

В. М. Капліч – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри туризму та природокористування Білоруського державного технологічного університету;
К. Б. Сухомлін – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки;
О. П. Зінченко – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології Волинського національного університету імені Лесі Українки

Морфофункціональні адаптації симуліїд, пов'язані з впливом ізоляції

*Роботу виконано на кафедрі зоології
ВНУ ім. Лесі Українки*

У роботі проаналізовано вплив географічної та екологічної ізоляції на особливості будови копулятивного апарату імаго мошок і деякі структури личинок та лялечок.

Ключові слова: мошки, імаго, адаптації, місця мешкання.

Капліч В. М., Сухомлін Е. Б., Зінченко А. П. Морфо-функциональные адаптации симулиид, связанные с влиянием изоляции. В работе проанализировано влияние географической и экологической изоляции на строение копулятивного аппарата имаго мошек и некоторые структуры личинок и куколок.

Ключевые слова: мошки, имаго, адаптации, места обитания.

Kaplich V. M., Sukhomlin K. B., Zinchenko O. P. Morpho-Functional Adaptation of Simuliid Related to the Effect of Isolation. In this paper we analyze the effect of geographical and ecological isolation on the structure of the copulatory apparatus adult black flies and some structures of the larvae and pupae.

Key words: black flies, adult, adaptation, habitat peculiarities.

Постановка наукової проблеми та її значення. Дослідження впливу факторів середовища на морфологічні структури має важливе значення для розкриття шляхів еволюції окремого виду та групи загалом [6]. Визначення симуліїд ґрунтується на використанні морфологічних характеристик, тобто подібності та відмінності деталей будови до типового матеріалу близьких видів або складених на їхній основі описів [8] і заснована на індивідуальному виведенні від личинки до імаго.

Аналіз останніх досліджень із цієї проблеми. Перші відомості про мінливість ознак, їхнє значення для діагностики видів, родів, і залежність від місць мешкання, сезону, віку особин трапляються у праці І. А. Рубцова [5]. Ґрунтовні дослідження питання розпочинаються у 70-х роках минулого століття [6] і пов'язані з вивченням адаптивного характеру мінливості таксономічних ознак всіх фаз розвитку мошок залежно від біотопічних географічних та екологічних факторів. Учені [9; 10] розглядають особливості будови та еволюції статевого апарату. У 90-х роках [1; 4; 8] переважають дослідження, присвячені аналізу морфологічних критеріїв окремих груп симуліїд. Сьогодні науковці [2; 9; 10] приділяють значну увагу вивченню морфології сезонних популяцій, їхнього зв'язку з умовами розвитку, коеволуції морфологічних структур та екологічних факторів середовища.

Мета дослідження – установлення впливу географічної та екологічної ізоляції на структури статевого апарату самців та смок мошок.

Матеріали і методи. Під час виконання роботи застосовані традиційні методи дослідження тотальних мікропрепаратів мошок у канадському бальзамі під світловим мікроскопом. Це зумовлено потребою використання типового серійного матеріалу. Для виконання запланованих досліджень використано колекції Зоологічного інституту РАН (м. Санкт-Петербург), Інституту зоології НАН Білорусі (м. Мінськ), університету м. Шверин (Німеччина), Донецького національного університету (м. Донецьк), Волинського національного університету імені Лесі Українки (м. Луцьк). Статистичну обробку проводили з підрахунком критерію Ст'юдента [3].

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. Причиною морфо-функціональних змін у мошок може бути екологічна та географічна ізоляція. Мінливість таксономічних ознак зовнішніх статевих органів має деякі географічні та екологічні закономірності. Порівнюючи будову мошок, зібраних З. В. Усовою в Карелії [7], В. М. Каплічем у Білорусі [2] та нами в Україні [8], можна виділити деякі закономірності.

Перша закономірність: близькі види, що розвиваються на рівнинах у малих річках та струмках, мають чітку відмінність у будові геніталій (рис. 1). Цю закономірність підтверджують види роду *Eusimulium*. Преімагінальні фази роду розвиваються у дрібних рівнинних водоймах зі значними коливаннями швидкості течії, температури, розчинного у воді кисню, мінерального складу води та характеру дна. Усі ці водойми географічно наближені і належать до суміжних річкових систем. Форми, які мешкають у таких умовах, досить одноманітні зовні, але добре розрізняються за будовою геніталій самців та самок, наприклад, *E. angustipes* Edv., *E. aureum* Fries, *E. securiforme* Rubz. (табл. 1).

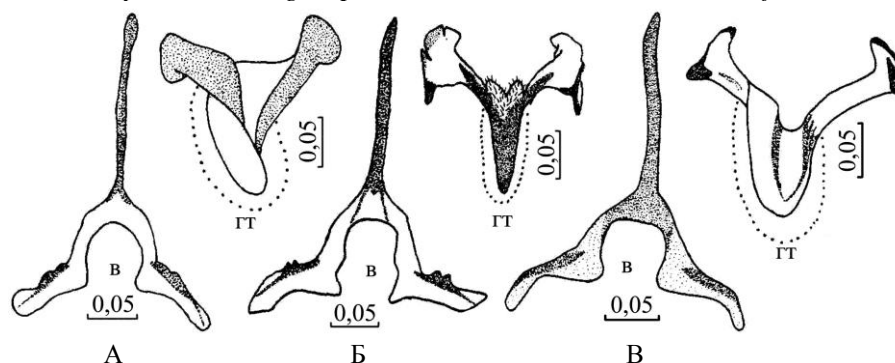


Рис. 1. Будова вилочки самки та гоностерна самця: А – *E. angustipes*; Б – *E. aureum*; В – *E. securiforme*
Таблиця 1

Морфо-метричні показники геніталій видів роду *Eusimulium*

Вид	К-ть особин	Гоностерн самця			Вилочка самки			Анальні пластинка самки		
		довжина тіла	довжина гілок	індекс	довжина стрижня	висота гілок	індекс	довжина	ширина	індекс
<i>E. angustipes</i>	20	0,13 ± 0,05	0,04 ± 0,02	3,25 ± 0,08	0,18 ± 0,02	0,09 ± 0,03	2,00 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0,17 ± 0,02	0,36 ± 0,01
<i>E. aureum</i>	22	0,11 ± 0,04	0,06 ± 0,03	1,83 ± 0,07	0,16 ± 0,01	0,11 ± 0,02	1,45 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0,50 ± 0,01
<i>E. securiforme</i>	16	0,08 ± 0,05	0,11 ± 0,04	0,72 ± 0,08	0,18 ± 0,01	0,10 ± 0,04	1,80 ± 0,03	0,14 ± 0,03	0,15 ± 0,03	0,93 ± 0,01

Гоностерни самців у *E. angustipes* та *E. aureum* за критерієм Стьюдента $t = 11,13$, що перевищує $t_{0,001} = 3,77$. Гоностерни самців у *E. aureum* та *E. securiforme* за критерієм Стьюдента $t = 10,30$, що перевищує $t_{0,001} = 3,88$. Гоностерни самців у *E. angustipes* та *E. securiforme* за критерієм Стьюдента $t = 20,39$, що перевищує $t_{0,001} = 3,79$. Розбіжність вибірок достовірна на III рівні значущості ($P_0 < 0,001$, нульову гіпотезу можна відкинути).

Вилочки самок у *E. angustipes* та *E. aureum* за критерієм Стьюдента $t = 25,20$, що перевищує $t_{0,001} = 3,55$. Вилочки самок у *E. aureum* та *E. securiforme* за критерієм Стьюдента $t = 11,44$, що перевищує $t_{0,001} = 3,69$. Вилочки самок у *E. angustipes* та *E. securiforme* за критерієм Стьюдента $t = 6,91$, що перевищує $t_{0,001} = 3,69$. Розбіжність вибірок достовірна на III рівні значущості.

Анальні пластинки самок у *E. angustipes* та *E. aureum* за критерієм Стьюдента $t = 19,08$, що перевищує $t_{0,001} = 3,55$. Анальні пластинки самок у *E. aureum* та *E. securiforme* за критерієм Стьюдента $t = 22,97$, що перевищує $t_{0,001} = 3,71$. Анальні пластинки самок у *E. angustipes* та *E. securiforme* за критерієм Стьюдента $t = 45,86$, що перевищує $t_{0,001} = 3,71$. Розбіжність вибірок достовірна на III рівні значущості.

Імовірно мутації створюють морфологічний бар'єр між популяціями і призводять до повної несумісності будови геніталій самця і самки різних видів. Геніталії самців та самок з однієї популяції мають відповідність замка та ключа. Їхня відмінність може бути умовою, яка забезпечує корисну для виду ізоляцію внутрішньовидових форм. Подібна дивергенція геніталій притаманна і для інших родів (наприклад, *Nevermannia*), що мешкають у струмках та малих річках. Отже, мікростаціональна (екологічна) ізоляція призводить до високого ступеня спеціалізації видів і підкріплюється морфологічною ізоляцією геніталій.

Друга закономірність: невелику мінливість копулятивних органів самців мають географічно ізольовані види, що населяють гірські річки. Такими є, наприклад, види роду *Odagmia* з Кримських гір, Карпат [5, 10], Польських Татр [13] та Чеських Бескидів [12]. Незважаючи на географічну ізоля-

цію видів цього роду (*Od. argyreata* Mg., 1838, *Od. baracornis* Smart, 1944, *Od. fontana* Tert., 1952, *Od. maxima* Кноз, 1961, *Od. monticola* Fried., 1920) мають подібну будову геніталій самців (рис. 2). Зате вони значно відрізняються за структурами кутикули лялечки, галуженням та довжиною ниток дихального органа; у личинок – за забарвленням голови й тіла, хітинізацією переднього краю субментума, формою та розмірами вентрального виріза, кількістю рядів гачків у задньому прикріпному органі (табл. 2). Коефіцієнти варіації структур геніталій самців коливаються від 11,2 % до 26,5 %, що свідчить про середній та високий рівень варіювання ознаки, оскільки відсутня потреба в чіткій детермінації структури. Гоностерни самців у *Od. argyreata* та *Od. baracornis* за критерієм Стьюдента $t = 11,13$, що перевищує $t_{0,001} = 3,77$. Гоностерни самців у *Od. maxima* та *Od. monticola* за критерієм Стьюдента $t = 10,30$, що перевищує $t_{0,001} = 3,88$. Відмінність вибірок достовірна на III рівні значущості ($P_0 < 0,001$, нульову гіпотезу можна відкинути).

Коефіцієнти варіації структур преімагінальних фаз розвитку змінюються від 2,6 % до 10,4 %, що свідчить про низький рівень варіювання ознак, тобто чітку детермінацію структури. Віяла премандибул у личинок *Od. argyreata* та *Od. baracornis* за критерієм Стьюдента $t = 11,13$, що перевищує $t_{0,001} = 3,77$. Віяла у *Od. maxima*, *Od. monticola* за критерієм Стьюдента $t = 10,30$, що перевищує $t_{0,001} = 3,88$. Розбіжність вибірок достовірна на III рівні значущості ($P_0 < 0,001$, нульову гіпотезу можна відкинути).

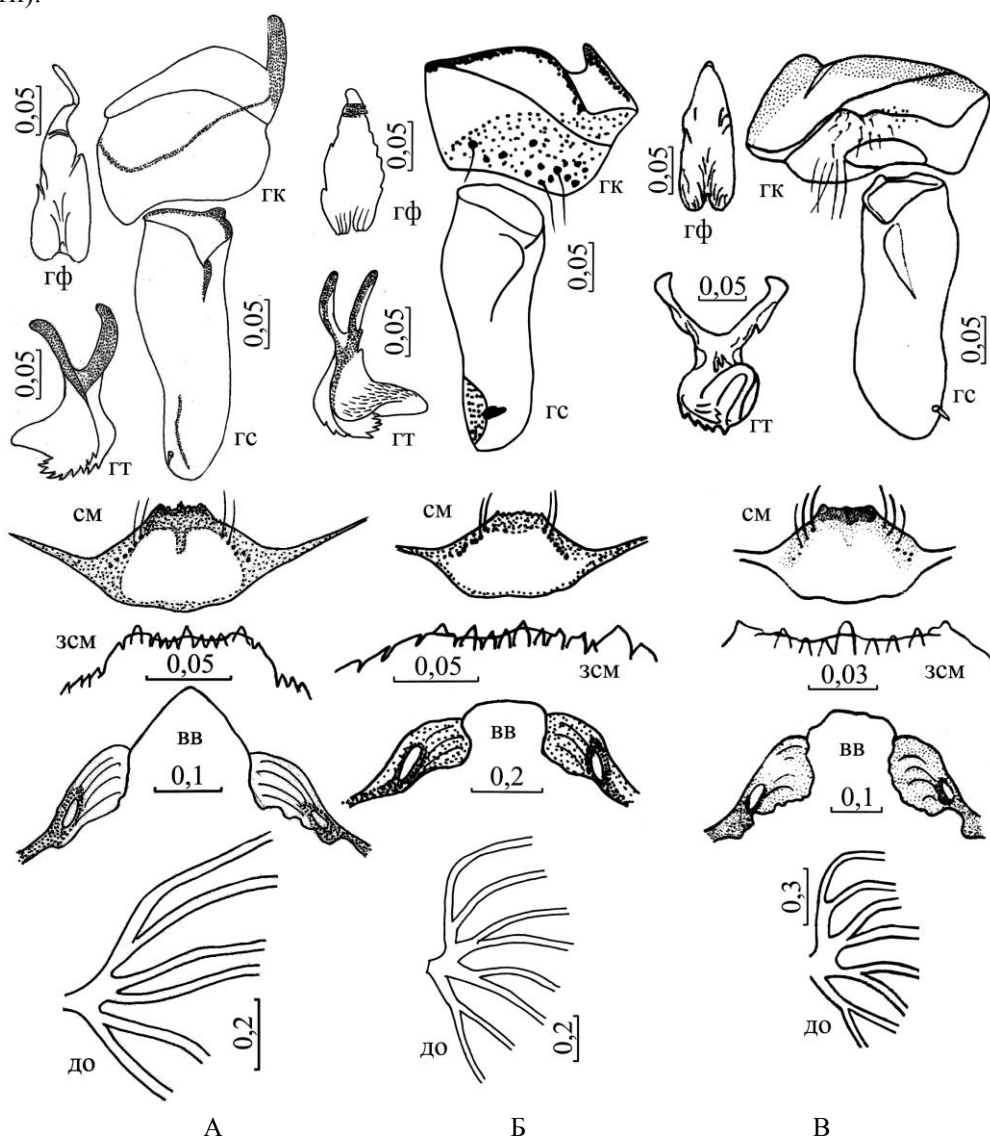


Рис. 2. Будова статевого апарату в самців, головної капсули личинки та дихальних ниток лялечки: А – *Odagmia variegata*; Б – *Od. fontana*; В – *Od. baracornis*: вв – вентральний виріз, гк – гонококсит, гс – гоностиль,

гт – гоностерн, гф – гонофурка, до – дихальний орган, зсм – зубці субментума, см – субментум

Таблиця 2

Морфометричні показники структур видів роду *Odagmia*

Характеристики		Вид	<i>Od. argyreata</i>	<i>Od. baracornis</i>	<i>Od. maxima</i>	<i>Od. monticola</i>
Місця мешкання			Українські Карпати	Кримські гори	Польські Татри	Чеські Бескиди
1			2	3	4	5
Кількість обстежених самців			30	25	10	15
гоностерн	довжина тіла		0,1 ± 0,03	0,07 ± 0,02	0,11 ± 0,04	0,13 ± 0,03
	довжина гачків		0,1 ± 0,02	0,05 ± 0,02	0,09 ± 0,04	0,10 ± 0,04
	індекс		1,0 ± 0,05	1,4 ± 0,06	1,2 ± 0,04	1,3 ± 0,04
Коефіцієнт варіації (Cv), %			26,5	20,2	11,2	12,9
гоностиль	довжина		0,34 ±	0,19 ±	0,30 ±	0,28 ±
	ширина		0,14 ±	0,07 ±	0,10 ±	0,10 ±
	індекс		2,4 ± 0,05	2,7 ± 0,03	3,0 ± 0,05	2,8 ± 0,04

Закінчення таблиці 2

1		2	3	4	5
Коефіцієнт варіації (Cv), %		12,8	13,4	13,4	15,4
Кількість обстежених личинок		48	35	25	23
Кількість променів у великому віялі		39 ± 5	50 ± 2	30 ± 3	33 ± 6
Коефіцієнт варіації (Cv), %		8,0	5,4	6,2	9,8
Вентральний виріз	довжина	0,28 ±	0,20 ±	0,21 ±	0,20 ±
	ширина	0,22 ±	0,20 ±	0,29 ±	0,20 ±
	індекс	1,3 ± 0,02	1,0 ± 0,02	0,7 ± 0,02	1,0 ± 0,02
Коефіцієнт варіації (Cv), %		10,4	7,9	8,0	8,5
Задній прикріпний орган	кількість рядів гачків	100 ± 5	85 ± 5	90 ± 7	102 ± 8
	кількість гачків у ряду	15 ± 2	14 ± 1	14 ± 1	16 ± 2
Cv кількості рядів гачків, %		2,6	3,0	3,7	3,8
Кількість обстежених лялечок		30	25	10	15
Кількість рядів шипиків на тергітах		3 (VI–VIII)	2 (VII–VIII)	3 (VI–VIII)	2 (VII–VIII)
Довжина дихальних ниток		2,1 ± 0,1	3,1 ± 0,1	2,5 ± 0,3	3,6 ± 0,2
Коефіцієнт варіації (Cv), %		8,2	7,6	9,5	8,8

Морфологія цих видів підтверджує, що найбільшу мінливість мають органи і структури, пов'язані з своєрідними умовами мешкання преімагінальних фаз – швидкістю течії та фізико-хімічним режимом гірських струмків, які в ізольованих гірських ділянках можуть значно відрізнятися. Таким чином, географічна ізоляція робить неможливим вільне схрещування видів і обумовлює одноманітність у будові геніталій (відсутня біологічна потреба змінювати структури).

Третя закономірність: види та форми одного роду, які мешкають у великих, географічно віддалених річках, не розрізняються за будовою геніталій. Прикладом можуть бути види роду *Byssodon* (табл. 3). Вид *Byss. maculatus* Mg., 1804 трапляється у всіх великих річках Європи та Палеарктики загалом. Популяції виду відрізняються меристичними ознаками личинок та лялечок, однак вони ідентичні за будовою геніталій, тому й належать до одного виду [6; 10]. Вид *Byss. meridionalis* Riley, 1887 (рис. 3), який трапляється в Неарктиці, виділений найімовірніше завдяки особливому ареалу, а не специфіці будови геніталій [10; 11]. Подібні характеристики мають види роду *Schoenbaueria*, які заселяють великі річки Євразії. Це малоспеціалізовані види з високою екологічною валентністю і, як наслідок, без морфологічної спеціалізації.

Таблиця 3

Меристичні ознаки преімагінальних фаз мошок роду *Byssodon*

Види	<i>Bys. maculatus</i> (Україна)	<i>Bys. maculatus</i> (Німеччина)	<i>Bys. meridionalis</i> (США) [446]
Кількість досліджених особин	31	15	18
Кількість променів у віялі	30 ± 2	31 ± 3	32 ± 2
Кількість внутрішніх зубців на мандибулі личинки	6 ± 1	6 ± 1	7 ± 1
Кількість щетинок на субментумі личинки	4 ± 1	3 ± 1	4 ± 1
Кількість рядів гачків у задньому прикріпному органі	64 ± 5	60 ± 5	68 ± 4
Кількість гачків у кожному ряду	10 ± 2	11 ± 2	12 ± 2
Кількість ниток у дихальному органі	24 ± 2	22 ± 4	26 ± 2
Кількість рядів шпиків на тергітах черевця лялечки	8 ± 1	7 ± 1	5 ± 2

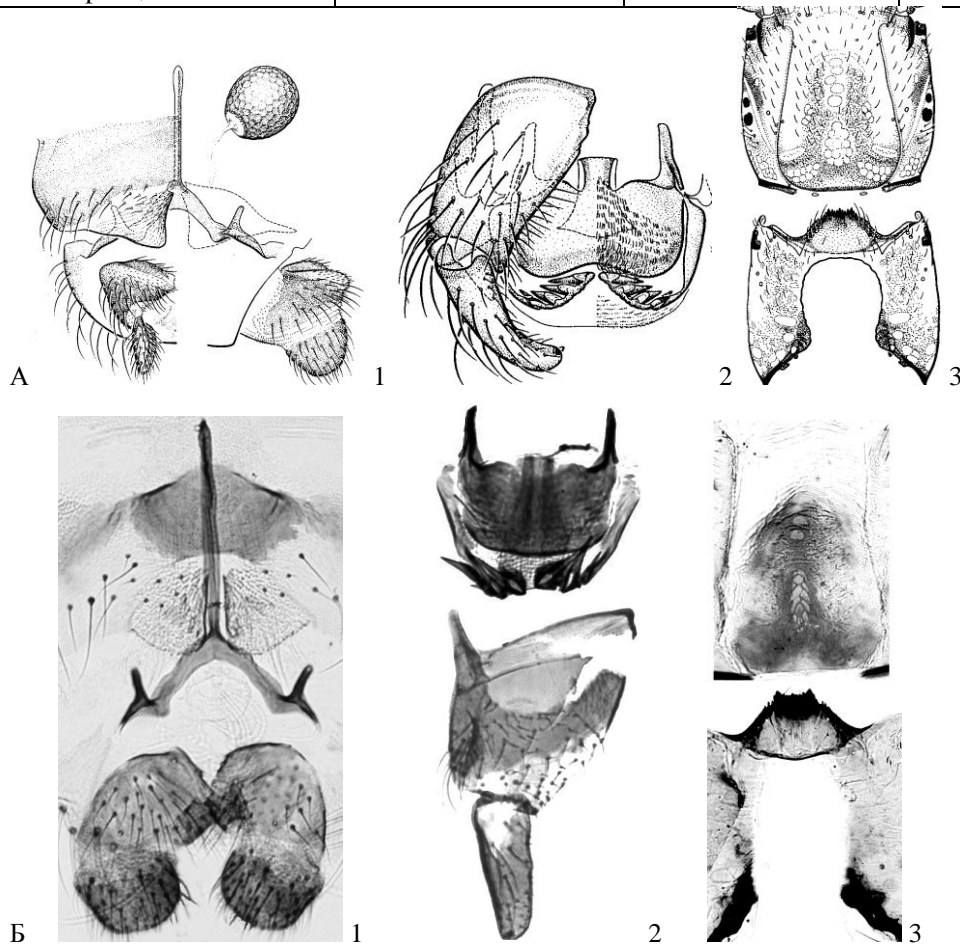


Рис. 3. Будова статевого апарату самки (1), самця (2) та головної капсули личинки (3): А – *Byssodon meridionalis* [10], Б – *Bys. maculatus*

Висновки і перспективи подальших досліджень. Отже, морфофункціональні зміни структур симулід можуть виникати внаслідок екологічної та географічної ізоляції. Близькі види, що розвиваються на рівнинах у малих річках і струмках, мають чітку відмінність у будові геніталій, оскільки мікростаціональна (екологічна) ізоляція призводить до високого ступеня спеціалізації видів і підкріплюється морфологічною ізоляцією геніталій. Невелику мінливість копулятивних органів самців мають географічно ізолювані види, що населяють гірські річки, оскільки географічна ізоляція робить

неможливим вільне схрещування видів і зумовлює одноманітність у будові статевого апарату. Види та форми одного роду, які мешкають у великих, географічно віддалених річках, не розрізняються за будовою геніталій, оскільки мають високу екологічну валентність і низьку морфологічну спеціалізацію.

Список використаної літератури

1. Зинченко А. П. К вопросу о морфологических критериях видов группы *morsitans* (Diptera, Simuliidae) / А. П. Зинченко // Успехи энтомологии в СССР. Двукрылые: систематика, экология, медицинское и ветеринарное значение : материалы X съезда Всесоюз. энтомол. о-ва, 12–15 сент. 1989 г. – СПб : Зоол. ин-т АН СССР, 1991. – С. 125–128.
2. Каплич В. М. Кровососущие мошки (Diptera, Simuliidae) Беларуси / В. М. Каплич, М. В. Скуловец. – Минск : БГПУ им. М. Танка, 2000. – 365 с.
3. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1990. – 303 с.
4. Рева М. В. Морфобиологические особенности и систематический анализ мошек рода *Schoenbaueria* (Diptera, Simuliidae), встречающихся на Украине : автореф. дис. ... канд. биол. наук : спец. 03.00.09 «Энтомология» / М. В. Рева. – Киев, 1994. – 21 с.
5. Рубцов И. А. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые / И. А. Рубцов. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. – Т. 6. – Вып. 6. – 860 с.
6. Рубцов И. А. Адаптивный характер изменчивости таксономических признаков / И. А. Рубцов // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49. – Вып. 9. – С. 635–646.
7. Усова З. В. Фауна мошек Карелии и Мурманской области (Diptera, Simuliidae) / З. В. Усова. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961а. – 286 с.
8. Фауна и экология мошек Полесья / В. М. Каплич, Е. Б. Сухомлин, З. В. Усова, М. В. Скуловец. – Минск : Ураджай, 1992. – 264 с.
9. Янковский А. В. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР) / А. В. Янковский. – СПб : Изд-во РАН, 2002. – 570 с.
10. Adler P. H. The Black Flies (Simuliidae) of North America / P. H. Adler, D. C. Currie, D. M. Wood. – New York : Cornell University Press, 2004. – 942 p.
11. Crosskey R. W. A new taxonomic and geographical inventory of world blackflies (Diptera: Simuliidae) / R. W. Crosskey, T. M. Howard. – London : Natural History Museum, 1997. – 144 p.
12. Knoz J. To identifiacaton of Czechoslovakian black-flies (Diptera, Simuliidae) / J. Knoz // Folia prirodoved. Fak. Univ. Purkyne. – 1965. – Sv. 6. – 56 p.
13. Zwolski W. Meszki (Simuliidae, Diptera) Tatr Polskich / W. Zwolski // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. – 1963. – Sec. C. – Vol. 18. – P. 175–188.

Статтю подано до редколегії
18.09.2012 р.