

УДК 595.733

СТИЛЮС КАК СЕНСОРНЫЙ ЭЛЕМЕНТ ЯЙЦЕКЛАДА СТРЕКОЗ

Матушкина Н. А.

ВВЕДЕНИЕ

Эндофитный яйцеклад принято считать наиболее филогенетически древним типом яйцеклада стрекоз. Он предназначен для откладки яиц в растительные ткани. При этом часто существует определенная схема расположения яиц [1]. Функциональная морфология эндофитного яйцеклада была исследована рядом авторов [2, 3, 4]. Такой яйцеклад состоит из трех пар створок. Третьи, или латеральные, створки несут пару подвижных отростков, называемых стиллями. Дистальное положение стилей на створках позволило некоторым авторам предположить участие этих органов в оценке свойств субстрата для откладки яиц [5-7], а также в сохранении определенного расстояния между яйцами в кладке [4]. Изучение стилей яйцеклада методами световой микроскопии показало, что на их поверхности могут присутствовать волосковые и колоколовидные сенсиллы [7].

Экспериментальное исследование роли стилей яйцеклада в процессах откладки яиц не проводилось.

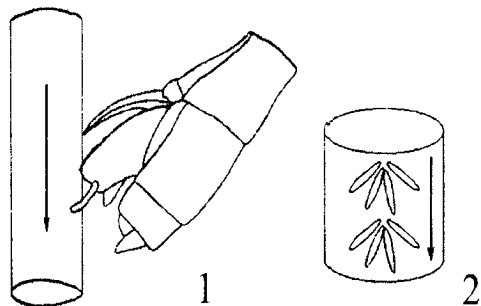
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Самки *Lestes sponsa* откладывают яйца в разнообразные растительные материалы [8, 9]. В ходе предварительных исследований кладок, нами в качестве яйцекладного субстрата для экспериментов были отобраны молодые цветоносы *Butomus umbellatus*.

Эксперименты проводили в июне-июле 1999 г. в окрестностях с. Осещина (Киевская область, Вышгородский район). Во время сбора имаго *L. sponsa* предпочтение отдавалось парам *in sorula*. Собранных стрекоз содержали в садках размером 50x50x50 см, сохраняя приблизительно одинаковое соотношение самцов и самок на протяжении периода исследования. Обновление стрекоз проводили еженедельно. Для проведения эксперимента были созданы такие группы самок: (1) контрольная, (2) без верхушек стилей, (3) без стилей, (4) без правого стилюса, (5) без левого стилюса. Самок фиксировали на пенопластовом станке. Удаление стилей и их частей проводили пинцетом и тонким лезвием под бинокулярным микроскопом. После этого крылья самок метили водостойким маркером. Наблюдение за откладкой яиц проводили визуально. Исползованные для яйцекладки субстраты нумеровали, переносили в 70° спирт, где они сохранялись для дальнейшего исследования. Всего было собрано 76 субстратов с кладками, рассчитано взаиморасположение 625 кладок и 493 яиц в 325 сложных кладках.

Измерение параметров кладок осуществляли под бинокулярным микроскопом МБС-9, используя окуляр-микрометр. Во время обработки материала субстрат

удерживали под водой, чтобы предотвратить его подсыхание. Для изучения характера взаиморасположения яиц с поверхности субстрата осторожно послойно снимали ткани, пока не открывались все яйца в кладке. После этого положение каждого яйца зарисовывали, используя бинокулярную сетку. Дальнейшие расчеты проводили по рисункам. Для удобства описания ориентации кладки и яиц нами



введено понятие условной линии кладки (у. л. к.), которая проходит параллельно волокнам растительного субстрата и направлена каудально относительно тела самки во время откладки яиц (рис. 1). Для статистической обработки результатов экспериментов были использованы методы вариационной статистики для данных на прямой (изучение расстояния между отдельными кладками) и статистические методы для угловых наблюдений (определение направления кладки и ориентации яиц в кладке по отношению к у. л. к.) [10-12].

Рис. 1. Направление условной линии кладки (стрелка) относительно яйцеклада самки (1) и многояйцевой кладки (2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Кладка *L. sponsa* представляет собой цепочку отверстий, в каждом из которых размещено от одного до 4 яиц [1]. Роль стилюса в процессе формирования такой кладки изучали на примере двух показателей: (1) взаиморасположение отверстий в субстрате и (2) положение яиц в отдельной кладке.

Расстояние между отдельными сложными кладками (соседними отверстиями в субстрате) в контрольной группе равнялось в среднем 1,35 мм ($\sigma = 0,73$ мм, $n = 111$). При удалении апикальных частей стилей расстояние между кладками существенно не менялось ($x_{cp} = 1,39$ мм, $n = 31$), однако наблюдалось значительное уменьшение показателя дисперсии ($\sigma = 0,33$ мм). Удаление стилюса на одной стороне яйцеклада приводило к уменьшению расстояния между отдельными кладками. В группе насекомых без правого стилюса оно составляло около 1 мм ($\sigma = 0,43$ мм, $n = 145$), в группе самок без левого стилюса — 1,04 мм ($\sigma = 0,36$ мм, $n = 223$). После удаления обоих стилей наблюдался рост расстояния между соседними проколами субстрата ($x_{cp} = 1,58$ мм, $\sigma = 0,70$ мм, $n = 89$).

Линия кладки в контрольной группе была ориентирована практически параллельно волокнам растительного субстрата. Средний угол отклонения линии кладки составлял $0,02^\circ$ вправо от у. л. к. ($r = 0,9812$, $\sigma = 11,17^\circ$, $n = 111$). Полное удаление обоих стилей или только их апикальных участков приводило к небольшому отклонению линии кладки вправо от у. л. к. — на $1,61^\circ$ ($r = 0,9911$, $\sigma = 7,66^\circ$, $n = 89$) и $0,28^\circ$ ($r = 0,9970$, $\sigma = 4,47^\circ$, $n = 31$), соответственно. При отсутствии правого стилюса линия кладки смещалась влево почти на 13° ($r = 0,9778$, $\sigma = 12,14^\circ$, $n = 145$), а левого — на 11° ($r = 0,9813$, $\sigma = 11,12^\circ$, $n = 223$) вправо от у. л. к. (табл. 1).

Таблица 1

Влияние частичного или полного удаления стилей яйцеклада на ориентацию яиц в кладках *Lestes sponsa*

Группы	n	m (°)	r	V (°)	σ (°)	
Контрольная	3-яйцевая кладка					
	Первое яйцо	7	69,9	0,9953	0,3	5,5
	Второе яйцо	7	113,0	0,9761	1,4	12,6
	Третье яйцо	5	78,4	0,9795	1,2	11,6
	2-яйцевая кладка					
	Первое яйцо	17	51,7	0,9858	0,8	9,7
	Второе яйцо	17	92,3	0,9486	2,9	18,6
1-яйцевая кладка						
	27	38,3	0,9752	1,4	12,8	
Без верхушек стилей	2-яйцевая кладка					
	Первое яйцо	28	55,7	0,9690	1,8	14,4
	Второе яйцо	26	100,8	0,9100	5,2	24,9
	1-яйцевая кладка					
	6	37,8	0,9507	2,8	18,2	
Без стилей	2-яйцевая кладка					
	Первое яйцо	12	39,4	0,9859	0,8	9,7
	Второе яйцо	10	70,8	0,9255	4,3	22,6
	1-яйцевая кладка					
	45	30,0	0,9744	1,5	13,1	
Без правого стилюса	2-яйцевая кладка (первое яйцо направлено в сторону интактного стилюса)					
	Первое яйцо	5	67,5	0,9764	1,4	12,5
	Второе яйцо	5	92,0	0,9587	2,4	16,6
	1-яйцевая кладка (—//—)					
		22	43,1	0,9659	2,0	15,1
	2-яйцевая кладка (первое яйцо направлено в сторону удаленного стилюса)					
	Первое яйцо	7	50,0	0,9938	0,4	6,4
	Второе яйцо	7	102,7	0,9830	1,0	10,6
	1-яйцевая кладка (—//—)					
		3	27,9	-	-	-
Без левого стилюса	2-яйцевая кладка (первое яйцо направлено в сторону интактного стилюса)					
	Первое яйцо	18	52,5	0,9913	0,5	7,5
	Второе яйцо	17	72,6	0,9836	0,9	10,4
	1-яйцевая кладка (—//—)					
		66	50,6	0,9736	1,5	13,3
	2-яйцевая кладка (первое яйцо направлено в сторону удаленного стилюса)					
	Первое яйцо	14	26,6	0,9783	1,2	12,0
	Второе яйцо	11	64,6	0,9562	2,5	17,1
	1-яйцевая кладка (—//—)					
		24	31,0	0,9796	1,2	11,6

Как известно, *L. sponsa* откладывают яйца в определенной последовательности [1]. Всем исследованным группам свойственно общее правило, согласно которому в многояйцевых (сложных) кладках наибольший угол отклонения от первого отложенного яйца имеет второе яйцо. Угол отклонения третьего яйца несколько меньше отклонения второго, а четвертого — еще меньше. В исследованных группах

ориентация первого яйца заметно отличалась. Так, в контрольной группе, в группах без одного стилюса в случае откладывания первого яйца в сторону интактного стилюса и в группе животных без апикальных участков стилей отклонение первого яйца от у. л. к. напоминало угол между вторым и третьим яйцами в кладке. В группах без одного стилюса в случае размещения первого яйца в сторону удаленного стилюса угол его отклонения от у. л. к. был наименьшим в кладке.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что яйцеклад стрекоз богат рецепторными структурами, часть из которых расположена на поверхности стилей либо на третьей створке у их основания [3-7]. Морфологические исследования яйцеклада показали, что стили представляют собой придатки, преимущественно палочковидной формы, не имеющие мышечного оснащения. Базальная часть каждого стилюса всегда покрыта тонкой кутикулой, так что он может наклоняться в разные стороны [2]. Многие исследователи считают возможной функцией стилей непосредственное участие в оценке качества субстратов [5-7], а также высказывают предположение относительно их контролирующей роли в сохранении расстояния между яйцами [4].

В пределах подотряда *Zygoptera* существуют различные типы эндофитных кладок. Для исследования роли стилей нами были выбраны самки *L. sponsa*, имеющие сложную цепочковидную кладку и откладывающие яйца в удлиненные вертикально ориентированные субстраты [1, 3]. Постоянство основных параметров такой кладки (расстояние между кладками, ориентация линии кладки и яиц относительно волокон растительных тканей) является необходимым условием эффективного использования субстрата и призвано снизить риск повреждения ранее отложенных в этот субстрат яиц.

Проведенные исследования показали, что реакция на полное или частичное удаление стилей проявляется именно в изменении этих показателей. Полное удаление одного из стилей яйцеклада обусловило поворачивание направления линии кладки в сторону интактного стилюса и уменьшение расстояния между последовательными проколами субстрата. В случае использования субстрата с круглым поперечным сечением такая кладка имела вид спирали отверстий, опоясывающих субстрат. Положение яиц в сложных кладках заметно варьировало в группах особей, лишенных одного из стилей. Общей чертой таких кладок было значительно меньшее отклонение первого яйца от у. л. к. в случае его откладывания в сторону удаленного стилюса, чем в случае откладывания в сторону интактного стилюса. Отсутствие принципиальных отличий в ориентации одиночных яиц во всех группах *L. sponsa* и в расположении отверстий субстрата после удаления обоих стилей, возможно, обусловлено наличием на контактирующих с поверхностью субстрата структурах яйцеклада ряда сенсорных образований.

Список литературы

1. Матушкина Н. А., Горб С. Н. Классификация эндофитных кладок равнокрылых стрекоз (*Odonata*, *Zygoptera*) // Вестн. зоологии. – 2000. – Спец. выпуск. – № 14. – С. 152-159.
2. Матушкина Н. А., Горб С. Н. Скелетно-мышечная организация яйцеклада эндофитного типа у

- стрекоз (Odonata) // Вестн. зоологии. – 1997. – 31, № 5-6. – С. 57-70.
3. Quentin St. D. Der Eilegeapparat der Odonaten // Z. Morph. Ökol. Tiere. – 1962. – 51. – S. 165-189.
 4. Weele H. W. van der. Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten // Tijdschr. Ent. – 1906. – 49. – S. 99-198.
 5. Махотин А. А. К морфологическому значению наружных половых придатков Odonata и *Caraustus morosus* Br. // Зоол. журн. – 1929 – Т. IX, вып. 4. – С. 23-84.
 6. Srivastava B. K., Babu B. S. On some aspects of reproductive behaviour in *Chloroneura quadrimaculata* (Rambur) (Zygoptera, Protoneuridae) // Odonatologica. – 1985. – 14. – P. 219-226.
 7. Gorb S. N. Central projections of ovipositor sense organs in the damselfly *Sympsectra annulata* (Zygoptera, Lestidae) // J. Morph. – 1994. – 220, N2. – P. 139-147.
 8. Jödicke R. Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas. – Magdeburg: Westarp.-Wiss, 1997. – 276 s.
 9. Schorr M. Grundlagen zu einem Artenhilfsprogramm Libellen der Bundesrepublik Deutschland. – Bilthoven: Ursus, 1990. – 512 s.
 10. Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии: Учебное пособие. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1977. – 152 с.
 11. Мардиа К. Статистический анализ угловых наблюдений: Пер. с англ. – М.: Наука, 1978. – 240 с.
 12. Францевич Л. И. Пространственная ориентация животных. – К.: Наукова думка, 1986. – 200 с.