

УДК 591.533

## ЕКОМОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ОДНОДЕНОК (INSECTA: EPHEMEROPTERA)

Годунько Р. Й.

### Вступ

Вивчення екоморф (життєвих форм) організмів – одна з найактуальніших проблем екології та її великого розділу екоморфології, завданням якого є вивчення походження та розвитку морфологічних адаптацій до конкретних умов середовища [1]. Екоморфи амфібіотичних комах вивчені недостатньо, а запропоновані поодинокі класифікації екологічних та морфо-екологічних типів для Trichoptera [5, 6], Odonata [7], Plecoptera [8, 14, 15], не охоплюють всієї різноманітності моффо-адаптивних форм.

При створенні ієрархічної класифікації одноденок карпатського регіону (загальна схема викладена у нашій попередній роботі) [2], проаналізовано основні праці присвячені екологічним та екоморфологічним типам Ephemeroptera, з метою виділення робіт, що слугуватимуть основою для створення єдиної ієрархічної класифікації Ephemeroptera. Результати досліджень, з викладенням основних методичних підходів, обраних при вивченні екоморф, представлені у цій роботі.

### Історичний огляд

Класифікації екологічних, морфологічних та екоморфологічних типів личинок одноденок з'явилися в першій третині ХХ століття. Однією з перших була робота Ж. Г. Нідхема та співавторів [20]. Адаптивні форми Ephemeroptera були розділені в ній на дві групи: перша – об'єднувала мешканців спокійних та повільно текучих вод; друга – личинок текучих вод. Й. Мікульській розподілив личинок Ephemeroptera на 4 типи [19]: личинки, що гребуть (Ephemeroidea та *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767)); личинки, що плавають (Baetidae, Siphonuridae та деякі Leptophlebiidae); личинки, що повзають (Caenidae та Ephemerellidae); плоскі личинки (Heptageniidae та Oligoneuriidae). Запропонована У. Іманіші [18] класифікація морфологічних типів личинок нагадує схему Й. Мікульського.

У класифікації Г. Ульмера [21], виділено 3 типи личинок: плоскі личинки з широким, сплющеним тілом, що населяють переважно швидкі потоки

(Heptageniidae та Prosoptomatidae); тип личинки, що риють і живуть у товщі ґрунту берегів річок та озер (Ephemeroidea); тип личинки, що повзають і плавають (Caenidae, Ephemerellidae, Oligoneuriidae та Baetidae, Siphonuridae, Leptophlebiidae). Такий розподіл широко використовують західноєвропейські вчені [16, 17].

В 1940 році В. І Жадіним була запропонована схема, яка враховувала тільки притаманні таксонам мікростації [3]. Автор розрізняє категорії, що, по суті, являють собою екологічні сукупності таксонів різного рангу, виділених на основі спільності екологічних ніш.

О. О. Чернова в праці, присвяченій одноденкам р. Амур запропонувала морфо-екологічну класифікацію личинок Ephemeroptera [9]. Відомі на той час личинкові стадії розглянутих таксонів були розподілені на сім типів, частина яких поділена на вторинні угруповання – підтипи. Автором виділено 12 груп екоморф.

Розподіл личинок одноденок на групи відповідно до способів плавання, пасивного занурення, дихання та чистки описано Н. Ю. Ключе із співавторами [4].

#### Методика

Запропонована нами класифікація екоморф одноденок карпатського регіону та окремих типів екоморф світової фауни є ієрархічною [2]. При виділенні екоморф личинок Ephemeroptera використано загальні підходи, запропоновані О. О. Черновою [9]. Екоморфу, вслід за Ю. Г. Алєєвим [1], ми розуміємо як цілісну систему взаємообумовлених еколого-морфологічних адаптацій, що визначають загальну конструкцію тіла організму у відповідності до конкретних напрямків еволюції виду в умовах конкретного біотопу.

Категорії екоморф личинок виділяли використовуючи екологічні (просторові ніші, тип пересування та поведінкові характеристики) та морфологічні критерії (загальна форма тіла, тип ротового апарату, будова органів чуттів, ніг та трахейного апарату). Вищі категорії екоморф (типи) виділяли на основі важливих еколого-морфологічних характеристик, з якими пов'язана загальна габітуальна конструкція тіла. Нижчі категорії (класи та підкласи) виділені на основі морфологічних (більш конкретні риси габітуса, типи кінцівок та трахейного апарату, трофічна спеціалізація, будова ротових органів та органів чуттів) адаптацій до конкретних екологічних умов мікростації біотопу. Виділення дрібніших категорій в межах класифікації не проводили.

При утворенні назв екоморф личинок одноденок використані загальні підходи запропоновані Ю. Г. Алєєвим [1]. Назви типів утворені або як похідні від назв таксонів (родин та надродин), або як похідні від основних морфолого-

адаптивних ознак, що визначають загальні характеристичні особливості габітусу. Складні назви класів та підкласів утворені шляхом додавання до відповідної назви типу ознак, що вказують на важливі еколого-морфологічні риси конкретних екоморф. Крім того використані загальноживані терміни (якщо вони використовуються в загальноприйнятому сенсі), такі як “сіфлонуроїдні”, “кришковозяброві” личинки або личинки з “бивнями”.

#### **Результати дослідження та їх обговорення**

Відповідно до вище викладених методичних критеріїв, котрі лягли в основу створення ієрархічної класифікації екоморф одноденок карпатського регіону та окремих типів екоморф світової фауни, проведено аналіз робіт, що містять класифікації екологічних, морфологічних та екоморфологічних типів личинок одноденок.

Наявні в літературі класифікації були розподілені нами на три групи. До першої групи належать роботи, предметом вивчення яких є не екоморфи одноденок, а їх екологічні типи [3, 18-21]. Такі класифікації личинок одноденок не охоплюють всього різноманіття екоморфологічної організації в межах ряду. Виділення груп відбувалось або на основі морфологічної подібності без достатнього врахування екологічної спеціалізації, або лише з використанням відомостей по екології таксонів. Як наслідок, жодним чином не відображено екоморфогенез в межах ряду Ephemeroptera та шляхи адаптивної еволюції, а принцип ієрархічності або не застосований, або його використання чисто формальне. Основна увага приділялась стації існування досліджених таксонів, що призвело до об'єднання в одну групу личинок з різним планом будови, а інколи з різною екологічною спеціалізацією. В інших випадках розподіл на категорії був здійснений на підставі морфологічної подібності з використанням різних підходів. Проте, роботи відкрили новий напрям у дослідженні екоморфологічних типів личинок одноденок.

Запропонований Г. Ульмером [21] розподіл використовує переважно екологічні особливості личинок. За чисто формальними ознаками в одну групу потрапили екоморфи з різним планом будови та екологічною спеціалізацією. При створенні даного типу класифікацій не враховувались напрями історичного розвитку ряду та пов'язаної з цим екологічної еволюції одноденок. Розподіл запропонованих екологічних типів на окремі екоморфи неможливий, бо в такому випадку новоутворені групи не відповідали б самому уявленню про екоморфу, як адаптивну реакцію на весь комплекс умов середовища [1]. Зведені таким чином до однієї екоморфологічної групи таксони значно відрізнялися б як за морфологічною будовою, так і за екологічними особливостями.

На відміну від попередніх класифікацій в роботі В. І. Жадіна особливості морфологічної організації личинок одноденок відображені не були. Спроба

звести запропоновані категорії до екоморфологічних груп призвела б до змішування поняття екоморфи та екологічної ніші [3].

Другу групу робіт, присвячених опису екоморф личинок одноденок становить класифікація морфо-екологічних типів О. О. Чернової. Запропонований автором поділ найбільш повно описує феномен екоморфи, як системи морфоадаптацій, що виникли дивергентно, конвергентно та паралельно під впливом подібних факторів добору. Виділені у роботі типи та групи являють собою взаємопідпорядковані ранги цілісної ієрархічної системи. Таким чином, в даній класифікації знайшли своє відображення основні типи і напрями екоморфологічної організації личинок Ephemeroptera. В подальших роботах автор неодноразово використовувала елементи екоморфологічного аналізу [10-13].

До третьої групи ми відносимо роботи, автори яких проводили розподіл личинок одноденок за етологічними особливостями [4]. Як справедливо зазначають дослідники, поведінка личинок тісно пов'язана з особливостями їх будови і екології. Проте в окремих випадках личинки різних таксонів, що володіють принципово однаковою будовою і населяють однакові біотопи, потрапивши в однакові умови, поведуться по-різному. З іншої боку, виявлена подібність у поведінці личинок, що відносяться до різних морфологічних типів.

Таким чином, на основі проведеного аналізу встановлено, що ієрархічна система морфоекологічних типів личинок Ephemeroptera О. О. Чернової, котра побудована з урахуванням особливостей біології і морфології ряду, повинна стати основою при створенні єдиної екоморфологічної класифікації одноденок.

### Список літератури

1. Алеев Ю. Г. Экоморфология. – К.: Наукова думка, 1986. – 424 с.
2. Годунько Р. Й. Структурно-функціональна характеристика угруповань одноденок (Insecta, Ephemeroptera) річкових екосистем Українських Карпат // Ученые записки ТНУ. Сер. Биол. – 2001. – Т. 14, №2. – С. 31–35.
3. Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. – М. – Л.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1940. – Т. 5, вып. 3-4. – С. 127–139.
4. Клюге Н. Ю., Новикова Е. А., Бродский А. К. Движения личинок поденок (Ephemeroptera) при плавании, дыхании и чистке // Зоол. журн. – 1984. – Т. 53, вып. 9. – С. 1345–1354.
5. Лепнева С. Г. Личинки ручейников района Телецкого озера // Тр. зоол. ин-та АН СССР. – 1949. – Т. 7. – С. 223–235.
6. Никишина Е. Ф., Ветрова Л. А., Алексеева Т. Л., Голубева Г. В. Влияние среды на распределение личинок ручейников в малых реках // Экология. – 1974. – №5. – С. 40–43.
7. Притыкина Л. Н. Материалы к морфо-экологической классификации личинок стрекоз (Odonata) // Энтомол. обозр. – 1965. – Т. 45, вып. 3. – С. 503–518.

8. Синиченкова Н. Д. Историческое развитие веснянок // Тр. ПИН АН СССР. – 1987. – Т. 221. – 143 с.
9. Чернова О. А. Поденки (Ephemeroptera) бассейна р. Амур и прилежащих вод и их роль в питании Амурских рыб // Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945-1949 гг. – М.: Изд-во МОИП, 1952. – Т. 3. – С. 229–360.
10. Чернова О. А. Явления приспособительного сходства у личинок поденок // 4 съезд Всесоюзн. энтомол. о-ва. Тез. докладов. – Том. 1. – М. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1958. – С. 190–191.
11. Чернова О. А. Отряд Ephemeroptera. Поденки // Основы палеонтологии. Членистоногие трахейнодышащие и хелицеровые. – М.: Из-во АН СССР, 1962. – С. 55–64.
12. Чернова О. А. О некоторых ископаемых поденках (Ephemeroptera Mithodotidae) из пермских отложений Урала // Энтомол. обозр. – 1965. – Т. 45, вып. 2. – С. 353–361.
13. Чернова О. А. Своеобразные новые личинки поденок (Ephemeroptera; Palingeniidae, Behningiidae) из юры Забайкалья // Палеонтол. журн. – 1977. – №2. – С. 91–96.
14. Baumann R. W. Nearctic stonefly genera as indicators of ecological parameters (Plecoptera: Insecta) // Great Basin Natur. – 1979. – Vol. 39, №3. – P. 241-244.
15. Brinck P. Studies on swedish stoneflies (Plecoptera) // Opusc. Entomol. Lund. – 1949. – 250 p.
16. Elliott J. M., Humpesch U. Y., Macan T. T. Larvae of the British Ephemeroptera: a key with ecological notes. – Ambleside: Freshwater Biological Association, 1988. – Vol. 49. – P. 1–101.
17. Ephemeroptera. Insecta helvetica. Fauna 9 / Studemann D., Landolt M., Sartori M., Hefti D., Tomka I. – Fribourg: Tinguely & Lachat, 1992. – 175 p.
18. Imanishi K. Mayflies of Japanese torrents. 9. Life forms and life zones of Mayflies Nymphs. I. Introduction // Annot. Zool. Japan. – 1938. – Vol. 17, №1. – P. 23-36.
19. Mikulski J. Jtkki (Ephemeroptera) // Fauna siodkowiedna Polski. – Warszawa: Kasa im. Mianowskiego, 1936. – Т. 15. – S. 3-168.
20. Needham J. G., Traver J. R., Hsu-Yiu-chi The Biology of the Mavflies. – Ithaca: Comstock, 1935. – P. 1-759.
21. Ulmer G. Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln // Arch. Hydrobiol. 1939. – Supl. 16. – S. 443-692.

Поступила в редакцию 01.03.2003 г.