

**КОНЦЕПЦИЯ ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА
В СИСТЕМАТИКЕ КОМАРОВ (CULICIDAE)****А. В. Гуцевич**

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Излагаются доводы в пользу концепции политипического вида в систематике комаров. Основным критерием вида признается морфологический (в четырех его основных вариантах), обеспечивающий возможность определения отдельных особей. Некоторые широко распространенные виды распадаются на подвиды, ареалы которых перекрывают друга друга на больших территориях.

Концепция политипического вида — широкое понимание вида как комплекса множества популяций, несколько отличающихся друг от друга морфологическими и биологическими признаками, обычно не очень значительными. Вид — сложная система, включающая много внутривидовых групп — подвидов и др. Чем более разнообразны ландшафты и биотопы, населенные популяциями данного вида, тем более вероятно наличие различий между популяциями. Но в той или иной степени они всегда выражены. «Каждый вид . . . является в какой-то степени полиморфным и политипическим» (Майр, 1974, с. 388). Ареалы большинства видов комаров огромны. Из 98 видов комаров фауны СССР 29 имеют голарктическое распространение, т. е. встречаются и в восточном и в западном полушариях. Обширность ареалов большинства видов комаров казалось бы благоприятствует появлению внутривидовых групп.

До недавнего времени видовая систематика комаров Палеарктики, в частности фауны Советского Союза, казалась более или менее упорядоченной. Она базировалась на фундаментальных работах Эдвардса (Edwards, 1921), Штакельберга (1927, 1937), Мончадского (1936, 1951) и других авторов. Признавалась широкая политипическая концепция вида. Основу видовой характеристики составляли 3 группы признаков: 1) внешние особенности имаго, преимущественно окраска и расположение групп чешуек; 2) строение наружных гениталий самцов; 3) наружная морфология личинок. Самостоятельными видами признавались такие, которые четко распознаются по всем трем группам признаков или хотя бы по двум из них. Такой подход дает надежную основу для определения видов. Формы, слабо различающиеся по указанным признакам и не могущие быть определенными по отдельным особям, рассматривались как подвиды.

Конечно, на основе такого принципа не всегда удавалось находить решения, признаваемые всеми специалистами. Понятие «четкие различия» в известной мере субъективно. Относительно статуса некоторых форм издавна существовали разногласия (вид или подвид?). Но таких примеров было мало.

За последнее время выдвигаются положения, признание которых приводит к дроблению ранее признаваемых видов, к возведению подвидов в ранг вида и в конечном счете к значительному увеличению количества видов. Конечно, увеличение количества известных видов в классе насекомых, как и в большинстве других групп животных, — процесс

закономерный и неизбежный. Он идет как путем описания ранее неизвестных видов, так и путем разделения уже известных, но лишь при условии солидного обоснования, главным образом в результате обнаружения надежных морфологических различий.

Между тем новые виды иногда выделяют на основании мелких и мельчайших отличий. В качестве примера можно указать на работу Arnaud с сотрудниками (Arnaud e. a., 1976). Авторы предлагают рассматривать как отдельные виды *Aedes excrucians* Wlk. (западное полушарие) и *Aedes surcoufi* Theob. (восточное полушарие). Единственное указанное различие — мелкие особенности строения коготка лапки, лежащие, по нашему мнению, в пределах индивидуальной изменчивости.

Разногласия по вопросу о критериях вида у комаров связаны главным образом с учением о видах-двойниках (sibling species), разработанному преимущественно в трудах Майра (Mayr, 1970, и др.). Виды-двойники это виды, не различающиеся или очень слабо различающиеся морфологически, но характеризующиеся биологическими особенностями и репродуктивной изоляцией. В одной из последних книг Майра (1974) виды малярийных комаров «комплекса *maculipennis*» рассматриваются как один из наиболее ярких примеров видов-двойников; их отличия сопоставлены в форме таблицы. Аналогичные данные приводятся в других руководствах (Cain, 1954; Яблоков и Юсуфов, 1976).

Особое значение в качестве видовых признаков приписывают таким показателям как особенности личиночных биотопов (содержание солей в водоемах, где обитают личинки), источники питания комаров кровью (людей или животных), роли исследуемых комаров в передаче возбудителей болезней.

Но все эти биологические признаки весьма изменчивы. Известно, например, что комар *Aedes togoi* (Theobald) успешно развивается и в дождевой воде с минимальным содержанием солей, и в морской воде, попадающей во время прилива в углубления на прибрежных скалах. Вопрос о диапазоне солёности, допускающей возможность развития личинок *Aedes taeniorhynchus* (Wiedemann), был исследован специально (Nayar a. Sauerman, 1974). Оказалось, что личинки этого комара успешно развиваются и в дистиллированной воде, и в воде с содержанием солей до 150% солёности морской воды. Следовательно, по крайней мере у некоторых видов комаров приспособленность к колебаниям солёности воды исключительно велика.

Другой фактор, которому приписывают значение видового признака — пищевые предпочтения. Но для большинства видов комаров характерен весьма широкий круг прокормителей. Такие важные переносчики возбудителей болезней, как *Anopheles maculipennis* Mg., *An. gambiae* Giles, *Aedes aegypti* L., *Culex tarsalis* Coq., *Cx. tritaeniorhynchus* Giles и многие другие имеют широкий круг хозяев и не обнаруживают четко выраженных пищевых предпочтений. Они нападают на животных и на людей, на домашних и диких млекопитающих и на птиц. В зависимости от обстановки основным оказывается тот или другой источник питания кровью.

Ранее в обычных условиях сельской местности, где почти в каждом дворе был небольшой коровник или свинарник, *An. maculipennis* любого подвида питались преимущественно кровью животных. Но в рядом расположенных населенных пунктах, например в пионерских лагерях, комаров того же вида могло быть столь же много, а их прокормителями были только люди. В свете приведенных фактов, число которых можно многократно умножить, небольшие различия в степени «антропофилии», т. е. в процентах комаров, питающихся на людях, никак нельзя считать видовым признаком.

Данный вывод, конечно, относится не только к малярийным комарам. Ярким примером может служить произошедшее буквально «на наших глазах» изменение пищевых предпочтений *Culex pipiens pipiens*. Ранее его активность как кровососа человека повсеместно расценивалась как весьма слабая. Начиная с конца 50-х годов во многих районах она резко

возросла. Независимо от причин произошедшего изменения сам этот факт не подлежит сомнению и свидетельствует о возможности резких и быстрых изменений степени антропофилии комаров.

Соответственно, большим изменениям подвержена и роль комаров как переносчиков возбудителей болезней. Так, *An. maculipennis maculipennis* и *An. m. messeae*, которых многие авторы считают самостоятельными видами, в одних частях ареала, например в Западной и Центральной Европе, рассматривались как формы, не игравшие существенной роли в передаче малярии. Их эпидемиологическое значение почти полностью отрицалось (см. упомянутую таблицу в книге Майра, 1974). В других частях ареала — в Поволжье, Западной Сибири, Казахстане — те же комары были важнейшими переносчиками малярии в ту пору, когда заболеваемость в соответствующих зонах была весьма высокой. Аналогичных примеров можно привести очень много.

В настоящее время установлено, что восприимчивость комаров к заражению определенным возбудителем отчасти генетически обусловлена, отчасти зависит от внешних условий. В рамках одного вида переносчика имеются популяции высоко восприимчивые, популяции мало восприимчивые, а иногда и популяции полностью резистентные. В одной популяции могут быть особи с различной степенью восприимчивости (см. например, Paige a. Craig, 1975; Frizzi, Rinaldi, Bianchi, 1975).

Следовательно, отдельные биологические особенности не могут служить основой видовой характеристики. Нельзя отрицать наличия биологических различий между видами комаров. Такие различия, конечно, существуют, но для видовой характеристики важны не отдельные биологические признаки, а их совокупность, «биологическая физиономия» вида в целом, его приуроченность к определенной физико-географической зоне и т. д.

Но даже четкие биологические различия, при отсутствии достоверных морфологических особенностей, не дают оснований заключить о самостоятельности вида. Например, теперь почти никто из специалистов не считает *Culex pipiens molestus* самостоятельным видом, хотя он, при отсутствии достоверных морфологических различий, отличается от номинативной формы существенными биологическими особенностями, будучи гомодинамным, автогенным и стеногамным комаром. Наоборот, *Cx. pipiens pipiens* — комар гетеродинамный, неавтогенный и эвригамный. Литература по данному вопросу столь обширна, что нет необходимости разьяснять значение этих терминов и приводить литературные ссылки.

Наличие репродуктивной изоляции часто считают основным критерием вида. Такой вывод, однако, нельзя распространять на все группы животных, особенно — насекомых. В частности, он, по нашему мнению, не применим к комарам. У насекомых известно немало примеров внутривидовой репродуктивной изоляции. Много несовместимых, репродуктивно изолированных групп известно у *Cx. pipiens* (см., например, Schumann, 1973, и др. работы). Так, не наблюдалось нормального скрещивания между «дикими», т. е. собранными в природе, *Ae. taeniorhynchus* и комарами того же вида из лабораторной культуры (O'Meara a. Evans, 1974). Иногда репродуктивная изоляция наблюдается даже в пределах одной популяции (Креславский, 1973).

Возможность получения гибридов в лаборатории не означает, что гибридизация в широких масштабах происходит в естественных условиях. Так, 2 подвида *Cx. pipiens* — *pipiens* и *molestus* — в лаборатории скрещиваются и дают плодовитое потомство (Виноградова, 1966; Сичинава, 1975). Но в естественных условиях каждый подвид довольно стойко сохраняет свои указанные выше биологические особенности. Правда, имеются данные о наличии в отдельных районах промежуточных форм, возможно возникших в результате гибридизации. Но в целом обособленность подвидов сохраняется. У комаров, по-видимому, репродуктивная изоляция возникает на ранних этапах видообразования и служит как бы предпосыл-

кой, исходным пунктом дивергенции, ведущей к возникновению новых видов.

Современное понимание вида предусматривает, конечно, признание множественности критериев, что требует всестороннего изучения морфологических особенностей (с использованием световой и электронной микроскопии), кариологии, экологии, иммунологических и биохимических отличий, а также других показателей. Но, как известно, систематика имеет две основные задачи. Во-первых, теоретическое изучение сходств и различий между группами животных, построение системы, по возможности приближающейся к естественной. Вторая задача — практика определения, вплоть до установления видовой принадлежности отдельных особей, что необходимо при любых работах по исследованию данной группы. Чем более велико практическое значение изучаемой группы, тем важнее вторая задача систематики.

Практическое значение комаров как кровососов и как переносчиков огромно. В свете приведенных соображений мы считаем целесообразным в трактовке вопросов видовой систематики комаров исходить из широкой концепции вида. Сторонники дробления видов, возводя подвиды в ранг вида, фактически игнорируют существование подвидов.

В зоологической литературе подвиды животных обычно характеризуются как географические формы, каждая с определенным ареалом. Границы подвидов одного вида, по широко распространенному мнению, только соприкасаются или перекрывают друг друга лишь на небольшом протяжении. У комаров дело обстоит совершенно иначе. Так, в пределах территории Советского Союза можно различать не две формы *Ae. caspius* (*caspius* и *dorsalis*), а четыре. Их ареалы перекрывают друг друга на сотни километров, причем на территории совместного обитания двух подвидов часто встречаются переходы между ними (Гудевич, 1977).

Сходная ситуация наблюдается у *Ae. vexans* (Meigen), представленного в фауне Палеарктики двумя подвидами — *Ae. v. vexans* и *Ae. v. nipponii* (Theobald). Последний никем из систематиков не признается самостоятельным видом, хотя он по окраске тергитов брюшка четко отличается от номинативной формы. Оба подвида встречаются на значительной части азиатской территории СССР. В Приморье и Хабаровском крае резко преобладает *Ae. v. nipponii*, тогда как *Ae. v. vexans* там встречается редко. Далее на запад численное соотношение подвидов меняется — сокращается «удельный вес» *Ae. v. nipponii*. Схематизируя, можно сказать, что восточнее Байкала в той или иной степени преобладает *Ae. v. nipponii*. Но он встречается и западнее — на юге Сибири и в Казахстане. Особи с небольшой примесью светлых чешуек в задней половине тергитов, т. е. уклоняющиеся в сторону *Ae. v. nipponii* попадают на Кавказе и даже на Украине (Шеремет, 1975). Здесь, как и у *Ae. v. caspius*, ареалы подвидов перекрывают друг друга на обширных пространствах, где часто встречаются переходные формы. Именно такая ситуация характерна для политипических видов комаров.

В настоящей статье автор оставался в рамках обсуждения вопроса о политической концепции вида в семействе комаров, так как наши конкретные работы относятся к видам именно этого семейства. Что касается более общих вопросов видообразования у насекомых, мы отсылаем читателя к статье Правдина (1970), с основными положениями которой автор настоящей работы вполне согласен.

Л и т е р а т у р а

- В и н о г р а д о в а Е. Б. 1966. Кровососущие комары комплекса *Culex pipiens* L. (Diptera, Culicidae), их практическое значение, систематика и биология. — Энтомол. обозр., 45 (2): 241—257.
- Г у д е в и ч А. В. 1977. О политипических видах комаров (Culicidae). П. *Aedes caspius* (Pallas, 1771). — Паразитология, 11 (1): 48—51.
- К р е с л а в с к и й А. Г. 1973. Репродуктивная изоляция как критерий вида. — Журн. общ. биол., 34 (4): 617—619.

- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. М. : 1—504.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М. : 1—460.
- Моичадский А. С. 1936. Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Определители по фауне СССР, 24. М.—Л. : 1—379.
- Моичадский А. С. 1951. Личинки кровососущих комаров СССР и сопредельных стран (подсем. Culicinae). Определители по фауне СССР, 37. М.—Л. : 1—290.
- Правдин Ф. Н. 1970. Внутривидовая дифференциация и видообразование у насекомых. — Зоол. журн., 49 (4) : 570—587.
- Сичинава Ш. Г. 1975. Реципрокное скрещивание *C. p. pipiens* и *C. p. molestus* и развитие родительских и гибридных поколений. — Сообщ. АН ГрузССР, 80 (2) : 473—476.
- Шеремет В. П. 1975. Обнаружение *Aedes vexans nipponi* Theob. (Diptera, Culicidae) на Украине. — Мед. паразитол. и паразитар. болезни, 44 (1) : 100.
- Штакельберг А. А. 1927. Кровососущие комары (сем. Culicidae) Союза ССР и сопредельных стран. Определители по фауне СССР, 1, М.—Л. : 1—170.
- Штакельберг А. А. 1937. Семейство Culicidae. Фауна СССР, Насекомые двукрылые, 3 (4), М.—Л. : 1—257.
- Яблоков А. В. и Юсуфьев А. Г. 1976. Эволюционное учение. М. : 1—335.
- Arnaud J.-D., Rioux J.-A., Croset H. et Guilvard E. 1976. *Aedes* (*Ochlerotatus*) *surcoufi* (Theobald, 1912). Rétablissement du binome; analyse morphologique position au sein du complexe holaretique «excrucians». — Ann. Paras. hum. comp., 51 (4) : 477—494.
- Cain A. J. 1954. Animal species and their evolution. : 1—244.
- Edwards F. W. 1921. A revision of the mosquitoes of the Palaearctic region. — Bull. Entomol. Res., 12 (3) : 263—351.
- Frizzi G., Rinaldi A., Bianchi M. 1975. Genetic studies on mechanisms influencing the susceptibility of Anopheline mosquitoes to plasmodial infection. — Mosquito News, 35 (4) : 505—508.
- Nayar J. K. a. Sauerman D. M. 1974. Osmoregulation in larvae of the salt-marsh mosquito, *Aedes taeniorhynchus*. — Entomologia experimentalis et applicata, 17 (3) : 367—380.
- O'Meara G. F., Evans D. G. 1974. Female-dependent stenogamy in the mosquito, *Aedes taeniorhynchus*. — Anim. Behav., 22 (2) : 376—381.
- Paige Ch. J., Craig G. B. 1975. Variation in filarial susceptibility among east African populations of *Aedes aegypti*. — J. Medic. Entomol., 12 (5) : 485—493.
- Schumann W., 1973. Immunogenetic and electrophoretic studies with extract of different adult *Culex pipiens* strains. — J. Insect Physiology, 19 (7) : 1387—1396.

CONCEPTION OF POLYTYPICAL SPECIES IN THE TAXONOMY
OF MOSQUITOES (CULICIDAE)

A. V. Gutsevich

S U M M A R Y

Arguments are adduced in favour of conception of the polytypical species in the taxonomy of mosquitoes. In practice the main criterion of species is admitted to be morphological one (its main four versions), which provides a possibility to identify individual specimens. Some widely distributed species are divided into subspecies, the distribution areas of which overlap sometimes throughout large territories. Areas which are co-inhabited by some subspecies are characterized by transitional forms.
