

О НЕКОТОРЫХ ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ МИЦЕТОФИЛОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA, MUSCETOPILOIDEA)

Изучены особенности экологической эволюции мицетофилоидов – возникновение и становление мицетофагии, которые обусловили формы распределения особей в пределах ареала вида, «сгущенность» популяций имагинальных и преимагинальных фаз.

Мицетофилоидные двукрылые – это низшие представители бибиоморф (*Vibionomorpha*), связанные в своей эволюции с гетеротрофными живыми организмами – грибами. Основной способ питания их личинок – мицетофагия.

Использование литературных данных [1–4], а также многолетние собственные исследования фауны и экологии мицетофилоидов позволили составить некоторые общие представления о связи морфологической организации их преимагинальных фаз с особенностями обитания и питания [5], а также провести эколого-филогенетический анализ, выявить основные тенденции их эволюции [6], в частности, обозначить две эколого-филогенетические их ветви: неспециализированные – мицетофаги (на низших грибах) и специализированные – эумицетофаги (на высших базидиальных грибах).

На современном эволюционном этапе мицетофилоиды – типичные представители лесных экосистем. Их личинки входят в состав сообществ, детерминированных разлагающейся древесиной, древесными и почвенными грибами, а взрослые фазы в воздушно-наземной среде обитают в различных стесненных небольших пространствах.

Как и у других групп организмов, особи мицетофилоидов распределены в пределах ареала вида неравномерно. Вероятно, первопричиной этой неравномерности являются эволюционно сложившееся разнообразие условий в биосфере, разнообразие биогеоценозов в пределах даже одного ландшафта и др.

Но у мицетофилоидов распределение особей в пределах ареала имеет свои особенности, а именно, неравномерность распределения их особей выражается в «островной» форме. Наблюдения показывают, что в лесных биогеоценозах имаго мицетофилоидов встречаются группами в укрытиях. Эти группировки более или менее устойчиво существуют в течение летнего сезона (жизнь нескольких поколений). Такие центры «сгущения» могут быть популяциями, а иногда демами [7], не обладающими собственной эволюционной судьбой и представляющими лишь часть более крупных объединений, которые и являются популяциями. При этом демы (в сравнении с содержащими их популяциями) относительно кратковременные и не стойкие во времени и пространстве группировки особей.

Характерной особенностью распределения особей мицетофилоидов в пределах видового ареала является наличие в этих «сгущениях» особей разных видов (обнаруживается при сборе сачком), нередко различающихся по деталям морфологии в пределах вида. Выведение же имаго из личинок из одного какого-либо вида базидиального гриба в конкретный период не обнаруживает большого разнообразия видов мицетофилоидов. Хотя выведение в течение летнего сезона из личинок,

связанных с этим же видом гриба, но из разных «слоев», позволяет максимально выявить иногда значительное видовое разнообразие мицетофилоидов, связанных с одним видом гриба. «Сгущение» личиночной фазы в одном экземпляре гриба («червивость») – широко распространенное явление.

В биогеоценозах, в пределах которых разбросаны мелкие сырые западинки, дупла, ямы, норы, а также предметы бесхозяйственной деятельности человека, все они могут иметь свою популяцию, состоящую из разных поколений половозрелых и неполовозрелых особей (растений, мелких животных) и, в частности, имаго мицетофилоидов, связанных с узколокальным комплексом условий – трофических, эдафических и др. Таких популяций может быть в пределах одного биогеоценоза много. Возможно, такое «сгущение» особей имаго мицетофилоидов, которые в основном афаги, обусловлено особенностями питания и обитания их личинок. Их популяции связаны с мозаично или единично представленными в лесных биогеоценозах трофическими условиями – грибами, которые растут «кучками», «слоями», не образующими сплошного покрова.

В целом, характеризуя распределение особей мицетофилоидов в пределах ареала видов, можно констатировать наличие у них репродуктивного (фаза имаго) и трофического (фаза личинки) ареалов, которые очень редко совпадают (например, пещеры), но в основном не перекрываются. Имеется четкая изоляция онтогенетических фаз особей разных видов мицетофилоидов, обитающих в разных средах (воздушно-наземная, гриб), в которых они обитают в форме «сгущений». Вероятно, это обусловлено таким фактором межпопуляционной изоляции, как низкая индивидуальная активность (все мицетофилоиды слабые летуны). В этом случае давление (степень) территориально-механической (географической) изоляции достаточно высоко.

Другой фактор межпопуляционной изоляции – биологическая изоляция, связанная с особенностями самих организмов (этоголого-экологическими, морфофизиологическими, собственно генетическими), среди которых чаще всего внимание исследователей привлекала морфологическая изоляция у животных, особенно у насекомых, и, в частности, строение наружных мужских половых органов, различие которых рассматривалось как одна из причин возникновения соответствующих подвидов и видов. В связи с исключительным разнообразием и сложностью строения наружных мужских половых придатков (гипопигиев) у мицетофилоидов возникает вопрос о роли такого разнообразия в эволюции этой группы и соответственно необходимость попытки хоть как-то приблизиться к ответу на него с общебиологических позиций.

Одним из основных положений теории морфологической эволюции членистоногих, касающихся проис-

хождения наружных половых придатков, является то, что эволюция конечностей брюшка насекомых шла в двух направлениях: одни из них подвергались редукции, другие преобразовывались в наружные половые придатки [8]. Развитие же взглядов на наружные половые придатки как на дериваты абдоминальных ножек, утративших свою первоначальную функцию, идет с половины XIX в. Несмотря на то, что эта теория имела немало противников, тщательные исследования морфологии наружных половых придатков *Thysanura* и *Hymenoptera* доказали гомологию этих структур и указали на их соответствие с частями грудной ножки.

Гениталии насекомых – это трехмерные образования. Они имеют множество структурных деталей, порой неясного значения. Биологический смысл разнообразных структурных особенностей гениталий разных видов насекомых первоначально истолковывался как предотвращение гибридизации между особями разных видов (как «ключ-замок» между особями одного вида). Такая механическая (морфологическая) изоляция долго считалась эффективным изолирующим механизмом. Исследования, показавшие, подобно другим признакам, географическую изменчивость и гениталий, способствовали появлению обширной информации, свидетельствующей о малой роли различий в строении гениталий как изолирующих механизмов [9].

Истинное значение различий в строении гениталий заключается в следующем [9]. Копулятивный аппарат – чрезвычайно сложная структура, представляющая собой побочный продукт плейротропного действия очень многих генов данного вида. Любое изменение в генетической конституции вида может вызвать некоторое изменение в строении гениталиев. До тех пор, пока это изменение не препятствует эффективному оплодотворению, отбор не будет действовать против него. Хотя в целом, конечно, строение гениталий в той же мере подвержено нормализующему отбору, как и другие жизненно важные структуры организма.

Чрезвычайное морфологическое разнообразие копулятивных органов связывают также, с одной стороны, с тем, что отбор, в общем, снижая разнообразие, слабо контролирует, в сравнении с другими, половые признаки; с другой стороны, половые признаки, будучи записанными в гено-типах обоих полов, апробируются лишь у одного пола, что способствует особенно ясному проявлению в них и многообразия изменчивости, и ее направленности [10].

Во многих группах насекомых морфология гениталий в процессе видообразования заметно не меняется. Гениталии насекомых обладают высокой видоспецифичностью, причины которой не совсем ясны. Но известно немало случаев, когда в пределах одного вида существует определенная их изменчивость, или, наоборот, два родственных вида имеют неразличимые структуры, что также вызывает много вопросов.

Согласно Дарвину, видовые различия адаптивны, что правомочно и по отношению к наружным половым придаткам, резко различающимся у разных видов. Характерно, что отбор действует на те признаки, которые прямо или опосредованно влияют на повышение вероятности оставления потомства.

Хотя существует и другая точка зрения [9] о том, что видовые признаки не имеют известного нам адап-

тивного значения, объясняющая это плейротропией генов, обуславливающей в основном существование селективно нейтральных аспектов фенотипа. Закономерности формы являются не только результатом приспособления, но имеют и собственную логику, что форма не является внешним результатом («эпифеноменом») взаимодействия составных частей, а может рассматриваться как самодовлеющая сущность [10].

Общепризнанным является положение о том, что таксономические признаки, будучи фенотипическим проявлением генотипа, являются продуктом длительного естественного отбора, а потому адаптивны. Таким образом, о гениталиях насекомых можно говорить как о широко адаптивных признаках, выражение которых обусловлено общей конституцией генотипа, формирующегося отбором на протяжении длительного исторического времени.

У мицетофилоидов план строения наружных половых придатков (гипопигиев) соответствует таковому, описанному для двукрылых [11]. Трехмерные гипопигии мицетофилоидов чрезвычайно разнообразны – от сравнительно просто устроенных до очень сложных, особенно их гоностилей и некоторых внутренних структур. Так, по строению гоностилей в самом общем виде можно выделить два типа гениталий: 1 – просто устроенные с однодольчатыми без «излишних» структур гоностилями (*Bolitophilidae*, *Ditomyidae*, *Keroplatidae*, *Diadocidiidae*, *Macroceridae*, *Sciaridae*), комары, как правило, одиночно летающие над высокой травой или кустарниками; 2 – сложно устроенные с многодольчатыми гоностилями, снабженными множеством «излишних» структур (щетинок, шипиков, крючков, щеток и т.д.) (*Sciophilidae*, *Mycetophilidae*), комары, прячущиеся в различных изолированных пространствах или прячущиеся в подстилку. Между этими типами есть переходные формы, иногда исключительные.

Прослеживается соответствие двух выделенных морфологических типов гениталий мицетофилоидов двум эколого-филогенетическим их ветвям, а именно соответственно: 1 – развивающимся с ксило- и ксиломицетобионтными личинками – преимущественно неспециализированными мицетофагами; 2 – развивающимся с эдафомицетобионтными личинками – эумицетофагами.

В связи с этим трудно не согласиться с замечанием Л.Ш. Давиташвили [12] о том, что «в эволюционном развитии почти любых органов можно усмотреть если не прямую, то хоть косвенную связь со способами питания».

Для мицетофилоидов основным, определяющим их эволюцию фактором было приспособление предковых форм к питанию мицелием и спорами грибов, т.е. мицетофагия. Грибы своеобразны по химическому составу, и как пищевой субстрат для животных организмов – мицетофагов, особенно специализированных, в ходе их эволюции, безусловно, не были безразличны. Известные закономерности биохимической эволюции свидетельствуют о том, что в процессе морфологического усложнения организмов и возрастающей дифференцировки на специализированные ткани и органы создались различия в их химическом составе в соответствии с различием функций этих тканей и органов [13]. Особенно велико число функций, в выполнении которых участвуют белковые вещества, в строении которых

заложены широкие возможности изменений применительно к характеру возникающих функций.

Мицетофагия, возникнув сначала как неспециализированная (на низших грибах) в виде ксиломицетофагии, эволюционировала и дала настоящую специализированную (на высших базидиальных грибах) мицетофагию – эумицетофагию. Эумицетофагия развивалась в двух направлениях – ксиломицетофагии (питание на высших базидиальных древесных грибах) и эдафомицетофагии (питание на высших базидиальных напочвенных грибах). Двунправленность эумицетофагии отчетливо представлена на современном этапе и проявляется в особенностях видового состава, связанных с этими грибами мицетофилоидов [14, 15], в морфобиологических особенностях, в частности, ротового аппарата личинок [16], а также самцовых гениталиев.

Возможно, сложность морфологического строения гениталиев мицетофилоидов отражает, с одной стороны, специфику их физиологических процессов, обусловленных мицетофагией, а с другой – особенности поведения имагинальной фазы. Все эти процессы взаимосвязаны, но, к сожалению, пока у мицетофилоидов совершенно не изучены. Сложность строения гениталиев у роящихся форм с личинками – эумицетофагами вызывает вопрос, не существует ли какая-либо связь между такой формой поведения, как роение, и сложностью строения гипопигиев. Для однозначного ответа на этот вопрос пока имеется очень мало данных об экологии мицетофилоидов. Поэтому можно только гипотезировать, основываясь на известных общебиологических положениях.

При обитании в стесненных условиях виды мицетофилоидов, вероятно, в силу известной видоспецифичности ниш (закон конкурентного исключения), избегают фатальной конкуренции, отличаясь друг от друга по различным чертам экологии: характер питания или афагия у имаго, сезон размножения, устойчивость к различным физическим факторам и др. [16]. Но у мицетофилоидов пока почти невозможно проследить приуроченность видов к нишам, не совсем понятна их внутривидовая и внутривидовая организация. Но исключительное разнообразие строения гениталиев, наблюдаемые их некоторые отличия в пределах одного вида, возможно, являются одним из следствий конкурентного исключения – процесса, именуемого еще смещением признака.

Известно, что конкуренция выражена сильнее при наибольшей плотности популяций, увеличению которой препятствуют отрицательные обратные связи. У мицетофилоидов можно предполагать наличие отрицательных обратных связей, обеспечивающих им селективное преимущество. О механизмах, создающих отрицательную обратную связь, известно очень мало. В случае мицетофилоидов такими возможными механизмами являются особенности онтогенеза (например, время полового созревания, этологические и др.). Возможно, этот процесс (конкурентного исключения) способствует и морфологической дифференциации между видами, особенно отчетливо выражающейся в строении гениталиев. Как видоспецифичные признаки, играющие роль изолирующих механизмов в стесненных условиях обитания мицетофилоидов, они могли усилиться естественным отбором, стать чрезвычайно заметными и разнообразными.

Согласно представлениям Э. Майра [9] об изолирующих механизмах как серии барьеров, постепенно преодолеваемых особями разных видов, можно предположить, что мицетофилоидами преодолен биотопический барьер. Преодоление других барьеров (этологических, механических и др.) может привести к гибридизации, которая, как известно, разрушает виды как интегрированные системы и их соответствие определенной нише в среде обитания. Этологический барьер, видимо, тоже не так велик, судя по совместному обитанию особей разных видов в ограниченных пространствах. Поэтому представляется, что у мицетофилоидов остается пока важным изолирующим механизмом, т.е. еще не преодоленным барьером, сложность строения гениталиев, обеспечивающая эффективность спаривания и предотвращение отдаленной гибридизации.

Принимая половой отбор как одну из форм естественного отбора, можно предположить, что у мицетофилоидов половой отбор был направлен на выработку сложно устроенных гениталиев самцов, а также, вероятно, и признаков их «роскоши» (термин В.О. Ковалевского) – структурных дополнений на основных адаптивных органах – гениталиях, которые как бы усиливают их функции как основных органов, служащих для слияния гамет – иначе эпигамических (Дж. Гексли) признаков.

Возможно, половой отбор у мицетофилоидов обусловил развитие структур, функций и форм поведения в зависимости от борьбы за существование между особями одного пола (самцами) за обладание самками и, таким образом, способствовал появлению жизнеспособности и плодовитости потомства и в целом – биологическому прогрессу эумицетофагов. К тому же, согласно принципу Аристотеля, что «природа ничего не делает лишнего», «украшения» гениталиев у мицетофилоидов, вероятно, не лишены биологического смысла.

Биологическое процветание мицетофилоидов обеспечивается также, возможно, такими присущими им внутренними факторами, как филпатрия, инстинкт дома, забота о потомстве, вероятно, регулирующимися механизмами физиологического отбора [17]. Эти факторы определяют образование и сохранение географических изолятов и, таким образом, являются решающими в видообразовании, которое также связано и со специализацией мицетофилоидов.

Общеизвестно (идеи Линнея, Агассица), что определенным признакам свойствен определенный таксономический уровень. Копулятивные органы, по мнению многих, имеют особенно большое систематическое значение как структуры, филетическое и информационное содержание которых как таксономических признаков достаточно велико, но которые имеют неодинаковое таксономическое положение. Обычно им приписывается особое значение для разграничения видов, но не придается большого значения для различия высших систематических категорий.

Но известны примеры, в частности у браконид [10], когда копулятивные органы очень важны для различения родов, но мало пригодны для различения видов, в то время как для Halticinae возможно их применение только для разграничения видов. В пределах родов пока невозможно выделить какие-то родовые признаки в копулятивных аппаратах. К тому же в строении эдеагусов наблюдается

конвергенция не только в пределах рода, но и между родами, причем иногда достаточно отдаленными. Вероятно, что конвергенция копулятивных органов имеет место, распространена так же, как и в пределах других систем. Но этот вопрос требует проверки.

При детальном изучении отдельных структур копулятивных органов мицетофилоидов, вероятно, можно обнаружить таксономическую неравноценность признаков, значимых для разграничения подвидов, видов, возможно, и родов. Тем более что предварительно просматривается специфика строения гипопигиев для родов, триб, семейств. Поэтому сложно устроенные копулятивные аппараты мицетофилоидов дают широкие возможности для изучения их систематической и таксономической значимости. Это особенно важно, если учесть, что кажущиеся безразличными морфологические признаки коррелированы с физиологическими различиями, являющимися благоприятными для организма приобретениями («жизнеспособность», плодовитость, общая активность, скорость развития, длительность жизни, отношение к температуре и другие реакции) – и это общие явления [18]. Нередко некоторые физиологические изменения ведут сразу же к половой или экологической изоляции (например, расхождение во времени полового размножения). Поэтому вызывающие их мутации могут послужить основанием для обособления новых рас.

Особенности экологической эволюции мицетофилоидов, а именно, возникновение и становление мицетофагии, обусловили соответствующие формы распределения особей в пределах ареала вида, «сгущенность» популяций имагинальных и преимагинальных фаз.

Сгущенность популяций (демов) имаго обеспечивает высокую степень панмиксии, а наружные половые придатки, наряду с другими, пока неизвестными особенностями, являются для мицетофилоидов важными изолирующими механизмами, исключающими гибридизацию и обеспечивающими на современном этапе биологический прогресс мицетофилоидов – мицетофагов.

Систематическая ценность гипопигиев на уровне видов в настоящее время очевидна, в отличие от такового их значения на уровне более высоких таксонов (род, триба, семейство и др.). Для выяснения филогенетических связей и пересмотра системы, что сейчас делается, важно изучение систематической значимости признаков на разных уровнях. Очевидно, что для построения любой системы – диагностической или филогенетической – необходимо использование, по возможности, всего фонда изученных признаков организмов, а по существу – максимально полного познания всего биологического своеобразия того или иного таксона.

Попытка проанализировать зависимость особенностей морфологической структуры гениталиев мицетофилоидов от их экологической эволюции не претендует на полноту и однозначность суждений.

Пока получилось больше вопросов, чем ответов. Это, на наш взгляд, актуализирует необходимость всестороннего изучения этой группы насекомых, получения более полного о ней представления для решения некоторых общебиологических и методологических вопросов в области систематики, познания биологии видов, оценки динамики популяционно-генетических процессов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зайцев А.И. Ксилофильные личинки двукрылых подсемейства Sciophilinae (Diptera, Mscetophilidae) // Энтомол. обозр. 1979. Т. 58, № 4. С. 861–869.
2. Зайцев А.И. Новые и малоизвестные виды грибных комаров трибы Sciophilini (Diptera, Mscetophiloidea) с Дальнего Востока и из Средней Азии // Энтомол. обозр. 1981. Т. 60, № 2. С. 395–399.
3. Кривошеина Н.П. Морфоэкологические аспекты ранней эволюции двукрылых насекомых // Насекомые – разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979. С. 5–23.
4. Кривошеина Н.П., Зайцев А.И., Яковлев Е.Б. Насекомые – разрушители грибов в лесах европейской части СССР. М.: Наука, 1986. 308 с.
5. Островецкова Г.П., Островецкова Н.В. Экоморфологические особенности преимагинальных фаз мицетофилоидов (Diptera, Mscetophiloidea) // Энтомологические исследования в северной Азии. Новосибирск, 2006. С. 262–264.
6. Островецкова Г.П. О некоторых тенденциях эволюции мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mscetophiloidea) // Тр. РЭО. 2007. № 78 (I). С. 84–90.
7. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
8. Беккер Э.Г. Теория морфологической эволюции насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1966. 328 с.
9. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 457 с.
10. Любищев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов: Сб. статей. М.: Наука, 1982. 277 с.
11. Рубцов А.И. К морфологии наружных половых придатков двукрылых // Зоол. ж. 1953. Т. 32, № 4. С. 608–625.
12. Давиташвили Л.Ш. Эволюционное учение. Тбилиси: Мецниереба, 1978. Т. 2. С. 523.
13. Голдовский А.М. О закономерностях биохимических изменений организмов при их морфологическом усложнении в ходе эволюции // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 83–84.
14. Островецкова Г.П. Экологическая характеристика мицетофилоидных комаров (Diptera, Mscetophiloidea) и их роль в таежных экосистемах // Заметки по фауне и флоре. Томск, 1984. С. 51–59.
15. Островецкова Г.П. О мицетофагии у двукрылых насекомых // Сиб. экол. ж. 2000. № 4. С. 387–394.
16. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. С. 597.
17. Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главнейших путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 368 с.
18. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.; Л.: АН СССР, 1946. 396 с.

Статья поступила в редакцию журнала 4 декабря 2006 г., принята к печати 11 декабря 2006 г.