УДК 595.773.4

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАНДИБУЛЯРНОГО СКЛЕРИТА И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ЛИЧИНОК ТРЕТЬЕГО ВОЗРАСТА СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ПЛОДОВОЙ МУХИ *CERATITIS CAPITATA* (WIEDEMANN, 1824) (DIPTERA, TEPHRITIDAE)

© 2020 г. И. О. Камаев, 1* Т. В. Галинская, 1,2** О. Г. Овчинникова 3***

¹ Научно-методический отдел энтомологии Всероссийского центра карантина растений ул. Пограничная, 32, пос. Быково, Раменский р-н, Московская обл., 140150 Россия *e-mail: ilyakamayev@yandex.ru ² Кафедра энтомологии Биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова Ленинские горы, 1−12, Москва, 119234 Россия **e-mail: nuha1313@gmail.com ³30ологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия ***e-mail: brach@zin.ru

> Поступила в редакцию 9.03.2020 г. После доработки 23.10.2020 г. Принята к публикации 23.10.2020 г.

Средиземноморская плодовая муха Ceratitis capitata (Wiedemann, 1824) — важный карантинный вредитель для стран Евразийского экономического союза. Традиционно этот вид идентифицируют морфологическими методами по признакам личинок 3-го возраста, обнаруживаемых в импортируемой плодовой продукции. В связи с разногласиями специалистов в оценке признаков мандибулярного склерита личинок 3-го возраста C. capitata в карантинной фитосанитарной диагностике представляется важным исследовать внутривидовую изменчивость данной структуры. В результате изучения коллекционных и изготовленных авторами микропрепаратов было показано, что морфометрические параметры мандибулярного склерита C. capitata варьируют в широких пределах. На нашем материале не удалось показать связи состояния признаков с географическим происхождением или видами плодов, в которых обнаружены личинки. Изменчивость признаков внутри выборки из одного региона превышает различия между выборками из разных регионов. Таким образом, полученные данные об изменчивости строения мандибулярного склерита личинки 3-го возраста с учетом сведений об инвазионной активности и широком трофическом спектре этого вида позволяют сделать заключение о широкой норме реакции у средиземноморской плодовой мухи.

Ключевые слова: двукрылые, личинки мух-пестрокрылок, средиземноморская плодовая муха, диагностика, карантинные виды.

DOI: 10.31857/S036714452004005X

Средиземноморская плодовая муха *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) относится к числу экономически значимых вредителей плодовых культур, имеющих статус карантинного вида во многих странах мира, включая страны Евразийского экономического союза. Данный вид повреждает плоды по меньшей мере 80 видов растений, к числу которых относятся многие культуры цитрусовых, тропических и субтропических плодовых растений, а также характерные для умеренных широт косточковые и семечковые культуры. *Ceratitis capitata* принадлежит к видам с высокой инвазионной активностью и в настоящее время отмечен в странах Южной Европы, Передней Азии, Африки, Северной и Южной Америки. Распространяется этот вредитель главным образом с плодовой продукцией, в которой развиваются его личинки (ЕРРО, 2020; CABI, 2019). По данным Всероссийского центра карантина растений, за 2018 год было отмечено 1219 находок личинок средиземноморской плодовой мухи в подкарантинной продукции и материалах.

Традиционно фитосанитарные лаборатории идентифицируют Ceratitis capitata по признакам личинки третьего возраста, выявляемой в импортируемой плодовой продукции. Набор диагностических признаков при этом очень ограничен в связи с редукцией головной капсулы у личинок круглошовных двукрылых, к которым относится семейство мух-пестрокрылок (Tephritidae); среди ее структур сильно склеротизованы только части ротоглоточного аппарата. Одним из важнейших признаков для идентификации данного вида вредителя считается форма мандибулярных склеритов (ротовые крючья), представляющих собой часть ротоглоточного аппарата. В частности, для различения родов мух-пестрокрылок, в том числе Ceratitis, использовались направление вентральной аподемы и выраженность шейки мандибулярных склеритов (Frías et al., 2005; ISPM 27, 2015; Balmés, Mouttet, 2017), а также наличие или отсутствие добавочного (преапикального) зубца на вентральном крае мандибулярного склерита (White, Elson-Harris, 1992). В работе М. Н. Кандыбиной (1977) отсутствие добавочного зубца отмечено в качестве признака, отличающего C. capitata от не карантинного для EAЭC C. cosyra (Walker, 1849) – двух наиболее часто встречающихся в плодовой продукции видов. Другие исследователи (Carroll et al., 2004) считают, что добавочный зубец иногда может быть развит у C. capitata и его наличие нельзя использовать для разделения видов рода Ceratitis (С. capitata, С. cosyra, FAR-комплекс: С. rosa Karsch, 1887, C. anonae Graham, 1908, C. fasciventris (Bezzi, 1920)) (Steck, Ekesi, 2015). В последней работе (Steck, Ekesi, 2015) на материале по 39 личинкам из разных географических популяций также было показано, что выраженность этого признака варьирует вплоть до полного отсутствия зубца. Обсуждаемый признак (наличие/отсутствие добавочного зубца) был учтен в определительных таблицах личинок мух-пестрокрылок, наиболее часто встречающихся в импортируемой плодовой продукции, в том числе для С. capitata, С. cosyra и видов FAR-комплекса (Balmés, Mouttet, 2017). При этом сведения об изменчивости мандибулярного склерита C. capitata крайне ограничены.

В связи с различной оценкой признаков мандибулярного склерита личинок третьего возраста *С. саріtаta* в карантинной фитосанитарной диагностике представляется важным исследовать внутривидовую изменчивость данной структуры для развития методов идентификации средиземноморской плодовой мухи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего было исследовано 124 коллекционных и приготовленных авторами микропрепаратов личинки третьего возраста *С. capitata* из следующих регионов мира. **Алжир.** Экспертиза,

Центральная карантинная лаборатория (ЦКЛ) (материалы М. Н. Кандыбиной; коллекция ЗИН РАН – далее ЗИН), 2 экз. Египет. Экспертиза, ЦКЛ (ЗИН), 1 экз.; апельсины, экспертиза, ЦКЛ, XII.1977 (энтомологический фонд ФГБУ «ВНИИКР» – далее ВНИИКР), 1 экз.; апельсины, сборы и экспертиза, III.2018, XII.2018 (ВНИИКР), 23 экз.; мандарины, экспертиза, XII.2018 (ВНИИКР), 4 экз. Испания. Мандарины, XII.2004 (ЗИН), 1 экз. Италия. Экспертиза, ЦКЛ (материалы М. Н. Кандыбиной; ЗИН), 1 экз. Греция. Плоды сливы, экспертиза, ЦКЛ, 1974 (ВНИИКР), 1 экз. Украина. Одесса, очаг¹, 1966, ЦКЛ (материалы М. Н. Кандыбиной; ЗИН), 1 экз. Турция. Апельсины, экспертиза, XII.2018, XI.2019 (ВНИИКР), 5 экз.; мандарины, экспертиза, XII.2018, XI.2019 (ВНИИКР), 3 экз.; плоды сливы, экспертиза, XII.2019 (ВНИИКР), 1 экз. Перу. Биофабрика Centro de Production de Moscas de la Fruta, III.2017 (ВНИИКР), 5 экз.

Микропрепараты изготавливали по модифицированной методике на основе общепринятой (ISPM 27, 2015; Камаев, 2017), при которой производились отсечение только анального фрагмента тела и последующее раздельное вываривание частей тела личинки в 10%-ном растворе КОН. В дальнейшем части тела помещали в глицерин или жидкость Хойера таким образом, чтобы передняя часть тела (и, соответственно, ротоглоточный аппарат) находилась в латеральной проекции, а анальный фрагмент наружной поверхностью вверх. По изготовленным препаратам проводили идентификацию личинок или проверку ранних определений с использованием всей совокупности морфологических признаков, предложенных разными авторами (Кандыбина, 1977; White, Elson-Harris, 1992; Carroll et al., 2004; Frías et al., 2005; Balmés, Mouttet, 2017).

Микроскопирование мандибулярного склерита проводили в проходящем свете с помощью микроскопа ZEISS Axio Imager 2 (увеличение 100–200×) на базе Всероссийского центра карантина растений. Фотографирование и последующая обработка с проведением морфометрии были выполнены с программным обеспечением (ПО) Zen 2.3.

Морфометрию мандибулярного склерита 55 личинок третьего возраста C. capitata из пяти стран проводили по следующим параметрам (рис. 1): H — высота от середины отрезка L до края вогнутой поверхности вершинного зубца; L — расстояние от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы; dl_{15} — ширина вентральной аподемы на отрезке прямой, проведенной под углом 15° от середины L; l_{90} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под прямым углом от середины L; l_{30} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 45° от середины L; l_{30} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 30° от середины L; l_{10} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 10° от середины L. В тексте и таблицах даны средние значения и стандартное отклонение в μ м.

Математический анализ морфометрических параметров был проведен с помощью ПО PAST v. 4.01 (Наmmer et al., 2001). Множественное сравнение выборок из-за их неравномерности проводили с помощью непараметрического теста Краскелла—Уоллиса (Н). Для выявления влияния разных факторов на морфометрические параметры использовали параметрический двухфакторный дисперсионный анализ (MANOVA) с апостериорными множественными сравнениями при помощи критерия Тьюки (Q) с предварительным тестированием выборок на соответствие нормальному распределению (критерии Шапиро—Уилка и Андерсона—Дарлинга, p > 0.05). Корреляционный анализ проводили с использованием коэффициента Спирмена (rs). Уровень значимости — p < 0.05. Для оценки вклада тех или иных морфометрических параметров в общую изменчивость мандибулярного склерита применяли метод главных компонент (PCA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тело личинки 3-го возраста подразделяется на псевдоцефалон (= ложноголова), три грудных сегмента и удлиненное брюшко. Псевдоцефалон втянут в переднегрудь.

¹ Очаг впоследствии был ликвидирован (Кандыбина, 1977).

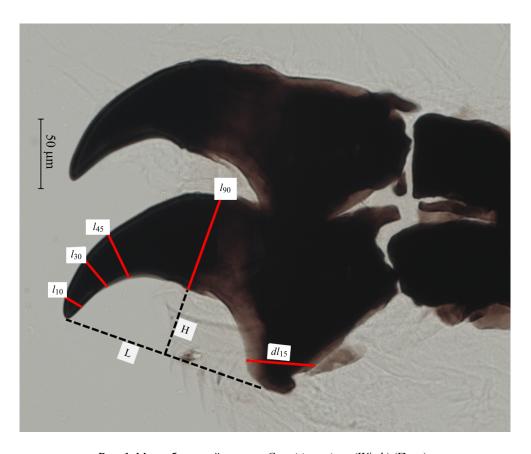


Рис. 1. Мандибулярный склерит Ceratitis capitata (Wied.) (Перу).

 ${
m H}$ — высота от середины отрезка L до края вогнутой поверхности вершинного зубца; L — расстояние от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы; dl_{15} — ширина вентральной аподемы на отрезке прямой, проведенной под углом 15° от середины L; l_{10} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 10° от середины L; l_{30} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 30° от середины L; l_{45} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 45° от середины L; l_{90} — ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под прямым углом от середины L.

Части ротоглоточного аппарата (= цефалофарингеального скелета) сильно склеротизованы и видны сквозь наружную кутикулу. В ротоглоточный аппарат входят парные мандибулярные склериты (ротовые крючья), а также парные зубные, гипостомальные, субгипостомальные (сросшиеся в один), парастомальные, передние, фарингеальные склериты и непарный эпистомальный склерит (Кандыбина, 1977).

Особенности строения мандибулярного склерита Ceratitis capitata

Мандибулярные склериты (называемые также ротовыми крючьями (Кандыбина, 1977) или мандибулами (Frías et al., 2005)) личинок третьего возраста Tephritidae представляют собой парные, одинаково развитые образования. Каждый мандибулярный склерит в виде треугольной пластинки с серповидно загнутым вершинным зубцом и расширенным основанием, которое продолжается в оттянутый дорсокаудальный уча-

сток с разной степенью выраженности шейки склерита и отростка, или дорсальной аподемы (Frías et al., 2005) (= постеродорсальный отросток: Кандыбина, 1977). Вентральный край склерита вогнутый и может нести преапикальный (дополнительный, предвершинный) зубец; край продолжается в угловидный выступ (Кандыбина, 1977), или вентральную аподему (Frías et al., 2005). У видов рода *Ceratitis* сзади к вентральной аподеме вплотную примыкает самостоятельное образование — зубной склерит (Кандыбина, 1977).

Мандибулярный склерит личинки третьего возраста *С. capitata* характеризуется следующими особенностями, которые разными авторами предложено использовать в диагностических целях:

- склерит хорошо склеротизован (Frías et al., 2005);
- вершинный зубец короткий, серповидно загнут апикально (Кандыбина, 1977; Frías et al., 2005);
- преапикальный зубец на вентральном (вогнутом) крае склерита отсутствует или развит (Carroll et al., 2004; Steck, Ekesi, 2015; Balmés, Mouttet, 2017);
- задний край склерита с выраженной шейкой (ISPM 27, 2015); этот признак указывается для всех видов рода *Ceratitis*;
 - дорсальная аподема заостренная и направлена назад (Frías et al., 2005);
- вентральная аподема не направлена назад, перпендикулярна дорсальному краю мандибулярного склерита; этот признак также указывается для всех видов рода *Ceratitis* (Frías et al., 2005; Balmés, Mouttet, 2017).

Изменчивость мандибулярного склерита Ceratitis capitata

Пигмента ция. Мандибулярный склерит личинки третьего возраста *С. саріtаtа* хорошо склеротизован, но пигментирован неравномерно. У всех 124 изученных личинок вентральная аподема не полностью пигментированная, в особенности ее передний край (см. рис. 1). У 85 % экземпляров место перехода вершинного зубца в основную часть мандибулярного склерита заметно светлее окружающих участков, иногда светлоокрашенный участок может быть хорошо заметен только при увеличении 200×. Сходная неравномерная пигментация мандибулярного склерита показана на рисунке данного вида М. Н. Кандыбиной (1977), часто наблюдается также у личинок второго возраста *С. саріtаta* (Frías et al., 2005), у личинок третьего возраста *С. rosa*, *С. fasciventris* (Steck, Ekesi, 2015) и некоторых видов родов *Bactrocera*, *Dacus* и *Zeugodacus* (Кандыбина, 1977; Balmés, Mouttet, 2017).

В е р ш и н н ы й з у б е ц. Форма апикальной части вершинного зубца характеризуется значительной изменчивостью. В результате исследования 121 экз. нами выделены три состояния данного признака: зубец *притупленный* (рис. 2), дорсальный и вентральный (вогнутый) края зубца не сразу соединяются в одной вершине, а разделены плоской, закругленной или скошенной площадкой (67 экз., 55.4 %); *заостренный* (рис. 1, 3), вентральный и дорсальный края зубца сходятся в одной вершине (21 экз., 17.3 %); и *промежуточный* (33 экз., 27.3 %). Первый тип хорошо дифференцируется от двух других по значениям ширины верхней половины вершинного зубца (l_{10} и l_{30}). В случае притупленного зубца среднее значение l_{10} равно 21.3 ± 2.3 и $l_{30} - 32.2 \pm 3.7$ µм

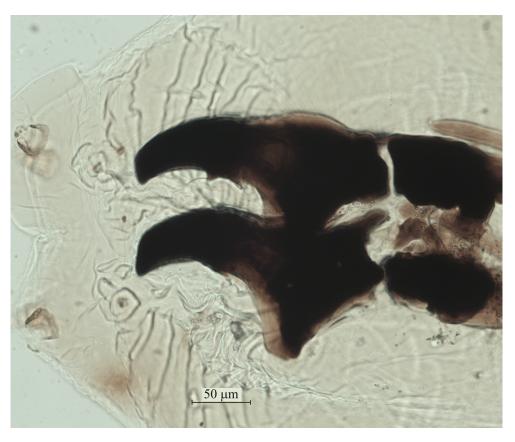


Рис. 2. Притупленный вершинный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Турция, плоды мандарина).

(n = 23), тогда как для двух других l_{10} составляет соответственно 15.3 ± 2.4 (n = 15) и 15.6 ± 2.1 µм (n = 17), и l_{30} – 28.3 ± 2.6 µм и 26.8 ± 4.2 µм. Различия статистически значимы: для l_{10} : F = 32.5; df = 54; p < 0.001 и для l_{30} : F = 7.4; df = 54; p = 0.001. Заостренный вершинный зубец C. capitata напоминает таковую структуру у C. cosyra, C. rosa, Bactrocera dorsalis (Hendel, 1912) и B. zonata (Saunders, 1841), которые часто встречаются в импортируемой растительной продукции (Кандыбина, 1977; Steck, Ekesi, 2015; Balmés, Mouttet, 2017).

Вентральный (вогнутый) край вершинного зубца чаще всего неровный и может нести различные образования: преапикальный зубец или складку, которая может в свою очередь прикрывать преапикальный зубец (см. фото SEM в работе Стека и Экеси (Steck, Ekesi, 2015)). В то же время, у 122 экз. (97.5 % от всех изученных) от вентрального края вершинного зубца наблюдается формирование небольшой плоской аподемы, направленной параллельно краю мандибулярного склерита и расширяющейся кзади, часто с потерей пигментации (рис. 1–5). Это образование заметно на фотографиях мандибулярного склерита видов рода *Ceratitis*, включая *С. capitata*, в работе Стека и Экеси (Steck, Ekesi, 2015). Хорошо развитая аподема вентрального края вершинного зубца может быть ошибочно принята за преапикальный зубец. В настоящем исследо-

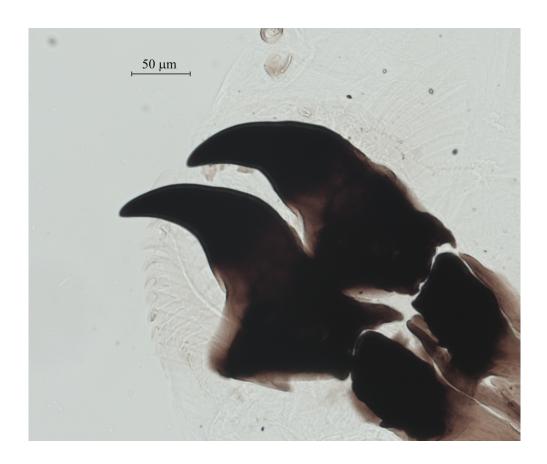


Рис. 3. Заостренный вершинный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Перу).

вании во всех случаях, когда у личинок был отмечен преапикальный зубец (42 экз.), наблюдалась и данная аподема. По нашему предположению, которое основано на результатах микротомографии *Bactrocera dorsalis* (Галинская и др., 2020), аподема вогнутого края *С. саріtаtа* служит местом отхождения мембраны, к которой прикрепляются мышцы ротоглоточного аппарата.

Преапикальный зубец. Отсутствие преапикального зубца отмечено у 66.1% из 124 изученных экземпляров (рис. 3). Частота проявления этого признака различается у личинок из разных стран (табл. 1): в материале из Египта этот показатель составлял 82.8%, из Турции -61.9%.

Мы выделяли три состояния признака «наличие преапикального зубца» – крупный, мелкий или слаборазвитый зубец (рис. 1, 4, 5), в целом следуя подходу Стека и Экеси (Steck, Ekesi, 2015).

Крупный зубец хорошо заметен при небольшом увеличении ($100 \times$), отчетливо выступает за складку вентрального (вогнутого) края склерита (см. рис. 4). Это состояние признака отмечено у 18.5 % изученных личинок: в материале из Турции – у экзем-

Таблица 1. Число личинок третьего возраста *Ceratitis capitata* (Wied.) с разным состоянием признака «преапикальный зубец мандибулярного склерита» в материале из разных стран

	Состояние признака					
Страна и число исследованных экземпляров		Наличие				
	Отсутствие	Крупный	Мелкий	Слабо- развитый	Асимметричное проявление	
Египет (29)	24	2	2	1	_	
Турция (84)	52	18	12	2	4	
Перу (5)	3	1	-	1	2	
Алжир (2)	2	_	_	_	_	
Греция (1)	_	1	_	_	_	
Испания (1)	_	1	_		_	
Италия (1)	_	-	1		_	
Украина, очаг 1966 г. (1)	1	-	_		_	

пляров из плодов мандарина и сливы (21.4 %), в материале из Египта – у экземпляров из плодов мандарина (6.9 %), а также у единичных экземпляров из Испании (плоды мандарина), Греции (плоды сливы) и Перу (искусственная питательная среда).

Мелкий зубец плохо заметен на небольшом увеличении $(100\times)$ и отчетливо различим при большем увеличении $(200\times)$, так как слабо выступает за складку вентрального (вогнутого) края склерита (рис. 5). Это состояние признака представлено у 12.1 % исследованных экземпляров (личинки из Турции, Египта и Италии).

Слаборазвитый зубец неотчетливый, часто слабо различим на фоне неровного края склерита (рис. 1, *сверху*). Отмечен у 3.2 % экземпляров из Египта, Турции и Перу.

Таким образом, проявление признака наличия преапикального зубца разной степени развития наблюдается в разных географических популяциях личинок третьего возраста средиземноморской плодовой мухи. Полученные данные в целом согласуются с уже известными сведениями (Steck, Ekesi, 2015).

Асимметричное проявление признака, а именно формирование преапикального зубца только на одном склерите, тогда как второй лишен данного признака (флуктуирующая асимметрия), отмечено у 4 из 124 исследованных личинок (рис. 5). В литературе данное явление не было отмечено (Carroll et al., 2004; Steck, Ekesi, 2015), ранее нами оно было показано на сравнительно небольшом материале (Kamayev, Galinskaya, 2018).

Шейка мандибулярного склерита выражена и несет хорошо развитую заостренную дорсальную аподему (Frías et al., 2005). Из 124 изученных экзем-

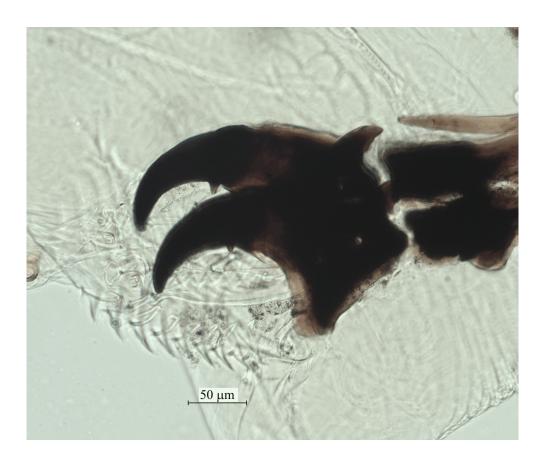


Рис. 4. Крупный преапикальный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Турция, плоды мандарина).

пляров у 99 (79.8 %) была выявлена особая структура — отверстие в центральной части шейки склерита, из них у 27 экз. было также обнаружено явное отверстие в склерите в базальной части вентральной аподемы (рис. 4, 5). Возможно, что проявление данного признака зависит от степени склеротизации и пигментации мандибулярного склерита. Аналогичные образования хорошо заметны у представителей родов Васtrocera и Zeugodacus (Кандыбина, 1977; Balmés, Mouttet, 2017) и некоторых представителей рода Ceratitis (Steck, Ekesi, 2015); у изученного нами ранее с помощью микротомографии вида Bactrocera dorsalis также имеется сходное отверстие в центральной части шейки мандибулярного склерита. В известных нам публикациях рассматриваемый признак не обсуждается, а назначение данных отверстий неизвестно.

Морфометрические признаки мандибулярного склерита Ceratitis capitata

Расстояние от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы (L) у изученных личинок третьего возраста C. capitata (n = 55) варьирует от 124.3 до 176.3 μ M, в среднем составляя 147.3 μ M (табл. 2). Статистически значимых различий

Таблица 2. Морфометрические параметры мандибулярного склерита личинок 3-го возраста Ceratitis capitata (Wied.) из разных стран, в µм

E		Страна (число	Страна (число исследованных экземпляров))OB)		Среднее значение
Параметр	Египет (29)	Турция (18)	Перу (5)	Алжир (2)	Греция (1)*	(для 55 экз.)
ı	147.5 ± 11.3 (124.3; 176.3)	146.6 ± 8.3 (134.3; 164.1)	146.2 ± 4.6 (140.2; 151.5)	144.6 ± 3.0 (142.5; 146.7)	165.2	147.3 ± 9.8
Н	51.3 ± 6.8 (40.5; 67.9)	48.3 ± 7.5 (37.6; 63.6)	46.4 ± 1.7 $(44.7; 48.9)$	47.6 ± 2.8 (45.6; 49.5)	43.8	49.6 ± 6.8
190	69.2 ± 11.5 (51.4; 98.3)	68.3 ± 7.6 (51.4; 79.7)	72.5 ± 3.1 (67.4; 75.9)	63.1 ± 5.4 (59.2; 66.9)	76.5	69.1 ± 9.6
1,45	36.7 ± 5.1 (27.4; 49.6)	41.0 ± 5.2 (35.0; 52.3)	36.0 ± 1.2 (34.9; 37.7)	33.2 ± 0.0	42.0	38.0 ± 5.2
I_{30}	28.0 ± 4.5 (19.7; 41.5)	32.4 ± 3.6 (26.2; 39.4)	26.4 ± 1.2 (24.8; 27.6)	26.1 ± 0.4 (25.8; 26.4)	32.3	29.3 ± 4.5
I_{10}	17.3 ± 3.9 (12.5; 30.5)	20.3 ± 3.1 (14.7; 26.5)	13.1 ± 1.4 (10.9; 14.6)	$15.8 \pm 0.1 \\ (15.7; 15.9)$	22.8	18.0 ± 4.0
dl_{15}	37.3 ± 7.6 (23.1; 52.2)	41.9 ± 4.6 (32.6; 50.1)	46.6 ± 2.4 (43.3; 49.8)	$40.6 \pm 1.3 \\ (39.6; 41.5)$	43.3	39.9 ± 6.8

Примечание. Расшифровка обозначений параметров приведена в тексте раздела «Материал и методика». В таблице даны средние значения параметра и стандартное отклонение, в скобках указаны его минимальные и максимальные. * – отмеченные знаком данные не включены в математический анализ попарного сравнения выборок.

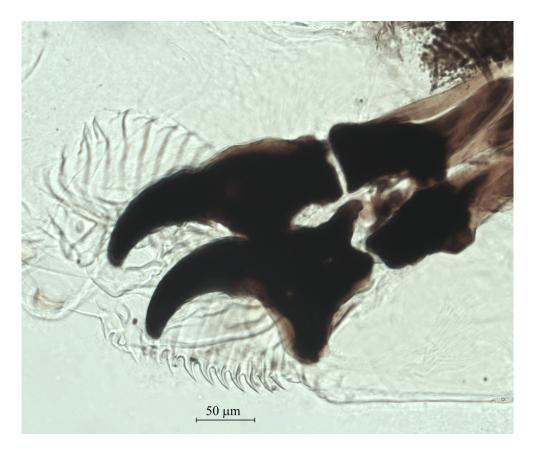


Рис. 5. Мелкий преапикальный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Турция, плоды мандарина).

по этому параметру между личинками, происходящими из разных регионов, не выявлено (H = 3.05; p = 0.54).

Высота от середины отрезка L до края вогнутой поверхности вершинного зубца (H) изменяется в пределах от 37.6 до 67.9 μ м, в среднем – 49.6 μ м. Различий между географическими популяциями выявлено не было (H = 6.1; p = 0.19).

Ширина вентральной аподемы (dl_{15}) является вариабельным показателем, в частности для личинок из Египта наблюдался самый широкий диапазон изменчивости этого показателя — 23.1—52.2 μ м. Среднее значение этого параметра для всех изученных экземпляров — 39.9 μ м.

Значения ширины вершинного зубца от центральной части к его апикальной части (ряд промеров $l_{90} - l_{45} - l_{30} - l_{10}$) последовательно уменьшаются, составляя в среднем для всех изученных экз. 69.1 - 38.0 - 29.3 - 18.0 µм соответственно указанному выше ряду промеров, однако сами показатели варьируют в широких пределах (табл. 2) и в какой-то мере определяются формой апикальной части вершинного зубца. Корреляционный анализ позволил выявить статистически значимую положительную связь

между значениями ширины вершинного зубца близкорасположенных отрезков: l_{45} – l_{30} (rs=0.88; p<0.01) и l_{30} – l_{10} (rs=0.75; p<0.01).

На следующем этапе оценивали влияние факторов «плоды растения-хозяина» и «географическое происхождение» методом двухфакторного дисперсионного анализа на наиболее многочисленном материале из Египта и Турции для плодов апельсина и мандарина (табл. 3). Полученные результаты показывают, что изменчивость признаков внутри групп, выделенных по географическому происхождению материала, довольно высокая; при этом влияние фактора «плоды растений-хозяев» на морфометрические параметры однозначно не определяется, поэтому в дальнейшем анализе этот фактор не учитывали.

Многомерный анализ морфометрических параметров мандибулярного склерита личинок третьего возраста средиземноморской мухи проводили методом главных компонент (рис. 6). На первые две компоненты приходится 62.1 % общей изменчивости. Первая компонента (41.6 % общей изменчивости) в высокой степени скоррелирована с признаками ширины вершинного зубца ($l_{45}-l_{30}-l_{10}$), вторая компонента (20.5 %) — с расстоянием от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы (L) и шириной в центральной части вершинного зубца (l_{90}). Кроме того, полученные данные и корреляционный анализ позволили определить тенденции к обратной зависимости между глубиной мандибулярного склерита (H) и шириной апикальной части вершинного зубца (l_{10}). Следует отметить, что изученные морфометрические параметры не позволяют дифференцировать личинок C. C сарітата по географическому происхождению из-за значительной вариабельности признаков мандибулярного склерита, так как изменчивость внутри групп выше уровня различий между группами.

Таблица 3. Морфометрические параметры мандибулярного склерита личинок 3-го возраста *Ceratitis capitata* (Wied.) из Египта и Турции, завезенных в плодах апельсина и мандарина, в µм

	Еги	пет	Турция		
Параметр	Плоды апельсина (n = 24)	Плоды мандарина (n = 4)	Плоды апельсина (n = 4)	Плоды мандарина (n = 12)	
L	149.3 ± 10.1	142.7 ± 12.9	145.5 ± 5.5	147.0 ± 9.8	
Н	51.1 ± 6.2^{ab}	52.1 ± 11.4^{ab}	55.1 ± 9.0^{a}	$45.0 \pm 5.4^{b**}$	
l_{90}	68.3 ± 11.0	74.9 ± 16.0	67.5 ± 11.8	69.6 ± 6.5	
l_{45}	37.4 ± 5.2^{ab}	$34.1\pm3.1^{\rm a}$	39.2 ± 3.2^{ab}	$42.0 \pm 5.9^{b**}$	
l_{30}	$28.3 \pm 4.7^{\mathrm{a}}$	$27.4\pm3.0^{\rm a}$	$33.5 \pm 4.0^{b**}$	$32.7\pm3.3^{\rm ab}$	
l_{10}	17.6 ± 4.0	16.7 ± 3.9	20.2 ± 1.7	21.0 ± 3.2	
$dl_{_{15}}$	37.2 ± 7.7	37.3 ± 8.3	38.3 ± 5.6	43.4 ± 4.1	

 Π р и м е ч а н и е. Обозначения как в табл. 1. Приведены средние значения параметра и стандартное отклонение. Статистически значимые различия, определенные в ходе апостериорных множественных сравнений с помощью критерия Тьюки при проведении двухфакторного дисперсионного анализа, отмечены разными надстрочными буквами (** при 0.01).

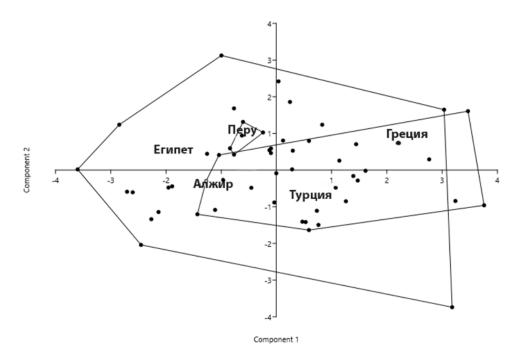


Рис. 6. Результаты ординации морфометрических параметров мандибулярного склерита личинок 3-го возраста *Ceratitis capitata* (Wied.) в зависимости от их географического происхождения методом главных компонент (PCA).

Точками показаны изученные особи (55 экз.) в системе координат из первой и второй компонент (component 1 и 2 соответственно). Многоугольниками показаны географические популяции (от наименьшего к наибольшему) из Перу, Турции и Египта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение мандибулярного склерита *С. capitata* – один из ключевых признаков, используемых для диагностики этого карантинного вредителя. При этом, как было показано в настоящем исследовании, указанной структуре свойственна чрезвычайно высокая степень изменчивости формы, в частности, апикальной части вершинного зубца, наличия преапикального зубца и степени его развития. Последний признак проявляется в различных географических популяциях и обнаружен нами в материале из Греции, Испании, Италии, Турции, Египта и Перу. Ранее уже было отмечено, что признак наличия и степени развития преапикального зубца не может быть использован для дифференциации наиболее часто встречающихся в импортируемых плодах видов рода *Ceratitis* (Steck, Ekesi, 2015). К тому же проявление флуктуирующей асимметрии затрудняет использование некоторых диагностических схем, в которых преапикальный зубец является одним из ключевых разграничивающих признаков. Более того, по ряду признаков мандибулярный склерит *С. capitata* напоминает таковой других близких или сходных видов, которые встречаются в импортируемой плодовой продукции.

Нами была изучена также аподема вентрального края вершинного зубца мандибулярного склерита *С. саріtаta*, которая представлена у подавляющего большинства из-

ученных экземпляров. Мы предполагаем, что к этой аподеме может быть прикреплена мембрана, к которой идут мышцы ротоглоточного аппарата. Данная структура наряду с отверстиями в шейке и в основании вентральной аподемы склерита отмечена у других видов мух-пестрокрылок, часто встречающихся в сходных видах импортируемой продукции.

Морфометрические параметры мандибулярного склерита *С. capitata* варьируют в широких пределах, на нашем материале не удалось показать значение факторов «географическое происхождение» и «плоды растений-хозяев». Полученные данные показывают, что изменчивость внутри групп, выделенных по географическому принципу, превышает различия между этими группами. Для карантинной фитосанитарной диагностики полученные сведения означают, что существующие диагностические протоколы для идентификации личинок третьего возраста *С. capitata* морфологическими методами нуждаются в тщательном анализе и корректировке.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность специалистам ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», особую признательность — зав. лабораторией М. Г. Коваленко, Е. Н. Лозовой и агроному Новороссийского филиала ФГБУ «ВНИИКР» Д. А. Беляеву, а также специалистам биофабрики Centro de Production de Moscas de la Fruta (Перу) за предоставленный при выполнении данной работы материал.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа И. О. Камаева выполнена на базе ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» (гостема AAAA-A19-119042590049-4). 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 AAAA-A19-119020690082-8) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галинская Т. В., Овчинникова О. Г., Камаев И. О., Арапова М. Ю., Крючкова Л. Ю. 2020. 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. Энтомологическое обозрение **99** (2): 399—412.
- 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.
- Balmés 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. Bulletin OEPP/EPPO Bulletin 47 (1): 91–99.
- CABI [Интернет-документ]. 2019. Invasive Species Compendium. URL: https://www.cabi.org/isc/datasheet/12367 (дата обращения: 1.03.2020).
- Carroll L. E., Norrbom A. L., Dallwitz M. J., Thompson F. C. [Интернет-документ] 2004. Pest fruit flies of the world larvae. Version: 9th April 2019. URL: delta-intkey.com (дата обращения: 1.03.2020).
- EPPO Global Database [Интернет документ]. 2020. URL:https://gd.eppo.int/taxon/CERTCA (дата обращения: 1.03.2020).
- Frías D., Hernandez-Ortiz V., Vaccaro N. C., Bartolucci A. F., Salles L. A. 2005. Comparative morphology of immature stages of some frugivorous species of fruit flies (Diptera: Tephritidae). Biotaxonomy of Tephritoidea. Israel Journal of Entomology 35–36: 423–457.

- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4 (1): 1–9.
- ISPM 27 [Интернет документ]. 2015. DP 09: Genus *Anastrepha* Schiner. 33 p. [URL: https://www.ippc.int/ru/publications/81502/]
- Kamayev I. O., Galinskaya T. V. 2018. Apical tooth of the third-instar Medfly *Ceratitis capitata* (Wiedemann) larvae (Tephritidae). 9th International Congress of Dipterology, Windhoek 2018, Abstract Volume, p. 128.
- Steck G. J., Ekesi S. 2015. Description of third instar larvae of *Ceratitis fasciventris*, *C. anonae*, *C. rosa* (FAR complex) and *C. capitata* (Diptera, Tephritidae). ZooKeys **540**: 443–466.
- White I. M., Elson-Harris M. M. 1992. Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics. Wallingford: CAB International, 601 p.

VARIABILITY OF MANDIBULAR SCLERITE AND ITS VALUE IN THE DIAGNOSTICS OF THE 3RD INSTAR LARVAE OF THE MEDITERRANEAN FRUIT FLY *CERATITIS CAPITATA* (WIEDEMANN, 1824) (DIPTERA, TEPHRITIDAE)

I. O. Kamayev, T. V. Galinskaya, O. G. Ovtshinnikova

Key words: Diptera, larvae of fruit flies, Mediterranean fruit fly, diagnostics, quarantine species.

SUMMARY

The Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) is an important quarantine pest for the countries of the Eurasian Economic Union. Traditionally, this species is identified by morphological methods by characters of the 3rd instar larvae, detected in imported fruit products. In connection with the existing discrepancies in the use of characters of mandibular scleritis of third-instar larvae of *C. capitata* in quarantine phytosanitary diagnostics, it is important to study the intraspecific variability of this structure for the correction of identification keys to discriminate the Mediterranean fruit fly. Based on the study of micropreparations it is shown that the morphometric parameters of *C. capitata* mandibular sclerites vary over a wide range. Our material failed to show the significance of the factors «geographical origin» and «fruits of host plants». The data obtained indicate that the variability within the groups allocated according to the geographical principle exceeds the differences between these groups. Thus, the data on the qualitative and quantitative characters of the mandibular sclerite of the third-instar larva, together with the information on the invasive activity of the Mediterranean fruit fly and its broad trophic spectrum, allow us to draw a conclusion about wide reaction norm of this species.