

УДК 595.771

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 преімагінальних фаз розвитку симуліїд у зв'язку з реофільним способом життя

Роботу виконано на кафедрі туризму та природокористування БДТУ

Проаналізовано вплив реофілії на морфологічні структури личинок та лялечок мошок, зокрема на вдосконалення органів фіксації, ускладнення будови органів фільтрації та поліпшення дихання.

Ключові слова: мошки, преімагінальні фази, адаптації, реофілія.

Капліч В. М., Сухомлін Е. Б., Зінченко А. П. Морфофункціональные адаптации преимагинальных фаз развития симулиид, связанные с реофильным образом жизни. Проанализировано влияние реофилии на морфологические структуры личинок и куколок, в частности на усовершенствование органов фиксации, усовершенствование строения органов фильтрации и улучшение дыхания.

Ключевые слова: мошки, преимагинальные фазы, адаптации, реофилия.

Kaplich V. M., Sukhomlin K. B., Zinchenko O. P. Morphofunctional Adaptations of Development in Immature Stage associated with Simuliidae Rheophilic Lifestyle. In this paper we analyze the effect of rheophilic lifestyle on the morphological structure of larvae and pupae, particularly the improvement of fixation and filtration organs and improve of breathing.

Key words: black flies, immature stage, adaptation, rheophilic lifestyle.

Постановка наукової проблеми та її значення. Сучасна діагностика мошок ґрунтується на використанні морфологічних характеристик, тобто подібності та відмінності деталей будови щодо типового матеріалу близьких видів або складених на їх основі описів [7; 8], і заснована на індивідуальному виведенні від личинки до імаго. Дослідження впливу факторів середовища на морфологічні структури має важливе значення для розкриття шляхів еволюції окремого виду та групи загалом [6].

Аналіз останніх досліджень із цієї проблеми. Перші короткі повідомлення про мінливість ознак, їх значення для діагностики видів, родів і залежність від місць мешкання, сезону, віку особин трапляються у праці І. А. Рубцова [5]. Ґрунтовні дослідження цього питання розпочинаються у 70-х роках минулого століття [6] і пов'язані з вивченням адаптивного характеру мінливості таксономічних ознак усіх фаз розвитку мошок залежно від біото пічних, географічних та екологічних факторів. Учені розглядають особливості будови та еволюції премандибул личинок та їх таксономічне значення [11; 14]. У 90-х роках дослідження здебільшого були присвячені аналізу морфологічних критеріїв окремих груп симуліїд [1; 4; 8]. Сьогодні вчені приділяють значну увагу вивченню морфології сезонних популяцій, їх залежності від умов розвитку, коеволуції морфологічних структур та екологічних факторів середовища [7; 10; 12].

Мета дослідження – встановити вплив реофільного способу життя личинок та лялечок мошок на розвиток у них апаратів прикріплення, фільтрації та дихання.

Матеріали і методи. Під час виконання роботи застосовано 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). Оригінальні фотографії виконано на мікроскопі Axioskop 40/Carl Zeiss при збільшеннях у 40 разів. Статистичну обробку проводили з підрахунком коефіцієнтів рангової кореляції Спірмена [2].

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. На морфофункціональні адаптації личинок та лялечок значно впливає такий фактор середовища, як реофілія. Адаптивні зміни морфологічних структур личинок та лялечок мошок до реофільного способу життя можна об'єднати у декілька груп: а) вдосконалення органів фіксації; б) ускладнення будови органів фільтрації; в) поліпшення дихання.

Форма тіла личинки. Мешкання личинок у проточних водоймах зумовлює ідеально обтічну форму тіла у представників усіх підродин. Тіло звужене спереду і злегка розширене позаду, як у гарних плавців (рис. 1). Представники близьких родин, що заселяють слабо проточні або стоячі водойми (Culicidae, Chironomidae) мають здебільшого видовжене тіло із порівняно великою головою.

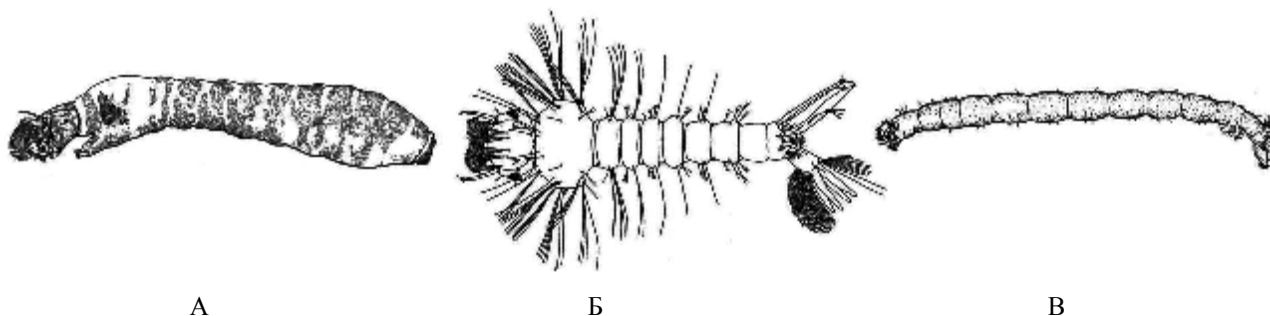


Рис. 1. Форма тіла личинок: А – Simuliidae [16], Б – Culicidae, В – Chironomidae [3]

Органи фіксації личинки. Личинки мають добре розвинену мускулатуру, особливо на задньому кінці тіла, де розміщено прикріпний орган із 300–6 000 гачків. Кількість гачків у органі прикріплення залежить від умов мешкання. Так, види родів *Obuchovia* та *Cleitosimulium*, які трапляються у гірських річках, мають широкий і міцний орган прикріплення із 110–115 рядів гачків, по 15–25 гачків у кожному ряду [5]; у видів родів *Boophthora*, *Byssodon*, *Argentisimulium* та *Simulium*, які заселяють рівнинні річки з повільною течією, орган прикріплення менш потужний і складається із 60–80 рядів гачків, по 10–14 гачків у кожному ряду (рис. 2).

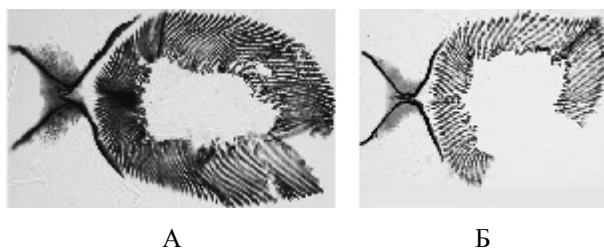


Рис. 2. Задній прикріпний орган: А – *Obuchovia auricoma*, Б – *Boophthora erythrocephala*

Подібну закономірність мають личинки роду *Odagmia*, які мешкають у різних гідроценозах (табл. 1). У гірських видів (*Od. monticola* Fried., *Od. baracornis* Smart.) орган прикріплення потужніший (90–110 рядів гачків, по 13–18 гачків у кожному ряду), ніж у видів (*Od. ornata*, *Od. praturum*), які трапляються на рівнинах (60–80 рядів гачків, по 10–13 гачків у кожному ряду). Орган прикріплення розміщений на клейкій подушці, яку виділяють потужні павутинні залози. Рух личинок нагадує рухи личинок п'ядуна і відбувається за рахунок грудної псевдоніжки. Личинку страхує міцна павутинна нитка, яка здатна розтягуватися до 1 м й утримувати личинку в потоці зі швидкістю понад 1 м/с [5].

Таблиця 1

Залежність розмірів заднього органу прикріплення від швидкості течії

Вид	Кількість досліджених	Швидкість	Кількість рядів	Кількість гачків
-----	-----------------------	-----------	-----------------	------------------

	особин (n)	течії, м/с	гачків (M ± m)	у кожному ряду (M ± m)
<i>Od. monticola</i>	23	3,5–4,0	102 ± 8	16 ± 2
<i>Od. baracornis</i>	35	2,0–2,5	85 ± 5	14 ± 1
<i>Od. maxima</i>	25	2,5–3,0	90 ± 7	14 ± 1
<i>Od. argyrea</i>	48	3,5–4,0	100 ± 5	15 ± 2
<i>Od. fontana</i>	22	3,0–3,5	95 ± 5	14 ± 1
<i>Od. reophila</i>	31	2,5–3,0	94 ± 5	14 ± 1
<i>Od. variegata</i>	33	2,0–2,5	80 ± 5	13 ± 2
<i>Od. intermedia</i>	42	0,3–0,6	72 ± 2	13 ± 1
<i>Od. ornata</i>	54	0,4–0,8	77 ± 3	13 ± 1
<i>Od. praturum</i>	43	0,3–0,7	72 ± 2	13 ± 1
<i>Od. frigida</i>	37	0,2–0,5	71 ± 5	11 ± 2

Для встановлення корелятивних зв'язків підраховано коефіцієнти рангової кореляції Спірмена між швидкістю течії і кількістю рядів гачків заднього органа прикріплення ($r_1 = 0,984$) та між швидкістю течії і кількістю гачків у кожному ряду ($r_2 = 0,930$). Отримані величини перевищують критичну точку (0,61) для $n = 11$ з 5%-м рівнем значущості, що дає змогу відхилити нульову гіпотезу, з імовірністю $P > 0,95$. Отже, можна стверджувати, що між швидкістю течії і кількістю рядів гачків заднього органа прикріплення та між швидкістю течії і кількістю гачків у кожному ряду існують позитивні кореляційні зв'язки.

Органи фільтрації личинки. Найбільш своєрідним органом на голові личинок мошок є премандибули – віяла. Це складний, двоколінчастий апарат фільтрації, який має стовбур та два віяла із десятків щетинок. Чим чистіший і швидший водний потік, де мешкають личинки, тим складніший апарат фільтрації. Мікроорганізми та детрит, які осідають на віялах, спрямовуються до рота, де очищуються за допомогою мандибул, максил, верхньої губи та гіпофаринкса. У представників роду *Prosimulium* личинки першого віку немає премандибул. У *Simuliinae* личинки першого віку мають 10–15 щетинок, кількість яких зростає з кожною линькою [6; 14]. Змінюються й інші придатки голови. Так, мандибули *Twinnia hydroides* озброєні зубцями та шипами лише по нижньому краю. Над ними розвинені лише прості щетинки, накривної та зовнішньої щіток немає. У *Levitinia tacobi* відбувається диференціація вершинних, передвершинних та внутрішніх зубців, накривна щітка лише починає формуватися, а зовнішньої немає зовсім. У представників підроду *Prosimulinae* та *Simulinae* гарно диференційовані всі зубці та щітки мандибули (рис. 3).

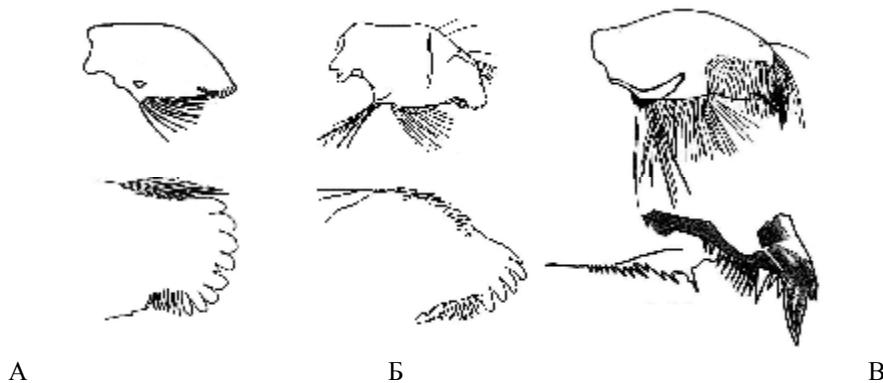


Рис. 3. Мандибула та її передній край: А – *Twinnia hydroides* [5], Б – *Levitinia tacobi* [9], В – *Stegopterna trigonia*

Субментум може бути прикладом диференціації у різних напрямках. Він виконує декілька функцій: чуттєву (щетинки із зовнішнього боку), регуляторну (у процесі плетенні кокону), страхувальну (під час руху), можливо, і риючу (на пухкому субстраті). Вихідним може бути хірономічний тип субментума з простими зубцями [12; 13]. Зменшення кількості зубців та їхніх розмірів властиве трибі *Ectemniini* (рис. 4). Поряд із цим у форетичних видів і яскраво виражених реофілів трапляється диференціація та полімеризація зубців субментума. Вона характеризується зміною форми зубців й утворенням лусочок у *Nevermanniini* та *Wilhelmiini*. У *Prosimuliinae* збільшуються розміри та виникає розсічення зубців субментума. Основні зубці стають подвійними та потрійними, з'являються про-

міжні зубці, але вентральний виріз лишається малим. Своєрідний спосіб розвитку простежується у *Stegopternini*, у яких значно збільшуються серединний та бічні зубці і на передньому краї субментума утворюються три чіткі групи, вентральний виріз при цьому трохи збільшується, але не досягає середини вентрального склерита.

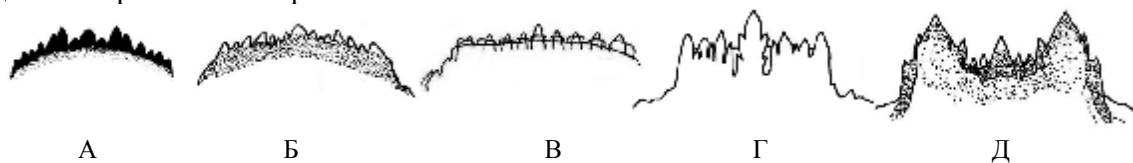


Рис. 4. Передній край субментума: А – *Chironomus singulatus* [3], Б – *Cnephia pallipes*, В – *Wilhelmia eguina*, Г – *Prosimulium rufipes*, Д – *Stegopterna trigonia*

Види з великими та розсіченими зубцями субментума мають здебільшого малий чи нерозвинений вентральний виріз, а види, у яких зубці дрібні, – великий вентральний виріз, що досягає заднього краю субментума. Кутикула заміщується мембраною. Вочевидь, це потрібно для підвищення гнучкості стінок головної капсули.

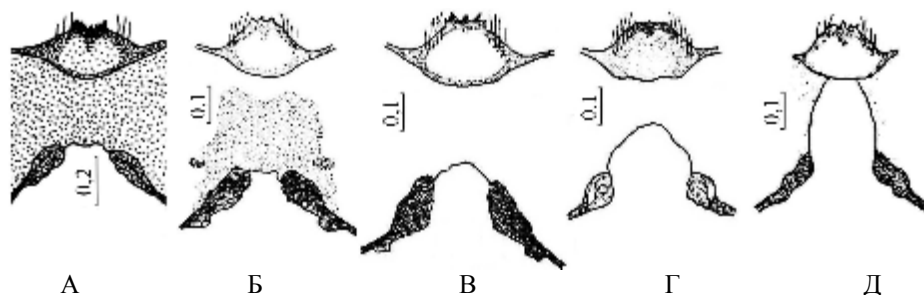


Рис. 5. Форма вентрального вирізу: А – *Prosimulium petrosum*, Б – *Nevermannia volhynica*, В – *Eusimulium aureum*, Г – *Wilhelmia eguina*, Д – *Byssodon maculata*

Форма кокона. Життя лялечок у швидких потоках також пов'язане з потребою міцно утримуватися на субстраті. Лялечки мають різні за формою та структурою кокон. Схематично кокон – це конічна кишеня, широкою стороною спрямована назустріч течії. Для кращого омивання дихального органа водою (рис. 3) у стінках кокона по боках утворюються отвори (*Gnus*, *Tetisimulium*, *Cleitosimulium*), а по передньому краю – рогоподібні вирости (*Hellichella*, *Cnetha*, *Nevermannia*), або кокон має чоботоподібну форму (*Metacnephia*, *Byssodon*, *Wilhelmia*).

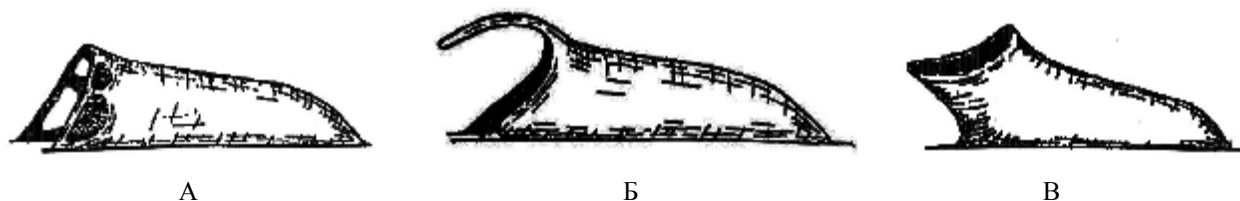


Рис. 6. Форма кокона лялечки: А – *Gnus*, Б – *Cnetha*, В – *Byssodon* [5]

Реофільний спосіб життя спричинив утворення на черевці лялечки системи шипиків та гачків для утримання на субстраті і в коконі. Види з великою кількістю архаїчних ознак (*Prosimulium*, *Stegopterna*) здебільшого мають недосконалий пухкий, слаборозвинений кокон, але гарно розвинену хетотаксію черевця і великі каудальні шипи. Види родів *Eusimulium*, *Schoenbaueria*, *Boophthora*, *Simulium* мають досконалий кокон зі щільними, гладкими стінками, потовщеннями, кантиком по передньому краю, достатньо розвинену хетотаксію і невеликі каудальні шипи. Види з чоботоподібною формою кокона (*Metacnephia*, *Byssodon*, *Wilhelmia*), який добре утримує лялечку на субстраті, мають спрощену хетотаксію черевця й атрофовані каудальні шипи.

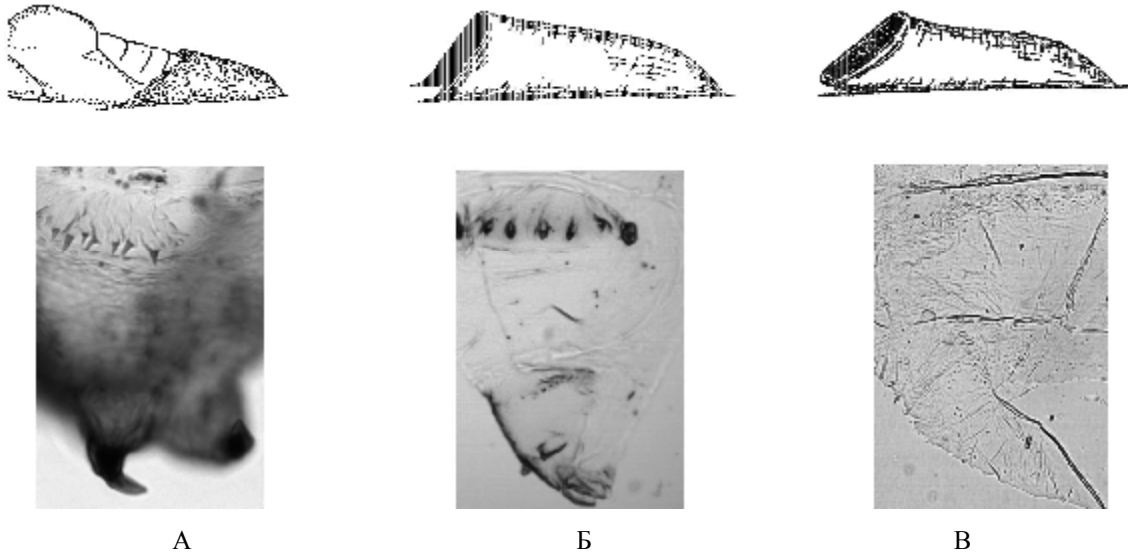


Рис. 7. Форма кокона [3] та каудальні шипи: А – *Stegopterna trigonia*, Б – *Eusimulium aureum*, В – *Wilhelmia equina*

Поліпшення дихання. Адаптацією до реофілії пояснюється шкірне дихання личинок (трахейна система апнейстична) [6; 15]. Вони постійно перебувають у досить швидкому водному потоці і мають тонку, гладеньку, гнучку, без чітко вираженої сегментації кутикулу, через яку легко здійснюється газообмін.

Реофілія вплинула також на еволюцію та мінливість дихального органа лялечок. У давніх (викопних) форм дихальний орган лялечки складався з простої нерозгалуженої кутикулярної трубки [5; 11], яка давала змогу дихати у водоймах із низькою швидкістю течії (наприклад, в озерах). Рецентні види в озерах не трапляються, а мешкають лише в річках – на ділянках, де швидкість течії більша за 0,2 м/с (табл. 2). У чітко виражених реофілів трубочки короткі і їх багато (до 30 у роду *Prosimulium* та до 150 у роду *Cnephia*); у видів, що розвиваються при порівняно повільній течії, трубочок менше, але вони значно довші (*Nevermannia*, *Cnetha*, *Eusimulium*).

Таблиця 2

Залежність довжини дихальних ниток від швидкості течії

Вид	Кількість досліджених особин	Швидкість течії, м/с	Кількість ниток	Довжина ниток (M ± m), мм
<i>Prosimulium hirtipes</i>	28	3,5–4,0	16	2,3 ± 0,2
<i>Cnephia pallipes</i>	31	0,8–1,1	30	2,1 ± 0,2
<i>Stegopterna trigonia</i>	58	0,3–0,7	12	4,0 ± 0,1
<i>Byssodon maculata</i>	46	0,8–1,1	30	1,2 ± 0,1
<i>Schoenbaueria nigra</i>	58	0,8–1,1	8	2,1 ± 0,1
<i>Argentisimulium noelleri</i>	64	0,3–0,8	8	3,1 ± 0,1
<i>Simulium morsitans</i>	125	0,4–0,8	8	2,5 ± 0,1
<i>Odagmia ornata</i>	168	0,4–0,8	8	3,6 ± 0,1
<i>Boophthora erythrocephala</i>	159	0,3–0,8	6	2,6 ± 0,1
<i>Nevermannia volhynica</i>	64	0,4–0,6	4	4,4 ± 0,1
<i>Cnetha verna</i>	37	0,3–0,6	4	4,3 ± 0,2
<i>Eusimulium aureum</i>	42	0,4–0,6	4	4,9 ± 0,1

Коефіцієнти рангової кореляції Спірмена між швидкістю течії і кількістю ниток ($r_3 = 0,983$) та між швидкістю течії і довжиною ниток ($r_4 = 0,987$) перевищують критичну точку (0,58) для $n = 12$ із 5%-м рівнем значущості та ймовірністю $P > 0,95$. Таким чином, між швидкістю течії і кількістю ниток та між швидкістю течії і довжиною ниток існують позитивні кореляційні зв'язки.

Висновки та перспективи подальших досліджень. Отже, реофільний спосіб життя спричинив розвиток великих і складновпорядкованих премандибул, вплинув на диференціацію механізму їх

очищення (мандибул), змінив структуру субментума та вентрального виріза, призвів до появи таких адаптивних ознак, як широкий прикріпний орган, міцна павутинна нитка та шкірне дихання у личинки, галуження дихального органа, наявності системи гачків на черевці та щільного кокону лялечки.

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. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1990. – 303 с.
3. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые / под ред. С. Я. Цалолихина. – СПб. : Наука, 1999. – 998 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. – Москва ; Ленинград : 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. Сухомлін К. Б. Мошки (Diptera: Simuliidae) Волинського Полісся / К. Б. Сухомлін, О. П. Зінченко. – Луцьк : РВВ «Вежа» Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки, 2007. – 308 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. Чубарева Л. А. Новый род мошек (Diptera, Simuliidae) из Таджикистана / Л. А. Чубарева, Н. А. Петрова // Энтомол. обозр. – 1981. – Т. 60, вып. 4. – С. 898–900.
10. Янковский А. В. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР) / А. В. Янковский. – СПб. : Изд-во РАН, 2002. – 570 с.
11. Янковский А. В. Таксономическое значение особенностей строения премандибул личинок мошек (Diptera: Simuliidae) / А. В. Янковский // Энтомол. обозр. – 1978. – Т. 56. – Вып. 1. – С. 169–179.
12. 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.
13. 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.
14. Davies L. Evolution of larval head-fans in Simuliidae (Diptera) as inferred from the structure and biology of *Crozetia crozetensis* (Womersley) compared with other genera / L. Davies // Zool. Journ. Linn. Soc. London. – 1974. – Vol. 55, № 3. – P. 193–224.
15. Hinton H. E. Spiracular gills / H. E. Hinton // Adv. Insect Physio. – 1968. – Vol. 5. – P. 65–162.
16. Peterson B. V. Simuliidae / B. V. Peterson // Manual of Nearctic Diptera. – 1981. – Vol. 1. – P. 355–392.

Статтю подано до редколегії
09.11.2011 р.