их прикрепления относительно других мышц, вероятно, за счет стягивания стенки тела. Тем не менее, мы предполагаем, что сравнительный анализ мышц рото-плоточного аппарата может быть полезным для определения видов на личиночной стадии – степень развития мышц и места их прикрепления могут различаться в связи с особенностями строения склеритов у разных видов Tephritidae.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность специалистам ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» за помощь в сборе материала при выполнении данной работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Т. В. Галинской выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 18–74–00035). Работа О. Г. Овчинниковой выполнена на базе Зоологического института РАН (гостема АААА-А19-119020690082–8) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Л. В., Камаев И. О. 2017. Таксономический статус и инвазионная активность восточной фруктовой мухи *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). Карантин растений. Наука и практика **20** (2): 20–55.
- Камаев И. О. 2017. Идентификация личинок карантинных для Российской Федерации видов мух-пестрокрылок (Diptera: Tephritidae). Карантин растений. Наука и практика **22** (4): 52–64.
- Кандыбина М. Н. 1977. Личинки плодовых мух-пестрокрылок (Diptera, Tephritidae). Л.: Наука, 211 с.
- Balmès V., Mouttet R. 2017. Development and validation of a simplified morphological identification key for larvae of tephritid species most commonly intercepted at import in Europe. EPPO Bulletin **47** (1): 91–99.
- Bauernfeind R., Schneeberg K., Beutel R. G. 2015. The larval head of *Exechia* (Mycetophilidae) and *Biblio* (Bibionidae) (Diptera). Arthropod Structure and Development **44**: 326–345.
- Birket-Smith S. J. R. 1984. Prolegs, legs and wings of insects. Entomograph **5**: 1–128.
- Carroll L. E., Norrbom A. L., Dallwitz M. J., Thompson F. C. 2006. Pest fruit flies of the world – larvae. Version: 9th April 2019. delta-intkey.com [URL: <http://delta-intkey.com/fl/index.htm>].
- Gignac P. M., Kley N. J. 2014. Iodine-enhanced micro-CT imaging: Methodological refinements for the study of the soft-tissue anatomy of post-embryonic vertebrates. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution **322** (3): 166–176.
- Martín-Vega D., Niederegger S. 2015. Larval muscle attachment site (MAS) patterns are a conserved character among Piophilini flies (Diptera, Piophilidae). Deutsche Entomologische Zeitschrift **62** (2): 239–245.
- Neugart C., Schneeberg K., Beutel R. G. 2009. The morphology of the larval head of Tipulidae (Diptera, Insecta) – The dipteran ground plan and evolutionary trends. Zoologischer Anzeiger **248**: 213–235.

- Niederegger S., Döge K. P., Peter M., Eickhölder T., Mall G. 2017. Connecting the dots: From an easy method to computerized species determination. *Insects* **8** (2): 52.
- Schneeberg K., Friedrich F., Courtney G. W., Wipfler B., Beutel R. G. 2012. The larvae of Nymphomyiidae (Diptera, Insecta) – Ancestral and highly derived? *Arthropod Structure and Development* **41**: 293–301.
- Snodgrass R. E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. New York, London: McGraw-Hill Book Co., Inc., 667 p.
- Snodgrass R. E. 1923. The anatomy and metamorphosis of the apple maggot (*Rhagoletis pomonella* Walsh.). *Journal of the Washington Academy of Sciences* **13**: 260–261.
- White I. M., Elson-Harris M. M. 1992. *Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics*. Wallingford: CAB International, 601 p.
- Wipfler B., Courtney G. W., Craig D. A., Beutel R. G. 2012a. First μ -CT-based 3D reconstruction of a dipteran larva – The head morphology of *Protanyderus* (Tanyderidae) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology* **273**: 968–980.
- Wipfler B., Schneeberg K., Löffler A., Hünefeld F., Meier R., Beutel R. G. 2012b. The skeletomuscular system of the larva of *Drosophila melanogaster* (Drosophilidae, Diptera) – A contribution to the morphology of a model organism. *Arthropod Structure and Development* **42**: 47–68.

COMPUTER MICROTOMOGRAPHY OF THE 3RD INSTAR LARVA
OF THE EASTERN FRUIT FLY *BACTROCERA DORSALIS* (HENDEL, 1912)
(DIPTERA, TEPHRITIDAE), WITH NEW DATA ON MORPHOLOGICAL
CHARACTERS OF FRUIT FLIES' LARVAE USEFUL
FOR SPECIES DIAGNOSTICS

T. V. Galinskaya, O. G. Ovtshinnikova, I. O. Kamaev, M. Yu. Arapova, L. Yu. Kryuchkova

Key words: Diptera, tomography, diagnostics, quarantine species.

SUMMARY

The results of a study of the muscular system of the larva of the eastern fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae), a quarantine pest of many fruit crops, by X-ray computer microtomography (micro-CT) are presented. The muscles of *Bactrocera dorsalis* were compared with those of *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera, Drosophilidae) as the most thoroughly studied larva of the Diptera Cyclorrhapha. Despite belonging to different unrelated families, a similar set of muscles was found in these species, the differences being present in the places of their attachment and degree of development.

The stronger muscle development of pharyngeal scleritis and oral hooks in *Bactrocera dorsalis* compared to *Drosophila melanogaster* can be associated with the larval habitation in different substrates (*Bactrocera dorsalis* – fruit tissues and soil (when buried before pupation), *Drosophila melanogaster* – decaying substrates).