

**О ПОЛОЖЕНИИ SIMULIUM (SCHÖNB AUERIA) GIGANTEA RUBZ.
В СИСТЕМЕ МОШЕК****(Морфологические и кариологические признаки в систематике)****Н. А. Петрова, И. А. Рубцов и Л. А. Чубарева**

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Изложены морфологические и кариологические особенности личинок мошек *Schönbaueria pusilla* Fries и *Simulium (Schönbaueria) gigantea* Rubz. и уточнено их положение в системе семейства *Simuliidae*.

При описании видов систематик иногда сталкивается с трудностью отнесения нового вида к тому или иному роду. Такие трудности обычны в больших, слабо изученных, всеветно распространенных семействах насекомых, богатых видами и родами, со слабо выраженными хиатусами между надвидовыми таксонами. Особенно ощутимы эти трудности при так называемой мозаичной эволюции, когда различия между таксонами, особенно надвидовыми, проявляются отчетливо не на одной какой-либо фазе развития, например у взрослых особей, и не в форме присутствия — отсутствия признаков, а преимущественно в перекомбинациях их, к тому же разделенных по разным фазам онтогенеза. Типичным примером подобного семейства являются мошки (*Simuliidae*). Семейство распространено всеветно; в нем ныне насчитывается около 1100 видов. Систематиками предложено около 100 названий, из которых валидными принимаются около половины; другая половина надвидовых наименований попадает в синонимы первых. Для диагностики видов одинаково важны как признаки имаго обоих полов, так и признаки личинок и куколок. Подавляющее большинство известных видов (свыше 3/4) было описано за последние 40—50 лет лишь после того, как в таксономической практике было принято микроскопическое исследование тонких деталей строения всех фаз развития. Половой диморфизм имаго выражен сильно, а куколка резко отличается от личинки, поэтому каждый вид и род характеризуется четырьмя особыми диагнозами: самца, самки, личинки и куколки. Различия между видами одного рода обычно минутнозны и многочисленны. Иногда эти внешние морфологические различия столь неявственны, что систематики ищут новые критерии видов, в частности в особенностях строения гигантских политенных хромосом паутиных (слюнных) желез личинок. Так, в Канаде, а затем в СССР возникли лаборатории кариосистематики, где проводится таксономическое исследование мошек. Многие роды семейства представлены особыми видами в разных зоогеографических областях и не только в Голарктике, но и в Ориентальной области; некоторые палеарктические роды проникают в Неотропическую, Эфиопскую, Австралийскую области и на океанические острова. Поэтому, чтобы установить родовую принадлежность нового вида, иногда нужно знать все надвидовые таксоны семейства. К тому же классификация мошек еще слабо разработана. Отсюда очевидны общепризнанные трудности таксономического изучения мошек.

Настоящая статья — продукт совместной работы систематика (И. А. Рубцова) и двух цитогенетиков (Л. А. Чубаревой и Н. А. Петровой). Поводом для ее составления послужила история изучения одного вида мошки — *S. gigantea* Rubz. Этот опыт поучителен для всей практики таксономического исследования, как семейства мошек, так и ряда других трудных семейств класса насекомых. В этом авторы усматривают ее общее значение и оправданность опубликования.

Названный вид был описан еще в 1940 г. под названием *Simulium (Schönbaueria) giganteum* sp. n. (Рубцов, 1940, стр. 398—399, рис. 64, i, κ). Описание было сделано по одной особи самки, пойманной в долине нижнего течения р. Оби. Нежелательный способ описания вида по единственной особи был использован в данном случае из-за ее необычайно своеобразных морфологических отличий. Когда систематик сталкивается с новым видом, по своим признакам не укладывающимся в диагноз известных ему родов, у него есть обычно два решения. Первый, самый простой и легкий, — установить новый надвидовой (род или подрод) таксон. Такое решение при недостаточной изученности видов и фауны смежных областей нежелательно из-за возможности сведения нового названия в синонимы, которые уже теперь являются большим злом систематики. Второе решение, диктуемое осторожностью, — отнести вид к известному, наиболее близкому роду. По совокупности признаков самка нового вида ближе всего подходила к видам рода *Schönbaueria* End. Вместе с тем, было отмечено ее своеобразие и внешнее сходство по строению существенных таксономически половых придатков с неарктическим видом *Simulium virgatum* Coq. В начале 50-х годов в окрестностях Обдорска был пойман самец, который одним из авторов этой статьи был отнесен к названному в 1940 г. виду под названием *Sch. gigantea* (Rubz.) в связи с признанием рода *Schönbaueria* End. Во втором издании «Фауны» мошек появилось описание самца и рисунки таксономически важных особенностей его строения (Рубцов, 1956: 540—541, рис. 250). Преиминальные фазы оставались неизвестными. Отождествление самца с самкой в данном случае было до известной степени провизорным. Наряду с внешним сходством (по окраске, опушению, хетотаксии, форме члеников ног), а также сходством в некоторых деталях строения половых придатков (парамер, X стернита и вилочковидно разветвленной гонофурки) с видами рода *Schönbaueria* были обнаружены резкие отличия в строении гоностерна, по которым вид можно было сближать с родом *Gnus* (группа *malyshevi*). Это провизорное указание в связи с неопределенностью положения вида в системе семейства и недостаточностью материала сохранилось и в последующей переработанной сводке (Rubzov, 1959—1964). Лишь в 60-х годах в Коми АССР и в Мурманской области были обнаружены в значительном количестве личинки и куколки рассматриваемого вида. Из них были отпрепарованы самцы и самки и было подтверждено отнесение единичных особей из разных местонахождений к одному виду. Вместе с тем выяснилось, что вид *Sch. gigantea* (Rubz.) по ряду признаков отличается от всех других известных видов *Schönbaueria* (табл. 1). Наличие всех фаз развития вида позволило ставить вопрос об истинном его положении в системе семейства.

Одновременно соавторы настоящей статьи — цитогенетики — обратили внимание на своеобразную морфологию политенных хромосом паутиных желез, резко отличающую данный вид от других видов рода *Schönbaueria*. При изучении кариотипа природных популяций некоторых видов мошек, обитающих в Мурманской обл. в реке Монча, в сборе июля месяца 1968 г. было обнаружено большое количество личинок, отнесенных к *Sch. pusilla* (Fries). Среди цитологических препаратов был один, на котором клетки слюнных желез одной из личинок резко отличались своими кариологическими особенностями от соответствующих клеток остальных личинок из этой серии (рис. 1а, 1а₁; 1б, 1б₁). Опираясь на морфологические признаки, сравнили личинку, обладающую данным кариотипом, с другими из этой же выборки и, отобрав подобных ей, убедились, что все отобран-

Т а б л и ц а 1

Отличительные особенности *Schönbaueria* spp. и *Sch. gigantea*

<i>Schönbaueria</i> spp.	<i>Sch. gigantea</i>
Гоностили средние или короткие, скошенные вентрально	Гоностили длинные, скошенные латерально
Гоностерн широкий, пластинчатый	Гоностерн клиновидный, с вентральным гребне-видным носком
Ветви вилочки лишь с дорсальными утолщениями	Ветви вилочки с дорсальными и вентральными утолщениями
Коготок простой	Коготок с зубчиком
Кокон простой с кантиком	Кокон с плетением по переднему краю
Краевые зубцы мандибулы личинки мелкие и вершинами сближаются	Краевые зубцы мандибулы личинки крупные и вершинами расходятся

ные особи имели такие же кариологические особенности, как у этой личинки. Таким образом, данный сбор личинок, очень сходных по морфологическим характеристикам, по кариологическим показателям оказался неоднородным, состоящим из двух групп, причем первую группу составляли личинки *Sch. pusilla*, вторую — личинки, относящиеся к другому виду, родовая принадлежность которого оставалась неясной. Отсутствие в данном сборе самцов и самок не могло дать необходимых сведений для таксономии. Недостающие стадии были восполнены летними сборами 1969 г., был продолжен кариологический анализ и изготовлены препараты деталей строения личинок, куколок и имаго по всем фазам развития вида. Всего исследовано 87 цитологических и 60 энтомологических препаратов. Для измерения длин хромосом использовано и подвергнуто математической обработке 50 ядер (по 25 для каждого вида). На основании изучения всех фаз развития выяснено, что по морфологическим особенностям и строению гениталий второй вид из нашего сбора следует отнести к *Sch. gigantea* (Rubz.). Однако кариологические различия между указанными видами оказались настолько существенными, что трудно было допустить принадлежность второго вида к роду *Schönbaueria*. Более того, структурные особенности нового кариотипа, и в частности рисунок дисков политенных хромосом в сравнении с известными нам кариотипическими признаками видов, относящихся к родам Палеарктики, были весьма специфичны, что наводило на мысль, что мы имеем дело с новым для этой области родом.

На рис. 1а изображен кариотип *Sch. pusilla* (Fries), представителя первой группы, характеризующийся следующими особенностями: $2n=6$, гомологичные хромосомы слабо сконъюгированы (рис. 2а, 2б, 2в, 2г), в I паре хромосом между центромерой и ядрышком имеется небольшая расширенная зона (рис. 2а), составляющая $\frac{1}{10}$ часть длины хромосомы и являющаяся результатом локальной деспирализации хромосом; II пара хромосом обладает двумя постоянно присутствующими в коротком плече пучками, степень развитости которых различна (рис. 2е); в этом же плече у ряда особей была обнаружена инверсия в одном из гомологов; III пара хромосом может быть легко распознана по дистальному участку короткого плеча, где наблюдается характерная последовательность дисков (рис. 2г). Центромерные районы четко выражены; хромосомы I пары метацентрические, самые длинные, II и III — субметацентрические, достоверных различий в длинах которых не обнаружено. В табл. 2 приведены длины хромосом и их плеч в микронах.

Кариотипические особенности *Sch. gigantea* (Rubz.), представителя второй группы, заключаются в следующем: Как и большинству видов мошек, данному таксону свойственно $2n=6$. Одинаковость чисел хромосом у разных видов и даже родов этого семейства казалось бы ограничивает кариологический анализ, однако привлечение к исследованию морфологических особенностей политенных хромосом с их специфичной для вида



Рис. 1. Кариотипы *Schönbaueria pusilla* Fries (1a, 1b) и *Simulium* (*Schönbaueria*) *gigantea* Rubz. (1a₁, 1b₁).
1a, 1b — в слюнных железах (20об. × 7 ок.); 1a₁, 1b₁ — в гонадах (90 об. × 7ок.).

Рис. 2. Участки политенных хромосом (90 об. × 7 ок.). *Sch. pusilla* Fries.

2a — расширенная зона I хромосомы; 2b — конец L II; 2c — конец S II; 2e — конец SIII. BR — кольцо Бальбиани; N — место связи с ядрышком.



Рис. 3. Цитологическая карта I хромосомы *Simulium (Schonbaueria) gigantea* (90 об. × 7 ок.).

C — центромера; L — длинное плечо; S — короткое плечо.



Рис. 4. Цитологическая карта II (а) и III (б) хромосом *Simulium (Schonbaueria) gigantea* (90 об. × 7 ок.).
 Обозначения те же, что и на рис. 3.

дискоидальной структурой компенсирует этот «недостаток», открывая перспективы глубокого сравнительного изучения кариотипов. На рис. 3, 4 дана цитологическая карта *Sch. gigantea* (Rubz.). Говоря о характерных кариотипических особенностях данного таксона, следует отметить высокую степень конъюгации гомологичных хромосом, в результате которой каждая пара образует единое целое и практически в каждой клетке паутинных желез видны три хромосомы. Второй отличительной особенностью является своеобразное строение I хромосомы, $\frac{1}{5}$ часть которой занимает расширенная зона, представляющая собой обширный участок (секции 18—21) сильно деспирализованного хромонем. Эта же хромосома связана с ядрышком, расположенным в длинном ее плече. Центромера, находящаяся в пределах расширенной зоны, делит I хромосому на два неравных плеча. Маркерами II хромосомы служат центромерный район с характерной последовательностью дисков (участок 13—14) и кольцо Бальбиани в коротком плече (участок 7). III, как и II хромосома, неравно-

Т а б л и ц а 2

Длина хромосом и их плеч (в мк)

№ хро- со- мы	<i>Sch. pusilla</i>		<i>Sch. gigantea</i>	
	общая длина	длина плеч	общая длина	длина плеч
I	435.0	216.0	403.0	186.0
		219.0		217.0
II	262.0	115.0	207.0	86.0
		153.0		121.0
III	258.0	104.8	203.0	119.0
		153.2		84.0

плечая; дистальный конец короткого плеча постоянно несколько расширен в виде веера. Из табл. 2 видно, что II и III хромосомы почти равны по длине и каждая в два раза короче I хромосомы.

Даже при беглом сравнении рис. 1а с рис. 1а₁ бросаются в глаза существенные кариологические различия между сравниваемыми таксонами, которые выражаются разной степенью конъюгации гомологов, разным соотношением длин хромосом и значительно расширенной зоной у *Sch. gigantea* по сравнению с *Sch. pusilla*. Тщательное сравнение рисунков дисков политенных хромосом обоих таксонов показало, что они совершенно различны и не имеют однотипных участков, если не считать конца I хромосомы (рис. 3, 4з) с последовательностью дисков, характерной для всех изученных нами видов, относящихся к разным родам, и являющейся, по-видимому, одним из кариологических признаков семейства мошек (Чубарева и Петрова, 1968).

Как показано в ряде работ, рисунок дисков политенных хромосом у мошек хотя и видоспецифичен, вместе с тем достаточно консервативен, подчеркивая своеобразие и обособленность данного семейства в отряде двукрылых. Так, у некоторых видов, относящихся к одному или разным родам, наряду со структурными различиями наблюдаются участки хромосом с одинаковой последовательностью дисков, причем внутри рода кариологические различия менее выражены, чем между родами (Чубарева и Петрова, 1968, 1969; Чубарева и Петрухина, 1970). На этом основании можно судить о степени генетической близости между таксонами. Кариотипы *Sch. pusilla* и *Sch. gigantea* характеризуются совершенно разным рисунком дисков, разной степенью конъюгации гомологов, разными длинами хромосом. Это свидетельствует о весьма существенных различиях в их генетических системах и, вероятно, о разных путях эволюции.

Зная ряд форм в пределах одного, а тем более нескольких близких видов и исходя при этом из закона Вавилова о том, что генетически близкие, родственные виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости, можно предвидеть нахождение в природе параллельных форм у других видов и родов или у более крупных таксономических единиц. Сходство в рядах изменчивости будет тем полнее, чем больше генетическая близость видов и родов в общей системе. Так, опираясь

на данные о хромосомном полиморфизме в природных популяциях мошек, относящихся к видам родов *Odagmia*, *Tetisimulium* и *Simulium*, которых на основании кариологических признаков мы считаем возможным объединить под одной трибой (Чубарева и Петрова, 1968), можно представить себе, какова должна быть структура кариотипа какого-либо другого вида, относящегося к данной трибе *Simuliini*. У такого вида должно быть $2n=6$ хромосом, степень конъюгации гомологов неполная или слабая, ядрышко должно находиться в III хромосоме, маркированной кроме этого определенным рисунком дисков на дистальных участках, центрально-мерные районы — шире поперечника хромосомы и, наконец, может наблюдаться полиморфизм по так называемым добавочным микрохромосомам. Исследованный нами вид *gigantea* по своим кариологическим показателям далек от рамок этой трибы. Опираясь на собственные и литературные цитологические данные, можно сказать, что его скорее следовало бы отнести к трибе *Eusimuliini*.

Таким образом, и для систематики и для цитогенетиков (соавторов данной статьи) оставалась неясной родовая принадлежность вида, место его в системе семейства. *Sch. gigantea* по совокупности признаков нельзя было отнести ни к одному из 17 известных для Палеарктики родов семейства. Вместо легкого выхода из положения путем создания нового надвидового таксона была предпринята ревизия классификации всего семейства. Результаты этого исследования изложены особо и находятся в печати. Исследование позволило установить сходство в плане строения всех фаз развития *Sch. gigantea* с таковым у перуанского вида *Simulium paynei* Vargas, 1942. Последний является типовым видом рода *Hemicnetha* Enderlein, 1934. Особенно существенно сходство в плане строения решающе важных таксономических признаков: половых придатков — гоностерна и гоноподитов у самца и вилочки у самки, крыла, члеников ног, коготка самок, дыхательного органа куколок, субментума и вентрального выреза у личинки. Таким образом, намечается связь арктически распространенного *gigantea* (Rubz.) с горными перуанскими видами рода *Hemicnetha* End. Это новый род для фауны мошек Палеарктики. Вопрос о включении этого вида в род *Hemicnetha* по кариотипическим особенностям сейчас пока не может быть решен из-за отсутствия соответствующего материала из тропиков.

Аналогичное распространение обнаруживают и некоторые другие палеарктические роды, например голарктический *Stegopterna*, синонимом которого, по-видимому, является род *Lutzsimulium*, а также виды *Eusimulium*, судя по указанию Эдвардса (Edwards, 1931) на нахождение *Eusim. costatum* в Перу. Ниже дано описание деталей строения личинки и куколки *Hemicnetha gigantea* (Rubz.). Мы не приводим рисунков и описания взрослых *H. gigantea* и видов рода *Schönbaueria*, уже опубликованных на русском языке. Естественно, что сибирский *Sch. gigantea* (Rubz.) заметно отличается от типового вида *Hemicnetha paynei* Varg. Особенно существенна сердцевидная форма гонофурки у неотропических видов, что сближает их с трибой *Simuliini*.

Hemicnetha Enderlein, 1934

Т и п о в о й в и д: *Simulium paynei* Vargas, 1942=*mexicana* End. (preoccup.). Син. *Simulium* (*Eusimulium*), Рубцов, 1940; Vargas, 1942; *Simulium* (*Dyarella*) Dalmat, 1942.

Д и а г н о з р о д а. Крупные размеры. Голова, грудь — матовые, с налетом, иногда спинка с продольными темными полосками. Мембрана голая. Базальная часть R_1 — голая. Передние голени без отчетливых серебристых полос. Базитарзус₁ слегка уплощен и чуть расширен. Коготки ♀♀ с небольшим зубчиком. Кальципала и педисулькус нормально развиты. Генитальные и анальные пластинки вентрально более или менее удлинённые. Гоностили длиннее гонокситов, уплощенные, с 1 шишкой на конце. Гоностерн проксимально широкий, дистально

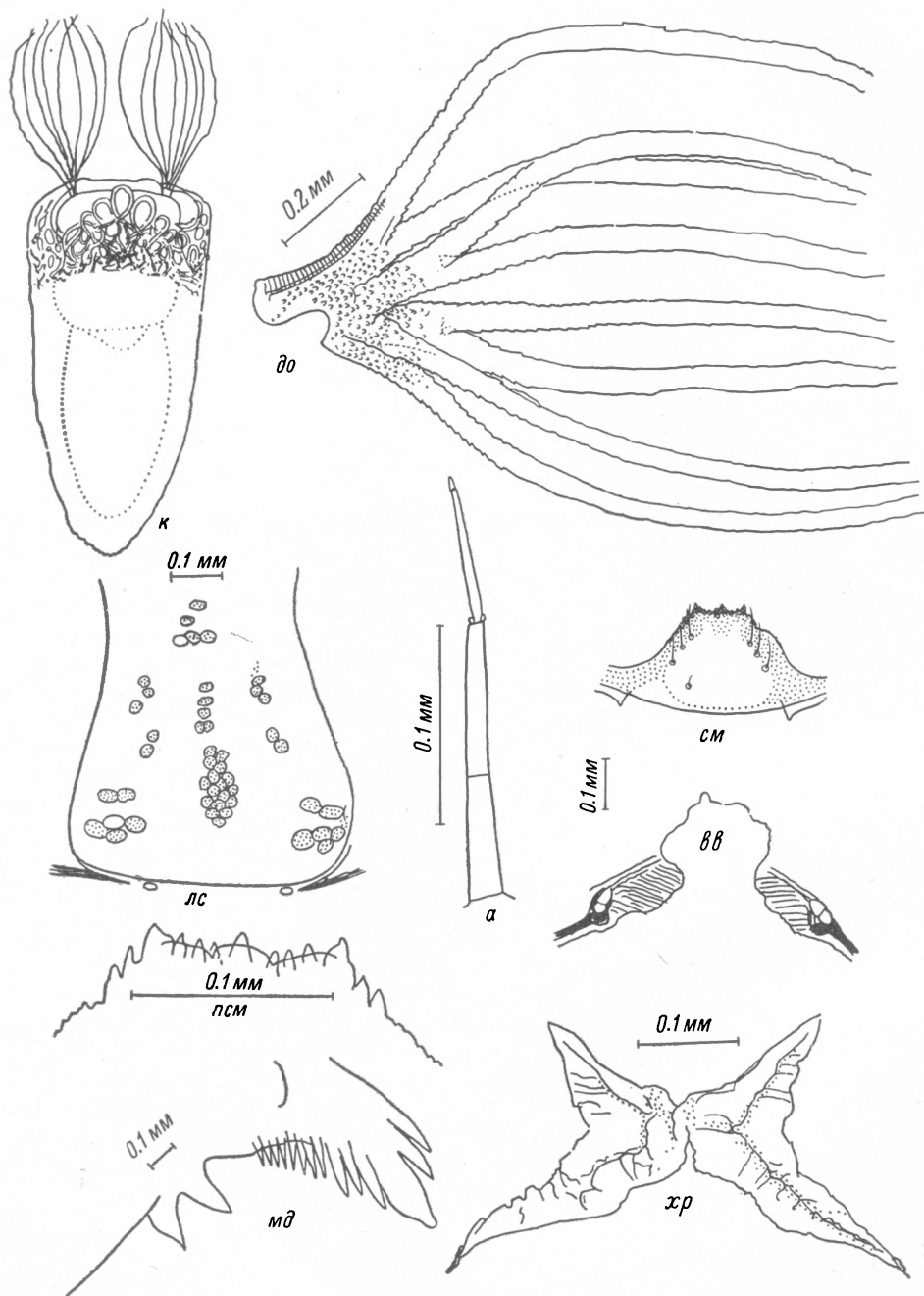


Рис. 5. Куколка и личинка *Hemicnetha gigantea*.

а — антенна; вв — вентральный вырез головной капсулы личинки; до — дыхательный орган куколки; к — куколка; лс — лобный склерит личинки; мд — мандибула; псм — передний край субментума; см — субментум; хр — хитиновая рама на заднем конце тела куколки.

суживается, с вентральным язычком. Гонофурка узкая, расщепленная на свободном конце. Парамеры с 2 или многими шипами. Субментум с выдающимся вперед срединным зубцом. Вентральный вырез головной капсулы не очень глубокий, арковидный, с неровными краями, достигает середины или слегка заходит за середину длины вентральной стенки. В дыхательном органе 8—15 нитей, отходящих в большинстве от основания. Кокон обычно с плетеным воротничком, без кантика, не поднимается над субстратом.

Р а с п р о с т р а н е н и е: северные районы Палеарктики, Мексика, Южная Америка (Перу, Колумбия).

Ближайший род *Hearlea* Vargas, Mart. et Diaz Najera отличается узкими гоностилиями, длинным вентральным выростом гоностерна, трубчатым дыхательным органом, наличием зубчатых выростов на конце брюшка личинки.

***Hemicnetha gigantea* (Rubz.) (рис. 5)**

Описание и рисунки имаго: Рубцов, 1956: 540, рис. 250.

Л и ч и н к а. Длина тела 8—10 мм. Рисунок лба позитивный, отчетливый. Антенна 3-члениковая, базальный членик разделен посредине. В большом веере 30—36 щетинок. Краевых зубцов 2, они хорошо развиты и слегка расходятся к вершине. Субментум с слегка выступающим вперед срединным зубцом и широкой чешуйкой. 6-й и 7-й зубцы субментума хорошо развиты. Боковые края субментума прямые с 3—4 маленькими зубчиками, расходятся под углом чуть меньше прямого. По краям субментума снаружи по 3—4 щетинки в 1 ряд и 3—4 мелких — в задней половине. Вентральный вырез головной капсулы округлый, неглубокий, с неровным краем. В заднем прикрепительном органе 64—68 рядов крючков по $13 + 1 - 2$ крючка в каждом.

К у к о л к а. Кокон простой, но обычно сомкнутый вентрально, без воротничка, с плетеным выступом сверху, спереди. Длина куколки 4.5—5 мм. Дыхательный орган из 8 дыхательных нитей, широко расходящихся от основания, их длина около $1/2$ длины тела куколки; нити собраны у основания на трех-четырех стебельках, расположенных не в одной плоскости; обычно верхний стебелек ветвится дихотомически; второй и третий ветвятся дихотомически дважды, образуя 3 нити; последняя, 8-я нить обычно отходит от основания третьего стебелька (рис. 5, до). Лоб и спинка куколки в редких, мелких, округлых бугорках, диаметром около 2—3 мк. 6—8-й тергиты брюшка несут ряд шипов по переднему краю.

Р а с п р о с т р а н е н и е: Долина Большой Оби; окрестности Обдорска; Коми АССР, в протоках из оз. Сейты и Балбанты; Мурманская обл., р. Монча, под Мончегорском, июль—август (Л. А. Чубарева и Н. А. Петрова). Описание личинок и куколок по сборам Л. А. Чубаревой и Н. А. Петровой из Мурманской обл. Эти же сборы исследовались карбиологически.

Л и т е р а т у р а

- Рубцов И. А. 1940. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР, 6 (6) : 1—532.
Рубцов И. А. 1956. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР, 6 (6) : 1—860.
Рубцов И. А. (Rubzov). 1959—1964. In Lindner: Die Fliegen der Palaearktischen Region. Simuliidae (Melusinidae) Lief., 203—246 : 1—689.
Чубарева Л. А. и Петрова Н. А. 1968. Гомологичные ряды хромосомного полиморфизма в природных популяциях мошек. Цитология, 10 (10) : 1248—1256.
Чубарева Л. А. и Петрова Н. А. 1969. Кариологические особенности мошки *Helodon ferrugineus* Wahlb. и некоторые вопросы систематики. Цитология, 11 (2) : 234—241.
Чубарева Л. А. и Петрухина Т. Е. 1970. Генетические связи *Voophthora erythrocephala* De Geer с некоторыми родами семейства Simuliidae (Diptera). Эвтомол. обозр., 49 (3) : 541—544.
Edwards F. W. 1931. Diptera of Patagonia and South Chile based mainly on Material in the British Museum (Natural History), Simuliidae, 2 (4) : 121—154.

ON THE POSITION OF SIMULIUM (SCHÖNBAUERIA)
GIGANTEA RUBZ. IN THE SYSTEM
OF CLASSIFICATION OF SIMULIIDS

(Morphological and karyological characters in the systematics)

N. A. Petrova, I. A. Rubzov and L. A. Chubareva

S U M M A R Y

In studying karyology of natural populations of *Schönbaueria pusilla* Fries and *Sch. gigantea* Rubz. there were discovered a peculiar morphology of polytene chromosomes of these species and significant differences in their karyotypes. The presence of all developmental phases of the species, the original, but incomplete description of which was made from 1♂ and 1♀, enabled us to raise a question of the true position of this species in the system of the family and to find out that *Sch. gigantea* in morphological characters differs from all known species of the genus *Schönbaueria* End. There was observed a similarity in the structure of all developmental phases of *Sch. gigantea* Rubz. to Peruvian species of the genus *Hemicnetha* End. and erected a new taxon for *Sch. gigantea* (Rubz.).
